

HISTORIA



Y EPISTEMOLOGÍA DE LAS CIENCIAS

HISTORIA DEL CONCEPTO DE ESPECIE EN BIOLOGÍA

BARBERÁ, Ó.

Departament de Didàctica de les Ciències de la Universitat de València.
Apartat de Correus 22045, E-46071 València.

SUMMARY

This paper deals with the oldest and most frustrating problem in biology, the species problem. It covers the evolution of the species concept over the last 2300 years, and its many ups and downs from Aristotle's biology till today. The author discusses the role that the modern biological species concept plays in evolutionary biology, and emphasizes its significance in biology teaching.

INTRODUCCIÓN

Casi todos los biólogos actuales coinciden en reconocer la existencia de discontinuidades reales en la naturaleza orgánica que delimitan entidades naturales denominadas por ellos especies. Esto hace del concepto de especie un fundamento básico en la totalidad de las disciplinas biológicas: todos los biólogos trabajan constantemente con especies, sean o no conscientes de ello. Toda persona educada en biología precisa entender profundamente

las propiedades biológicas de la especie, pero no es éste un concepto al que se le presta la atención adecuada en la instrucción. Su importancia *per se*, y su estrecha relación con el concepto de población —otro de los pilares de la biología actual (Berzal de Pedrazzini y Barberá 1993)—, hacen de él la piedra angular del arco del conocimiento biológico, especialmente desde la revolución darwinista.

El concepto de especie siempre ha estado rodeado de una fuerte controversia a lo largo de su dilatada historia, hasta el punto de que se ha dicho de él que es el más antiguo y frustrante problema de la biología. Las soluciones propuestas por Aristóteles, Aquino, Linneo, Buffon, Darwin o Mayr son muy diversas y a menudo incompatibles entre ellas, y pueden alimentar la sospecha de que cada autor que ha escrito sobre el problema de la especie en la historia de la biología sostiene su propio concepto personal; afortunadamente, en la actualidad esta sospecha carece de fundamento. La emergencia en este siglo de lo que se conoce como *concepto biológico de especie* (CBE) es la más firme esperanza de resolución de este problema de más de dos milenios de antigüedad. El apoyo que el CBE está recibiendo en los últimos años como resultado de su aplicación a la resolución de problemas de delimitación y descripción de grupos de animales y plantas hace de él una de las herramientas más potentes con que cuentan los biólogos en la actualidad.

No obstante esta situación, siguen existiendo posturas encontradas entre los estudiosos del problema de la especie, algunas de ellas propiciadas por las opiniones erróneas de los que sostienen que las especies son una invención de los taxonomistas o de los filósofos de la biología. El reconocimiento de la existencia real de las especies como entidades naturales es tan antiguo como el hombre, y han sido reconocidas en todas las culturas (Jahn et al. 1985, Taton 1988), incluidas las de las tribus más primitivas (Atran 1985). La prueba más espectacular de este hecho la recogió Mayr hace sesenta años durante su estancia de varios meses en una comunidad de cazadores de las montañas Arfak de Nueva Guinea: estos habitantes del bosque, con cultura de la Edad de Piedra, tienen 136 nombres vernáculos distintos para designar las 137 especies de aves de la región, lo que hace indudable que no es mera coincidencia que estos hombres primitivos lleguen a la misma conclusión que los taxonomistas del Museo de Harvard, sino que este hecho indica que ambos grupos de observadores reconocían las mismas discontinuidades, objetivas y no arbitrarias, de la naturaleza (Mayr 1963).

La intención de este artículo es recorrer a grandes zancadas los más de 2.000 años de historia del concepto de especie en la cultura occidental, reconociendo sus cambios en cada período, sus ataduras a la situación científica y social, y las contribuciones que esta evolución histórica ha proporcionado al moderno CBE, uno de los instrumentos más importantes de la biología actual. El ánimo del artículo es, naturalmente, buscar un hueco en la instrucción para este importante concepto, para que sea enseñado más y, sobre todo, mejor.

EL CONCEPTO ESENCIALISTA DE ESPECIE

El esencialismo, filosofía formalizada por Platón (428-348 aC), dominó el pensamiento occidental hasta el siglo XIX y su influencia está fuertemente arraigada debido, en parte, a que su principio está asentado en nuestro lengua-

je, en el uso que hacemos de un único nombre en singular para definir los *universales filosóficos* que se refieren a clases de cosas (libro, lago, revista, padre), y que distinguimos de los particulares o *individuales filosóficos* a los que dedicamos nombres propios (Origen de las especies, Albufera, Enseñanza de la Ciencias, Óscar). La cuestión que se plantea inmediatamente en filosofía es establecer si los *universales* poseen existencia real, especialmente cuando se aplican a términos más abstractos como belleza, poder, justicia, etc. La teoría de las *ideas* o *formas* (εἶδος = *eidos*) de Platón se dirigió hacia este tipo de planteamientos. Aristóteles (384-322 aC), discípulo de Platón e instaurador del estudio de los seres vivos como ciencia independiente, acometió la empresa de explicar *científicamente* la naturaleza con la ayuda de estas *eidos*, y elaboró su teoría sobre la definición que, según autores como Louis (1985) y Oldroyd (1986), surgió del interés y del conocimiento que Aristóteles tuvo por la historia natural y por la biología: en el mundo animal y vegetal se observan *clases naturales* discretas, de las que se puede buscar sus definiciones esenciales y deducir a partir de ellas sus propiedades. Todo este programa de investigación aristotélico supone una considerable economía de pensamiento, y este enfoque esencialista funciona correctamente en otros ámbitos, especialmente en matemáticas: un círculo, por ejemplo, se puede definir como una figura plana (su *género*, γένος = *genos*), en la que cada uno de sus puntos es equidistante de un punto fijo (su *differentia*); al unir el género y la *differentia* obtenemos la *definición* de la *esencia* (*eidos*) del círculo. A través de este proceso, Aristóteles pretendió generar conocimiento sobre el mundo.

En lo que concierne a sus estudios biológicos, en todas sus obras se contemplan los seres vivos bajo esta perspectiva esencialista: no son individuos lo que estudia, sino grupos homogéneos, conjuntos de seres similares que poseen en común un cierto número de características que les distinguen de otros grupos. Los griegos tenían varios términos para nombrar estas agrupaciones de entes similares, y Aristóteles emplea normalmente *genos* y *eidos* para los grupos de individuos semejantes, por ejemplo, en el caso de los seres humanos. No obstante, estos términos carecen de la significación moderna concreta que hoy les atribuimos, y para Aristóteles designaban meramente jerarquías entre grupos de seres semejantes; por ejemplo, consideraba a los crustáceos como un género y consecuentemente denominaba como especies a los distintos crustáceos, pero, frente a agrupaciones más amplias (o géneros), el de los crustáceos sólo representaba una especie (Radl 1913). La razón por la que *eidos* es el término aristotélico que actualmente asociamos a nuestra palabra especie es que representó para él y su Academia un concepto de ordenación lógico-sistemático contrapuesto al de *genos*, al que situaba eventualmente por encima de él. Esta conceptualización se impuso con rapidez debido al gran progreso que suponía para el sistema científico natural y sentó las bases de toda clasificación (Jahn et al. 1985).

Aristóteles aplica la palabra *eidos* de manera general a todo grupo de individuos que presentan entre ellos un cierto número de similitudes que él denomina esenciales, y lo que todos tienen en común es la palabra que sirve

para designarlos; debido a que Aristóteles no utiliza términos especiales para describir estos conjuntos, sino que mantiene los utilizados por su lengua. No se puede decir que las 106 especies vegetales y las 426 animales descritas en sus obras posean cada una un término que les sea propio: se pueden encontrar ejemplos de palabras que describen más de una especie (se distinguen mediante un adjetivo, por ejemplo, caballo de río para nombrar el hipopótamo); o de especies que poseen diferentes términos para nombrar las hembras, los machos, las crías o los juveniles; o especies que poseen varias palabras para designarlas, al igual que ocurre en las lenguas modernas siempre que no se empleen los términos sistemáticos. Usando este concepto tipológico de especie, Aristóteles reconoció muy bien las características diagnósticas constantes que definen sus especies, separándolas de las que consideraba accesorias: para él una hormiga alada es una hormiga y las diferentes razas caninas pertenecen a la misma especie.

En el pensamiento de Aristóteles lo que realmente tienen en común todos los individuos que constituyen una especie, además del término que los describe, es la posibilidad de procrear individuos semejantes a ellos. En su tratado *De la generación y la corrupción* declara que los seres sublunares, a diferencia de los cuerpos celestes que son indestructibles, desaparecen individualmente y sólo subsisten *específicamente*. Esta idea la retoma en *De la generación y el desarrollo de los animales*, y remarca que las particularidades de cada especie se conservan de generación en generación y en esto es en lo que realmente consiste la especie (Louis 1985). Es remarcable en la doctrina aristotélica de la procreación y la herencia el papel predominante y fundamental que dio a la reproducción sexual; contemplaba además otros tres tipos de reproducción: hermafrodita o partenogenética en algunos vegetales, abejas y peces; gemípara, en animales inferiores y la generación espontánea para algunos insectos. Esta última tenía antigua tradición en el pensamiento griego, y la legitimación que de ella hizo Aristóteles la convirtió en un dato científico ampliamente aceptado que no fue refutado definitivamente hasta el siglo XIX con las famosas experiencias diseñadas por Louis Pasteur (Dubos 1985).

La especie es, para Aristóteles, una noción clara que permite un reparto preciso de todos los seres vivos; cada individuo pertenece, por su naturaleza, a una especie determinada y, bajo el influjo de lo que él denomina *condiciones normales*, no puede pasar de una especie a otra. No existe para Aristóteles problema sobre la fijeza de las especies, la da por sentada. No obstante, admite que algunas especies, bajo ciertas condiciones, pueden sufrir metamorfosis. Constata modificaciones estacionales en el aspecto de algunos animales (pelaje, plumaje), e incluso admite la existencia de especies que, en ciertas épocas, pueden transformarse en otras especies (por ejemplo, la abubilla se transforma en gavilán y recupera su especie en otoño), si bien discute otras transformaciones que gozaban de amplia aceptación popular, como la descrita por Esopo en una de sus fábulas en la que el cuco procede de la metamorfosis del halcón. Lo que admite sin reservas Aristóteles es la posibilidad de cruzamiento entre animales de especies

diferentes. Describe numerosos ejemplos de estos cruces interespecíficos, señalando que, si bien algunos de sus productos son estériles, como es el caso de los mulos, no siempre ocurre así: la unión es fecunda cuando el período de gestación es similar en ambas especies y sus tamaños no son escandalosamente desiguales. Como ejemplo del poder que daba a estos cruces interespecíficos, cabe señalar que Aristóteles escribió que todas las aves, con la excepción del águila real, proceden de mezclas entre diferentes especies. A pesar de admitir la generalidad e importancia de este fenómeno, no piensa que sea responsable de la aparición de especies nuevas, ya que o bien los híbridos son estériles o, si no lo son, al cabo de cierto tiempo retoman el aspecto de la hembra procreadora inicial. De esta manera salvaguarda la identidad de su concepto de especie y hace que sea posible su determinación en función de semejanzas y diferencias tipológicas.

Si bien el proyecto taxonómico de Aristóteles no es muy preciso, hay que reconocer que realizó agrupaciones de especies admirablemente bien. Tan sólo cometió un error grave al incluir a las arañas en la clase de insectos; a su favor, no confundió los cetáceos con los peces. En estas agrupaciones supraespecíficas considera especies intermedias entre dos géneros (coloca a los monos entre los bípedos y los cuadrúpedos), pero manteniendo siempre la identidad de cada especie. Para Aristóteles, la noción tipológica de especie ocupa un lugar muy importante en su biología, ya que introduce un orden relativo en la enorme diversidad de los seres vivos atendiendo a sus semejanzas y diferencias.

La aplicación que hace Aristóteles de la palabra *eidos* en sus tratados biológicos no tiene un valor especial y novedoso; todo parece indicar, aunque el acuerdo no es unánime entre sus estudiosos, que utiliza el término *eidos* de la misma manera que en sus tratados de lógica y en su obra *Metafísica*. Lo que queda fuera de discusión es que Aristóteles fue ante todo un biólogo, lo cual podría tomarse como indicativo de que fueron los conceptos de biología los que guiaron su lógica; pero en este punto también hay opiniones controvertidas, especialmente por los intereses distintos de los investigadores de sus escritos sobre lógica y de los que estudian su trabajo en biología (Louis 1985, Sloan 1985).

La Escuela Peripatética, heredera de Aristóteles, y la ciencia helenística no aportaron nada especial al concepto de especie en biología, si bien las conquistas de Alejandro Magno supusieron contacto con otras culturas y el desarrollo de un elenco de conocimientos en matemáticas, física y astronomía. Lo mismo se puede decir del período romano, en el que se puede destacar la literatura enciclopédica que reunió los resultados científicos de los siglos precedentes, especialmente la de Cayo Plinio Segundo el Viejo (23-79), pero que contenía escasas aportaciones propias en el campo de la biología. La decadencia del Imperio Romano y su escisión en el año 395 en dos partes, la oriental y la occidental, producen en el oeste el apogeo de la sociedad feudal de la Edad Media; Goethe expone en su libro *La teoría de los colores* (1810) que el tiempo transcurrido entre el helenismo y la Edad Moderna es para las ciencias naturales

una *época de transición y vacío*, calificativo que quizá se ajuste más a la falta de conocimiento sobre este período que a su ausencia de brillo, tal y como demuestran algunos trabajos recientes (Jahn et al. 1985). En el mismo período, en Bizancio, se continuó la tradición romana de dar un tratamiento puramente libresco a los temas de biología, dependiendo absolutamente en sus aspectos teóricos de personajes anteriores como Aristóteles en biología o Galeno en medicina. La aparición del islam en los siglos vi y vii unificó los pueblos árabes, y su expansión mediterránea les permitió conocer los estudios biológicos de la antigüedad (por medio de los sirios que habían sido expulsados de Bizancio en el siglo v) e incorporarlos a las ideas que sobre los seres vivos contenía el Corán. A medida que retrocede el dominio islámico (siglos x al xiii), se reintroducen en Europa occidental los escritos aristotélicos sobre zoología y filosofía natural por medio de traducciones al latín de sus versiones árabes; España tuvo un papel importante en esta apropiación del saber antiguo, principalmente a través de la reconquista de centros culturales árabes como Toledo, Valencia, Córdoba y Sevilla. Gracias a la impresionante actividad de las escuelas de traductores, principalmente la de Toledo, la escolástica, primera ciencia propia de los centroeuropeos, dispuso de numerosos escritos de Aristóteles que incluían sus obras sobre ciencia natural. Se caracterizó el escolasticismo por su ideal cristiano y por la admiración del saber antiguo; el conde de Bollstädt (1193-1280), conocido como Alberto Magno, maestro de Tomás de Aquino y el más importante escolástico de la ciencia natural, consideró a Aristóteles como un regalo del mismo Dios a la humanidad, lo que es indicativo de la admiración de la escolástica por la ciencia antigua. Los textos de Alberto Magno, basados en la obra aristotélica, y los mismos escritos de Aristóteles pasaron a ser estudio obligado en la universidades europeas, y la materia de ciencias de la naturaleza todavía se impartía según estos cánones en los siglos xvi y xvii en estas universidades.

Con este resurgir de la ciencia de Aristóteles en Europa occidental se retoma la discusión sobre la existencia real de los *universales filosóficos*, creándose dos escuelas, la realista (que otorga existencia real a los *universales*) y la nominalista (que aduce que únicamente existen en el pensamiento humano); ambas corrientes de pensamiento eran esencialistas y sus confrontaciones fueron especialmente sobre los conceptos de género y especie, en cuanto *universales*. Las tesis nominalistas se impusieron en la investigación de la naturaleza, especialmente de la mano de Guillermo de Ockham (1285-1349), según el cual los conceptos generales son meras abstracciones de la mente humana que las trata como nombres:

«Las palabras coincidentes entre sí pueden llamarse géneros o especies, ya que todo lo designado por el alma cuando lo asume o lo capta, queda designado por la palabra. [...] Por eso mantengo decididamente que [...] fuera del alma no existe un sólo *universale* de ningún tipo y de ninguna manera sino que todo aquello que se predica de muchos reside en cuanto a su naturaleza, de manera subjetiva u objetiva, en el pensamiento.»

(Ockham, según Jahn et al., 1985, p. 130)

Esta declaración conlleva una definición de especie biológica de carácter nominalista, que afirma que las especies no tienen entidad real en la naturaleza, y en ella se insinúa toda la problemática que rodea los debates en torno al carácter natural o artificial de las categorías sistemáticas de género y especie, polémica que ha llegado hasta nuestros días (Mayr 1991). En ella se puede observar también que los términos género y especie seguían manteniendo una ambigüedad que hoy nos resulta extraña, acostumbrados como estamos a la relación jerárquica de que desde hace tiempo les dotó la sistemática.

La transición de la edad media a la moderna en Europa (siglos xiv y xv) está marcada, en el tema que nos ocupa, por la pérdida de respeto a la tradición heredada y por la especialización de la medicina, basada esta última en gran parte en las plantas medicinales. El aumento de los conocimientos biológicos se produce casi exclusivamente en un marco de interés médico, con lo que la botánica cobró ventaja por su interés farmacológico. Se abandona la generalización en el estudio biológico y los estudiosos se entregan preferentemente a la recolección intensiva de hechos y datos, especialmente en el siglo xvi. El número de especies vegetales conocido entonces era lo bastante grande como para exigir cierto orden y clasificación. La nomenclatura de los primeros botánicos del siglo xvi es tosca, consistiendo generalmente en largas frases en griego o latín ordenadas alfabéticamente, que describían pobremente las especies. Entre los primeros herbarios de la era moderna merece mención el de Gaspard Bauhin (1560-1624), que además de reunir más de 6.000 especies vegetales, muestra en sus descripciones la elección de características como hojas, frutos, flores, etc. para formar grupos *naturales*, no disgregados por un orden alfabético. Su novedoso principio de ordenación vegetal contempla también la distinción incipiente de los conceptos de género y especie, reúne los grupos específicos bajo un nombre genérico fijo y distingue las especies por uno o varios adjetivos, perfilando una nomenclatura binaria y haciendo patente la necesidad de distinción entre las categorías de género y especie (Jahn et al. 1985).

Quien mejor entendió en el siglo xvi la necesidad de un nuevo método de clasificación para las plantas fue Andrea Cesalpino (1519-1603), un aristotélico. Su obra principal *De plantis libri XVI* (1583) expresa ya en su prólogo el punto de partida de su sistema: «Toda ciencia consiste en la unión de lo semejante y en la diferenciación de lo desemejante». La intención de Cesalpino de reconocer las propiedades esenciales de las plantas le llevó a estudiar su anatomía, su fisiología, la germinación, etc. Por especie y género entendió el concepto lógico de Aristóteles y no una unidad natural concreta, lo que hizo que su clasificación fuera un sistema artificial y no un ordenamiento natural. No obstante, Cesalpino realizó en primer lugar una clasificación de las plantas en función de conceptos derivados de sus estudios y, sólo después de tener la clasificación realizada, fue cuando aplicó los principios lógicos para justificar su ordenamiento particular y formalizar así sus reglas taxonómicas. Su interés en que los principios de ordenamiento se apoyasen en criterios objetivos y no en su importan-

cia para la humanidad, y la búsqueda de la esencia de las plantas, hacen de él el primer botánico de la Edad Moderna (Radl 1913).

Entre los discípulos de Cesalpino destaca Joachim Jung (1587-1657), fundador de la morfología de las plantas, quien ejerció una notable influencia en los trabajos del inglés John Ray (1627-1705), la persona más notable en la sistemática vegetal y animal del siglo XVII (Jahn et al 1985). Ray utilizó predominantemente los rasgos morfológicos para su sistema de clasificación, aunque atendió también a toda una serie de características complejas de las plantas, logrando delimitar una gran cantidad de agrupaciones naturales de plantas; la *naturalidad* de estos grupos se hace patente con el uso que hizo de expresiones como «plantas emparentadas» (*cognatae et congeneres plantae*). Uno de sus principios metódicos fue el empleo de nombres fijos, introduciendo nombres dobles para género y especie, base del sistema actual de nomenclatura; de hecho Linneo calificó a Ray de fundador de la sistemática en biología. Su afán metódico le obligó a definir conceptualmente la noción de especie en el primer volumen de su obra monumental *Historia generalis plantarum* (1686-1704), como una totalidad de organismos similares que proceden de la misma semilla, se reproducen entre sí y tienen descendencia que se asemeja a sus padres. En esta definición se reúnen por vez primera tres características esenciales de la especie biológica: 1) la especie es una agrupación de individuos, 2) la especie agrupa individuos morfológicamente similares, y 3) la especie representa la unidad de autorreproducción en la naturaleza. Esta primera definición clara de especie como grupo constante de organismos relacionados genealógicamente, tanto para animales como para plantas, supone la primera descripción del concepto de especie como categoría sistemática, y conlleva, además del reconocimiento de la realidad objetiva de las especies, una concepción fijista que considera cada una de las especies como una realidad inmutable; según Ray «nunca nace una especie de la semilla de otra especie» (Taton 1988, tomo 7, p. 640). En su obra *Wisdom of God* (1691), se puede leer su más famosa definición de especie:

«Considero que todos los perros pertenecen a una especie porque se mezclan juntos en la generación, y la cría producida por estas mezclas es prolija.»

(Ray, según Sloan, 1985, pp. 83-84)

Carl von Linné (1707-1778), Linneo, fue el primer biólogo que se propuso el agrupamiento de todos los organismos en categorías jerarquizadas, firmes y definidas. Su trabajo constituye la conclusión de los esfuerzos realizados durante doscientos años dirigidos a encontrar principios universalmente válidos para ordenar las distintas formas animales y vegetales de nuestro planeta. Conocedor de los trabajos de John Ray y de Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708), creó un sistema taxonómico simplificado aprovechando los métodos desarrollados por colegas anteriores, y nos legó, a través de su manual *Philosophia botanica* (1751), el sistema binomial de nomenclatura que aún hoy utilizamos (Blunt 1971).

Conocedor a través de Sébastien Vaillant (1651-1722) de los trabajos de Rudolf Jacob Camerarius (1665-1721) sobre la sexualidad en las plantas, su clasificación botánica se basó en la estructura floral, considerándola tan importante para su sistema botánico de clasificación que la denominó *sistema sexual*. La clasificación de las plantas en su obra *Systema Naturae* (1735) es una clasificación artificial, basada en características escogidas y ordenadas de forma arbitraria; a pesar de que Linneo hubiese preferido un sistema natural de clasificación que reflejase el auténtico plan de Dios en la creación, al estilo del de Ray, él consideraba esta meta como inalcanzable. Los grandes grupos linneanos, especialmente en la clasificación botánica (no tanto en la zoológica) son a todas luces artificiales, basados principalmente en el número de elementos florales, pero la disposición de los géneros en estos grandes grupos es a menudo absolutamente natural. De hecho, para Linneo, todas sus categorías taxonómicas eran artificiales, excepto el género y la especie, que para él eran grupos con existencia real en la naturaleza; también consideraba que las clases y los órdenes tienen fundamento en la naturaleza, pero era muy difícil reconocerlos y él se servía para ello de rasgos elegidos de manera artificial:

«La obra de la naturaleza es siempre la especie; la del cultivo es con frecuencia la variedad; la de la naturaleza y el arte es la clase y el orden. [...] Contamos tantas especies como formas distintas fueron creadas al principio.»

(Linneo, según Radl, 1913, p. 264)

Esta declaración creacionista sobre la especie, al igual que ocurre con la definición que de ella hizo Ray, conlleva necesariamente una concepción fijista de estos grupos naturales, difícilmente compatible con la creencia popular en la fácil mutabilidad de las especies por efecto del cruzamiento interespecífico, basada en los escritos aristotélicos. Las claras y numerosas ventajas del método de ordenación de Linneo, comparado con los existentes en su tiempo, hicieron que se difundiera con gran rapidez, arrastrando con él su concepción fijista de especie que, desafió y derrotó la creencia en su mutabilidad. Observando este hecho desde la perspectiva actual puede considerarse como fundamental para la aparición posterior del concepto de evolución, ya que éste carece de sentido en un mundo con especies efímeras consideradas como unidades arbitrarias. La insistencia de Linneo en la constancia y objetividad de la especie planteó el problema de su origen, cuestión que no se contemplaba previamente en tales términos, y que fue el tema central del problema de las especies durante la segunda mitad del siglo XIX, una vez instauradas las posiciones transformistas de forma definitiva en la comunidad científica (Mayr 1963, Coleman 1971). Si bien formalmente no puede atribuirse a Linneo la primera definición formal de especie, sí es su mérito haber fijado el sentido de este concepto en la comunidad científica a través de la gran difusión de su sistema de clasificación.

El sistema de Linneo fue duramente criticado por los partidarios de la idea de la escala gradual de la gran cadena del ser (*scala naturae*), derivada de la noción

platónica de la plenitud cósmica y de la doctrina de las jerarquías de Aristóteles. Esta idea propugnaba la existencia de una cadena ininterrumpida de seres desde la materia informe hasta el hombre, obviamente colocado en la cúspide de la escala. Entre los seguidores de esta escala gradual se encontraba George Louis Leclerc (1707-1788), Conde de Buffon, que negó la existencia de cualquier categoría sistemática en la naturaleza, afirmando la única existencia de los individuos:

«Muchos individuos representa un número finito, y la especie es el número infinito; por los mismos medios que se puede demostrar que la infinitud geométrica no existe, se puede asegurar que la progresión o desarrollo hasta el infinito no existe. Es únicamente una idea que procede de la abstracción.»

(Buffon, según Sloan, 1985, p. 121)

No obstante, a lo largo de la confección de los 36 tomos de su obra *Historia Natural* (1749-1788), cuantos más animales estudiaba y describía, más se convencía de la existencia del concepto de especie y de su realidad ontológica, adoptando como criterio el cruzamiento, ya propuesto anteriormente por Aristóteles y Ray:

«Otra cualidad por la que se reconocen fácilmente y se diferencian entre sí las especies zoológicas consiste en que se pueden considerar animales de una misma especie los que engendran y crían por apareamiento seres semejantes a su especie, y de especies totalmente distintas los que por estos mismos medios no engendran nada al unirse.»

(Buffon, según Jahn et al. 1985, p. 225)

De esta definición dedujo la consecuente inmutabilidad de las especies:

«Las especies de animales y plantas son, consiguientemente, inagotables. Mientras sigan existiendo seres individuales, continuará renovándose la especie de los mismos. De hecho cada especie hoy es igual que hace tres mil años.»

(Buffon, según Sloan, 1985, p. 121)

Además de la cuestión de cómo puede identificarse una especie, Buffon plantea la pregunta fundamental de qué es una especie biológica, pregunta que, según Sloan (1985), aparece por vez primera en el siglo XVIII. En la concepción de especie de Buffon es especialmente importante la introducción del aspecto histórico, lo que supone una innovación en el devenir del concepto y dota a la especie de existencia física al considerarla como una sucesión de individuos constantes en sus características:

«Un individuo es una criatura *per se*, aislada e independiente, que no tiene nada en común con otros seres, excepto en que se asemeja o diferencia de ellos. Todos los individuos semejantes que existen sobre la superficie del globo son considerados como los que componen la especie de estos individuos. [...] No obstante, lo que forma la especie no es ni el número ni el conjunto de

individuos semejantes. Es la sucesión constante y la renovación ininterrumpida de estos individuos de lo que consta.»

(Buffon, según Sloan, 1985, pp. 122-123)

El Conde de Buffon pasó gran parte de su vida científica en experimentos de hibridación interespecífica con el fin de comprobar su criterio, convenciéndose, por los resultados obtenidos, de la existencia de especies inmutables y de la imposibilidad de demostrar que una especie pueda proceder de otra. No obstante, mantuvo una posición transformista moderada, admitiendo la posibilidad de transformación de las especies bajo condicionamientos externos como el clima, la alimentación y la domesticación. Estas posiciones transformistas y la creencia en la generación espontánea supusieron un dogma prácticamente universal durante el siglo XVIII, y aún a pesar de las experiencias de Francesco Redi (1668) y Lazzaro Spallanzani (1756), incluso el filósofo Schopenhauer recurre, en una fecha tan tardía como 1851, a la generación espontánea para explicar el origen de las especies, lo que da una idea clara del enorme arraigo de estas creencias en la sociedad de la época.

El trabajo del Conde de Buffon ejerció una gran influencia y devolvió a la biología parte del prestigio perdido en favor de la física, las matemáticas y la medicina, si bien no llegó a retomar el esplendor que tuvo en la antigüedad. Con su concepción de especie podemos decir que elimina para el futuro la discusión de los *universales filosóficos*, que tan ligada ha estado al término especie, al acuñar la idea de linajes históricos concretos (Sloan 1985).

Entre sus continuadores encontramos personajes de la talla de Jean Baptiste de Monet, Caballero de La Marck (1744-1829), Georges Cuvier (1769-1832) y Étienne Geoffroy St.-Hilaire (1772-1844). A pesar de los fuertes enfrentamientos que estos tres notables biólogos mantuvieron entre sí a lo largo de su vida en París, en lo referente al concepto de especie mantuvieron algunas posturas comunes, heredadas de su maestro el Conde de Buffon: los tres atacaron el sistema linneano y negaron en algún momento la existencia de las especies en la naturaleza.

Cuvier define a la especie en su *Tableau élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux* (1797) como:

«[...] la colección de todos los cuerpos organizados nacidos los unos de los otros, o de padres comunes, y de todos aquellos otros cuyo parecido es comparable a la semejanza que guardan entre ellos.»

(Cuvier, según Laurent, 1985, p. 142)

Para él, la especie se reconocía esencialmente por los lazos que establece la generación entre los individuos, colocando la descendencia en el centro de su definición de especie, claramente heredada de Buffon. No obstante, abandonó posteriormente esta definición al reconocer que era inaplicable en paleontología, y señaló que el tiempo no ejercía papel alguno sobre las especies, que

consideró fijas, excepto para destruirlas; se acogió a una concepción tipológica de especie, mucho más útil para sus propósitos:

«[...] cada cuerpo organizado [...] tiene una forma propia, [...] y es de esta forma de lo que depende la complicación del movimiento general de su vida, lo que constituye su especie y hace de él lo que es [...] durante un período dado de la historia de la Tierra [...] entre dos catástrofes.»

(Cuvier en *Le Règne Animal*, 1829, según Laurent, 1985, p. 147)

Lamarck, al contrario que Cuvier, mantuvo el concepto de descendencia en el de especie:

«Tanto en botánica como en zoología, la especie está precisamente constituida por el grupo completo de individuos semejantes que perpetúan su clase mediante la reproducción. Por semejante quiero significar las cualidades esenciales de la especie, debido a que los individuos que pertenecen a ellas muestran a menudo diferencias accidentales que son la base de las variedades, y en ocasiones muestran diferencias sexuales.»

(Lamarck en *Encyclopédie méthodique*, 1786, según Burkhardt, 1985, p. 164)

La evolución del concepto de especie en Lamarck es muy compleja y pasa a lo largo de su carrera de una visión esencialista a otra puramente nominalista, negando su existencia real, para terminar afirmando de nuevo que las especies, a diferencia del resto de categorías taxonómicas, son productos reales de la naturaleza. Esta volubilidad es atribuida al cambio dramático que sufrió el pensamiento de Lamarck sobre 1800: antes de esta fecha consideró las especies como fijas y no dudó de su existencia real; sin embargo, a partir de 1800 las contempló como mutables y comienza a sugerir que son meros constructos de la mente humana. En su *Philosophie zoologique* (1809) se puede leer:

«Sólo aquellos naturalistas que se han ocupado mucho en la determinación de las especies y que han consultado las más ricas colecciones, pueden saber hasta qué punto las especies, entre los cuerpos vivientes, se funden las unas en las otras, y son los únicos que han podido convencerse de que en las partes donde vemos especies aisladas es porque nos faltan otras que se aproximan a ellas y que aún no han sido recogidas.»

(Lamarck, 1809, p. 54)

En este párrafo se observa su adhesión a las propuestas de su maestro Buffon, conservando la idea de la *scala naturae*; su concepto de especie es puramente nominalista y defiende su utilidad para la investigación a pesar de la denuncia que realiza de su falibilidad:

«La idea de abarcar, bajo el nombre de especie, una colección de individuos semejantes, que se perpetúan los mismos por la generación y que han existido siendo los mismos tan antiguamente como la Naturaleza, lleva-

ba en sí la necesidad de que los individuos de una misma especie no pudiesen aliarse de ningún modo, en sus actos de generación, con individuos de una especie diferente. Por desgracia, la observación ha probado y prueba aún todos los días que esta consideración no resulta fundada, porque los híbridos, muy comunes entre los vegetales, y los acoplamientos que muchas veces se observan entre individuos de especies muy diferentes en los animales, han hecho ver que los límites entre estas especies supuestas constantes no eran tan sólidas como se imaginaba.

[...] No obstante, para facilitar el estudio y el conocimiento de tantos cuerpos distintos, resulta útil dar el nombre de especie a toda colección de individuos semejantes, que la generación perpetúa en el mismo estado, en tanto que las circunstancias de su situación no cambian bastante para hacer variar sus hábitos, su carácter y su forma.»

(Lamarck, 1809, pp. 57-58 y 65)

Como veremos más adelante, no es Jean-Baptiste Lamarck el único personaje de su tiempo que cambia drásticamente sus concepciones sobre la especie a lo largo de su vida. Su visión del problema de la especie, fuertemente influida por sus posiciones transformistas y su adhesión a las tesis de Buffon, cayó en fuerte descrédito en las primeras décadas del siglo XIX con el rechazo categórico de la *scala naturae* por parte de Georges Cuvier. A pesar de que existieron posiciones muy variadas sobre el concepto de especie durante el período que cubre el final del siglo XVIII y principios del XIX, casi todas compartieron la creencia en la fijeza de las especies y en su origen a partir de creaciones especiales. La constancia de las especies, y su incapacidad para cambiar una vez creadas, fue el último componente del antiguo dogma de la creación del mundo que permaneció intacto hasta esta época (Coleman 1971).

Las ideas transformistas colonizaron Inglaterra en las primeras décadas del siglo XIX, y la hipótesis de la transmutación levantó clamores populares con la edición de *Vestiges of the Natural History of Creation* (1844) de Robert Chambers (1802-1871) que vendió 24.000 ejemplares antes de la edición del *Origen de las especies* (1859) de Charles R. Darwin (1809-1882); la difusión popular de *Vestiges* desató el acalorado, y a partir de entonces público, debate sobre el problema del origen de las especies y sus amplias repercusiones morales, sociales y religiosas (Gagliardi y Giordan 1987). Sin embargo, prácticamente todos los filósofos de este período, así como los maestros y amigos de Darwin compartían la creencia en la inmutabilidad de las especies y fueron, en mayor o menor medida, esencialistas. Sir Charles Lyell (1797-1875) declaró en sus *Principios de geología* (1835):

«Hay límites fijos más allá de los cuales los descendientes de padres comunes nunca pueden desviarse de un cierto tipo. [...] Es inútil [...] discutir sobre la posibilidad abstracta de que una especie se convierta en otra, cuando hay causas conocidas, mucho más activas en su natura-

leza, que siempre impedirán y prevendrán la consecución real de tales conversiones.»

(Lyell, según Mayr, 1991, p. 54)

La influencia de filósofos esencialistas como William Whewell, que afirmó que «las especies tienen una existencia real en la naturaleza y la transición de unas a otras no existe», o John Stuart Mill, según el cual «las clases son categorías entre las cuales hay una barrera infranqueable» (Mayr 1991), y las posturas mantenidas por sus maestros y colegas contemporáneos, no fueron lo suficientemente fuertes como para evitar que Darwin abandonara definitivamente el esencialismo: el descubrimiento de la importancia de la unicidad del individuo en las especies con reproducción sexual se convirtió en clave de la teoría darwinista, y el esencialismo fue sustituido por el pensamiento poblacional, en lo que tal vez haya sido la mayor revolución conceptual en la historia de la biología. No obstante, Darwin fracasó en la resolución del problema del concepto de especie.

EL CONCEPTO DE ESPECIE EN EL PENSAMIENTO POBLACIONAL

La sustitución del pensamiento tipológico por el pensamiento en términos de poblaciones afectó profundamente al concepto de especie. La nítida discontinuidad entre especies que había maravillado a Ray, Linneo y tantos otros se puso en cuestión con las observaciones de naturalistas viajeros como Alfred R. Wallace (1823-1913), Moritz Wagner (1813-1887) o el mismo Darwin: todos ellos observaron en numerosas poblaciones todos los estados intermedios imaginables en la formación de una especie. La dificultad de establecer una línea clara entre variedades y especies fue considerada como prueba de la evolución y de que las especies no eran entidades reales sino únicamente agrupaciones convenientes y arbitrarias de individuos similares. Esto hizo cambiar de opinión a numerosos personajes: Lyell escribía en sus diarios privados *On the Species Question* (1855-1861), unos veinte años después de la edición de sus *Principios de Geología*:

«Las especies son abstracciones, no realidades, son como géneros. Los individuos son las únicas realidades. La naturaleza ni fabrica ni rompe moldes; todo es plástico, no fijo, transitorio, progresivo o retrógrado.»

(Lyell, según Gould, 1987, p. 192)

Darwin, en sus cuadernos de notas previos a la edición del *Origen de las especies*, muestra un concepto novedoso y moderno de especie basado en el aislamiento reproductivo; hay numerosas referencias en sus cuadernos B y C a la mutua *repugnancia* de las especies a entrecruzarse:

«Mi definición de especie no tiene nada que ver con la hibridación, es simplemente un impulso instintivo a mantenerse separados, que sin duda llega a ser superado [de otro modo nunca se producirían híbridos], pero hasta

que así ocurre, estos animales son especies distintas» (*Cuaderno de notas C*, p. 161).

«La aversión de dos especies entre sí es evidentemente un instinto; y esto evita la reproducción» (*Cuaderno de notas B*, p. 197).

(Darwin, 1837, según Mayr, 1991, p. 42)

Para Darwin, en estos cuadernos, el estado de especie tenía poco o nada que ver con el grado de diferenciación morfológica. No obstante, quince años después se sumió en una gran confusión sobre este problema, especialmente al intentar aplicar su concepto de especie a las plantas. El concepto al que llegó finalmente Darwin es absolutamente diferente al que había trabajado en sus cuadernos de notas, y está claramente descrito en el *Origen de las especies*:

«Los sistemáticos [...] no estarán incesantemente asaltados por la sombría duda de si esta o aquella forma es una verdadera especie, lo cual será un pequeño alivio con toda seguridad [...]. Los sistemáticos sólo tendrán que decidir, lo cual no es fácil tampoco, si una forma es lo suficientemente constante y distinta de otras formas, para ser susceptible de definición; y en este caso, si las diferencias son lo bastante importantes para merecer el nombre específico.

[...] la única distinción entre las especies y las variedades bien marcadas, es que las últimas se sabe o se cree que están unidas en la actualidad por gradaciones intermedias, mientras que las especies lo estuvieron. [...] tendremos que tratar a las especies de la misma manera que aquellos naturalistas tratan a los géneros cuando admiten que los géneros son combinaciones meramente artificiales hechas porque así conviene. Quizá no es ésta una perspectiva consoladora; pero cuando menos nos libertaremos de ese buscar en vano la esencia, ni descubierta ni posible de descubrir, del término especie.»

(Darwin, 1859, pp. 556-557)

Darwin negó la existencia de especies como categorías no arbitrarias, y su ejemplo fue seguido por los taxónomos y evolucionistas del siglo XIX. No obstante, este concepto de especie que pudo ayudar en un principio a fortalecer la teoría darwinista, se volvió en su contra; en los últimos años del siglo XIX surgió en los círculos evolucionistas la conclusión de que si las especies eran grupos arbitrarios, sería inútil intentar explicar su origen. Muchos biólogos abrigaron la sospecha de que la obra completa de Darwin se basaba en una falla lógica: la explicación de una entidad inexistente (Allen 1975). Aunque algunos biólogos como H.E. Karl Jordan (1861-1959) o Erwin Stresemann (1889-1972) se dedicaron activamente a tratar de difundir una visión de las especies como unidades biológicas reales, la mayoría de los biólogos estaban hastiados del problema de las especies. La confusión en torno de las especies demoró la comprensión cabal de la evolución en términos poblacionales, lo que no ocurrió hasta los años 30 de nuestro siglo, y sumió al darwinismo en su período más oscuro (Bowler 1983).

Este problema de la definición de especie se agudizó notablemente en los últimos años del siglo XIX y primeros del XX con el hacer de parte de los ornitólogos europeos, que comenzaron a describir como especies nuevas a las formas anómalas, principalmente variedades geográficas e individuales, aplicándoles la nomenclatura taxonómica binaria, con lo que aumentó la confusión en la sistemática. El fenómeno revistió tal intensidad que Otto Kleinschmidt (1870-1954) recomendó el abandono del concepto de especie para estos fines:

«[...] abandonar el concepto de especie en las discusiones sistemáticas y hablar simplemente de formas. Todas las formas, que no son sino representantes geográficos de un único y mismo animal, será mejor denominarlas "agregados formales".»

(Kleinschmidt, 1900, según Jahn et al., 1985, p. 484)

En las numerosas definiciones de especie dadas hasta los años treinta de nuestro siglo siguen predominando los criterios morfológicos, aunque también se tiene en cuenta que además constituye una comunidad de reproducción. Como hemos visto anteriormente, esto no es novedad; Joseph Gottlieb Koelreuter (1773-1806), siguiendo a Aristóteles y a Ray, afirmó ya en 1760 que los individuos que pertenecen a una especie son los capaces de producir descendencia fecunda. Desde entonces, y siempre con frecuencia creciente, la capacidad de cruzarse se ha considerado como criterio decisivo en las definiciones de especie. Pero, como dice Mayr (1963), desgraciadamente este criterio se ha reducido con frecuencia a un sólo aspecto del cruzamiento con éxito, el de la fecundidad; una muestra de la adhesión a la prueba de la fecundidad nos la brinda F.W. Andrews en su *Horace Dobell Lecture on the evolution of the Streptococci*, donde expone las dificultades que presenta este concepto de especie al aplicarlo a las bacterias:

«Cabe muy bien preguntarse si el intento de definir especies distintas, de naturaleza más o menos permanente, tales como las que acostumbramos a tratar entre los animales y las plantas superiores, no será totalmente ilusorio entre formas de vida tan escasamente organizadas como las bacterias. Ningún biólogo cree hoy día en la fijeza absoluta de las especies [...], pero hay dos circunstancias que hacen que el problema de la especificidad resulte más difícil de resolver. El bacteriólogo carece de la prueba de fecundidad o esterilidad mutua, tan valiosa para determinar límites específicos entre organismos en que prevalece la reproducción sexual. Además, la extremada rapidez con que se suceden las generaciones en bacterias ofrece a las fuerzas de la variación y la selección natural un campo de operaciones absolutamente carente de parangón entre las formas superiores de vida.»

(Andrews, 1906, según Olby, 1974, p. 259)

La posición nominalista de Darwin sobre el concepto de especie fue progresivamente atacada en las primeras décadas del siglo, hasta que en los años 40 el problema de la especie fue estudiado en profundidad por algunos de los responsables de la síntesis evolutiva: Julian Huxley

(1887-1975), Theodosius Dobzhansky (1900-1975), George Gaylord Simpson (1902-1984) y Ernst Mayr (1904-), establecieron inequívocamente que la especie es una entidad biológica real, con características e historia propias. El criterio de fecundidad cruzada, aceptado como decisivo en gran parte de la literatura botánica y genética, se puso en entredicho al señalar los naturalistas que especies de animales capaces de dar cruzamientos fecundos pueden vivir una junto a otra sin cruzarse, porque su aislamiento en la reproducción se mantiene por mecanismos distintos a los de la barrera de la esterilidad. El nuevo concepto de especie, basado en los trabajos de Heinrich E. K. Jordan (1861-1959), fue reformulado en función del aislamiento reproductivo por Mayr, el mayor estudioso en los últimos sesenta años de este enojoso problema de la biología, dando luz al moderno concepto biológico de especie (CBE):

«Las especies son grupos de poblaciones naturales real o potencialmente intercruzables, aislados reproductivamente de otros grupos análogos.»

(Mayr, 1940, según Mayr, 1963, p. 35)

Las numerosas tentativas de encontrar un criterio de especie de aplicación universal, y sus dificultades, son una prueba de la diversidad natural, así como de la gran confusión de pensamiento existente sobre esta problemática. El enfoque de estos investigadores responsables del concepto biológico de especie produjo un cambio profundo, y para ellos terminó para siempre la búsqueda infructuosa de la *esencia* de la especie. Su criterio de especie ya no seguirá basándose en el grado de diferencia que contempla la definición tipológica, sino en la relación entre poblaciones: si su relación es de cruzamiento son conspecíficas, mientras que si están reproductivamente aisladas se trata de especies diferentes (como veremos más adelante, este criterio presenta problemas con organismos que carecen de reproducción cruzada). Con esta definición, el término especie no describe ninguna característica intrínseca de un individuo, sino únicamente su relación con otros. El CBE implica un cambio absoluto en la posición ontológica de especie: las especies no son consideradas como clases naturales que pueden ser definidas, sino como particulares concretos, *individuales filosóficos*, que pueden ser descritos y delimitados, pero nunca definidos (*naturalmente, no todos los biólogos actuales aceptan el pensamiento poblacional en relación con el concepto de especie; para una descripción detallada de otras posturas véase Prevosti 1993*). Podemos reconocer aquí la herencia de las concepciones de especie del Conde de Buffon y de Darwin en sus cuadernos de notas (Mayr 1992).

El concepto biológico de especie (CBE)

El CBE ha sido ampliamente difundido en los últimos cincuenta años y ha gozado de una gran aceptación, lo que no le ha librado de críticas. Éstas han sido recogidas y respondidas por Mayr (1963, 1985 y 1992), demostrando que, además de ser útil como criterio para decidir si una determinada población debe elevarse al rango de especie, ofrece indicios decisivos en los casos problemá-

ticos de delimitación de especies. Uno de los éxitos más espectaculares del CBE en zoología ha sido su aplicación a la sistemática de las aves de América del Norte: el CBE ha sido el instrumento para llegar a decisiones inequívocas en los casos en que existían controversias para la delimitación de muchas de las 607 especies descritas; sólo en un caso no fue aplicable el CBE (Mayr 1992).

Naturalmente, hasta los más fervientes defensores del CBE admiten dificultades al aplicarlo en algunos casos concretos. Uno de ellos es el de los ejemplares fósiles, discutido por Simpson (1983, p. 46), a los que difícilmente se les puede investigar el aislamiento reproductivo por medio de pruebas directas; los paleontólogos que estudian especies distribuidas en la dimensión tiempo (cronoespecies) han buscado un concepto de especie que les resulte particularmente útil para discriminar especies fósiles. Basándose en la definición de Wilhelm Johannsen (1857-1927), «una especie consiste en una corriente de formas análogas que siguen un rumbo paralelo en la evolución» (Radl 1909-1930, p. 357), han acuñado lo que denominan concepto evolutivo de especie:

«Una especie evolutiva es una estirpe única de poblaciones ancestrales-descendientes, que mantiene su identidad separada de otras estirpes y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico.»

(Wiley, 1981, según Mayr, 1985, p. 310)

Esta definición reemplaza el criterio de aislamiento reproductivo del CBE por los términos vagos «*mantiene su identidad*», «*tendencias evolutivas*» y «*destino histórico*». El mismo Simpson, uno de los responsables de esta definición, reconoce sus limitaciones y la arbitrariedad que supone su aplicación.

Otro obstáculo en la aplicación del CBE lo presentan los fenómenos de especiación incompleta, discutidos por Mayr (1963, pp. 39-42); la demostración del estado de especie para las poblaciones incompletamente especiadas ofrece dificultades considerables y, en ocasiones, resulta una empresa imposible.

Merece mención especial entre estos distintos obstáculos el caso de las bacterias, cuya problemática con el concepto de especie está perfectamente expuesta en el párrafo anteriormente citado de la *Conferencia Horace Dobell* de 1906 impartida por F.W. Andrews. Esta dificultad ha sido salvada por los bacteriólogos mediante procedimientos tipológicos, obviando el concepto de especie utilizado para los seres con reproducción sexual, y creando en 1958 un código de nomenclatura internacional exclusivo para la bacteriología (Jahn et al. 1985). No obstante, en la actualidad se vuelve a plantear la utilidad del concepto de especie para las bacterias al conocerse mejor algunos de sus mecanismos de aislamiento genético (Maynard Smith et al. 1991). Algo similar ocurre con los virus, para los que Eigen (1993) ha acuñado el término de «cuasiespecie», que define como poblaciones complejas de entidades afines, que actúan como un todo y se autoperpetúan.

Ante el problema insalvable que representan para el CBE los linajes que se reproducen asexual o uniparentalmente, que no forman poblaciones sino clones —a los que no es aplicable el CBE—, algunos autores han propuesto excluir de estas entidades la categoría de especie, y han acuñado un término especial para ellas, «agamospecie». De hecho, éste ha sido el principal obstáculo que ha tenido el CBE para su aceptación en la comunidad botánica, debido a la frecuencia con que se presentan los fenómenos de poliploidía y asexualidad (apomixis) en las plantas. G. Ledyard Stebbins (1906-) expone la necesidad para las plantas de un concepto más amplio y general que el CBE, ideado sobre la base de modelos animales. Propone una compleja definición de especie:

«Una especie es una unidad básica de jerarquía biológica, y consta de un sistema de poblaciones que descienden de un único o de muy pocos ancestros comunes estrechamente relacionados. El sistema mantiene su unidad en base a semejanzas con respecto a la forma, reacción frente al medio y similitudes genético-bioquímicas que son mantenidas a causa de un intercambio constante u ocasional de genes debido a hibridaciones con éxito o a causa de fuertes y bien establecidas adaptaciones a un medio particular, de forma que las características distintivas pueden retenerse durante largos períodos en la escala del tiempo evolutivo. Las especies relacionadas mantienen su individualidad en base a discontinuidades en morfología, fisiología o bioquímica bien a causa de ausencia total o casi total de hibridación interespecífica, o porque los híbridos y sus derivados sólo ocurren temporal y localizadamente.»

(Stebbins, 1987, p. 136)

El mismo Stebbins reconoce que su engorrosa definición de especie es difícil de aplicar a las poblaciones asexuales, y declara que cualquier definición simple sólo es aplicable a un grupo restringido de filos, incluso entre animales y plantas superiores. No obstante, mantiene esperanzas en la aplicación del CBE en botánica:

«A muchos botánicos, [...] les resulta difícil aceptar el concepto biológico de especie. ¿Se deben estas dificultades a un conocimiento insuficiente de la situación real o existen tantas diferencias entre las poblaciones de animales y plantas que es difícil aplicar el concepto zoológico de especie a las plantas?»

(Stebbins, 1987, p. 120)

El reto de aclarar esta duda lo ha recogido recientemente Ernst Mayr (1992), y para ello ha elegido la flora vascular de la localidad de Concord (Massachusetts, EUA). Su elección se ha basado en la revisión reciente que se ha hecho de esta flora, en su diversidad (838 especies descritas) y en la gran cantidad de *horrores* botánicos que presenta: multitud de híbridos, variedades, autopoliploides, aloploploides, apomixis, etc. (Diamond 1992). En este análisis, 697 especies están morfológicamente bien definidas, y tanto el concepto tipológico de especie como el CBE se han mostrado efectivos en su delimitación. Esto representa el 83,17% de la totalidad de las especies vasculares de Concord y deja por resolver la

especificidad en otras 141 especies. La aplicación del CBE a estos casos problemáticos delimita inequívocamente otras 87 especies, elevando el porcentaje de eficiencia al 93,56% del total de la flora vascular de Concord; la aplicación del CBE presentó únicamente problemas irresolubles en los casos de apomixis y de autopoliploidía, un total de 54 especies (6,44%).

La eficiencia de estos resultados de la aplicación del CBE para delimitar las especies en esta flora local, aunque menor que la que se obtiene habitualmente en los estudios de faunas locales, muestra que el CBE es el mejor instrumento de la biología actual para la delimitación de especies entre las poblaciones con reproducción sexual. Sin olvidar los hechos distintivos que presentan las especies vegetales, la incidencia de *horrores* botánicos en sus poblaciones no parece tan frecuente como para socavar la utilidad del CBE en las plantas.

CONCLUSIONES

El problema de la definición de especie ha sido uno de los más duraderos y confusos a lo largo de la historia de la biología. Numerosas soluciones han sido aportadas para su elucidación, con distintos objetivos, y mientras que algunas de ellas han sido complementarias, otras han sido fuertemente contradictorias. Algunas han sido abandonadas para ser posteriormente retomadas, o incluso redescubiertas, siglos más tarde; otras aún perduran con mayor o menor número de adeptos. Lo que es indudable es que el CBE ha aportado a la biología moderna un amplio consenso en la solución de este problema y ha demostrado su utilidad en la toma de decisiones para elevar o no al estado de especies las poblaciones naturales.

Según Mayr (1992), una de las principales fuentes de confusión, que ha impedido una resolución sencilla del problema de las especies, radica en el doble uso del término especie para representar dos conceptos muy diferentes. En primer lugar, especie significa una categoría definida, un rango en la jerarquía lineal de categorías sistemáticas; este rango es definido mediante la misma definición del término especie. Pero la palabra especie también se aplica a los taxones, a los grupos monofiléticos de organismos que comparten un conjunto discreto de características y que se consideran lo suficientemente diferenciados para recibir un nombre formalizado; es decir, se aplica también a objetos definidos de la naturaleza como son las poblaciones que se distribuyen en el espacio y en el tiempo. El CBE define el significado de la categoría especie que, como clase natural puede ser definida, y la definición del CBE es una de las posibles para esta clase. Sin embargo, el término especie como taxón es un individual filosófico: los taxones son objetos tangibles y, por tanto, no pueden ser definidos, sino únicamente delimitados y descritos. La función de la definición de especie es la de servir como criterio para discernir si una población debe obtener la categoría de especie. Por tanto, el

desarrollo de un concepto de especie es una tarea distinta y completamente aparte de la de su aplicación en la descripción y delimitación de los taxones específicos particulares.

Las distintas definiciones de especie manejadas después de la revolución darwinista están basadas en tres conceptos teóricos (Mayr 1963):

1) *Concepto tipológico de especie*: Es el más sencillo y difundido, y está basado en el grado de diferencia morfológica. Por su misma naturaleza está sometido a la subjetividad, y son famosos los casos en que se ha concedido separadamente la categoría de especie tanto a machos como a hembras de individuos de la misma población, debido a su dimorfismo sexual. Recientemente se ha considerado inadecuado este criterio, ya que presenta muchos problemas de aplicación en los casos de diversidad polimórfica y en los de especies crípticas. Además, trata a los individuos como elementos de un conjunto de objetos inanimados, de colección de museo, lo que no parece lo más adecuado para describir comunidades de reproducción sexual.

2) *Concepto adimensional de especie*: Es el utilizado por los naturalistas locales. Se basa en la relación de poblaciones naturales en un sistema adimensional, es decir, que coexisten en el espacio y en el tiempo. La manifiesta discontinuidad entre poblaciones simpátricas y sincrónicas es la base del CBE, y el criterio utilizado para reconocerla es el de aislamiento reproductivo. Este criterio es objetivo, no arbitrario, y capaz de determinar inequívocamente si una población de un sistema adimensional forma una o varias especies. Aquí, el término especie delata una relación, no una propiedad inherente de los individuos: una población constituye una especie sólo con respecto a otras poblaciones simpátricas y sincrónicas a ella.

3) *Concepto multidimensional de especie*: Es un concepto colectivo que considera la especie como grupos de poblaciones alopátricas y aloclónicas que de hecho o potencialmente se cruzan entre ellas. Aunque se acerca mucho más a la realidad biológica que el concepto adimensional, presenta la desventaja de carecer de la objetividad de que hace gala este último, debido a la dificultad de establecer la potencialidad de cruzamiento entre poblaciones discontinuas.

Estos tres conceptos producen distintas definiciones de especie, que Mayr (1991) agrupa en cuatro tipos principales:

1) *Definición tipológica de especie*: Define la especie sobre la base del grado de diferenciación morfológica.

2) *Definición nominalista de especie*: Define la especie como una agrupación arbitraria de individuos bajo un nombre específico.

3) *Definición biológica de especie*: Define la especie como un conjunto aislado de poblaciones que pueden reproducirse entre sí porque comparten los mismos mecanismos de aislamiento.

4) *Definición evolutiva de especie*: Define la especie como un linaje filético que evoluciona separadamente de otros, con sus tendencias evolutivas y trayectoria histórica propias.

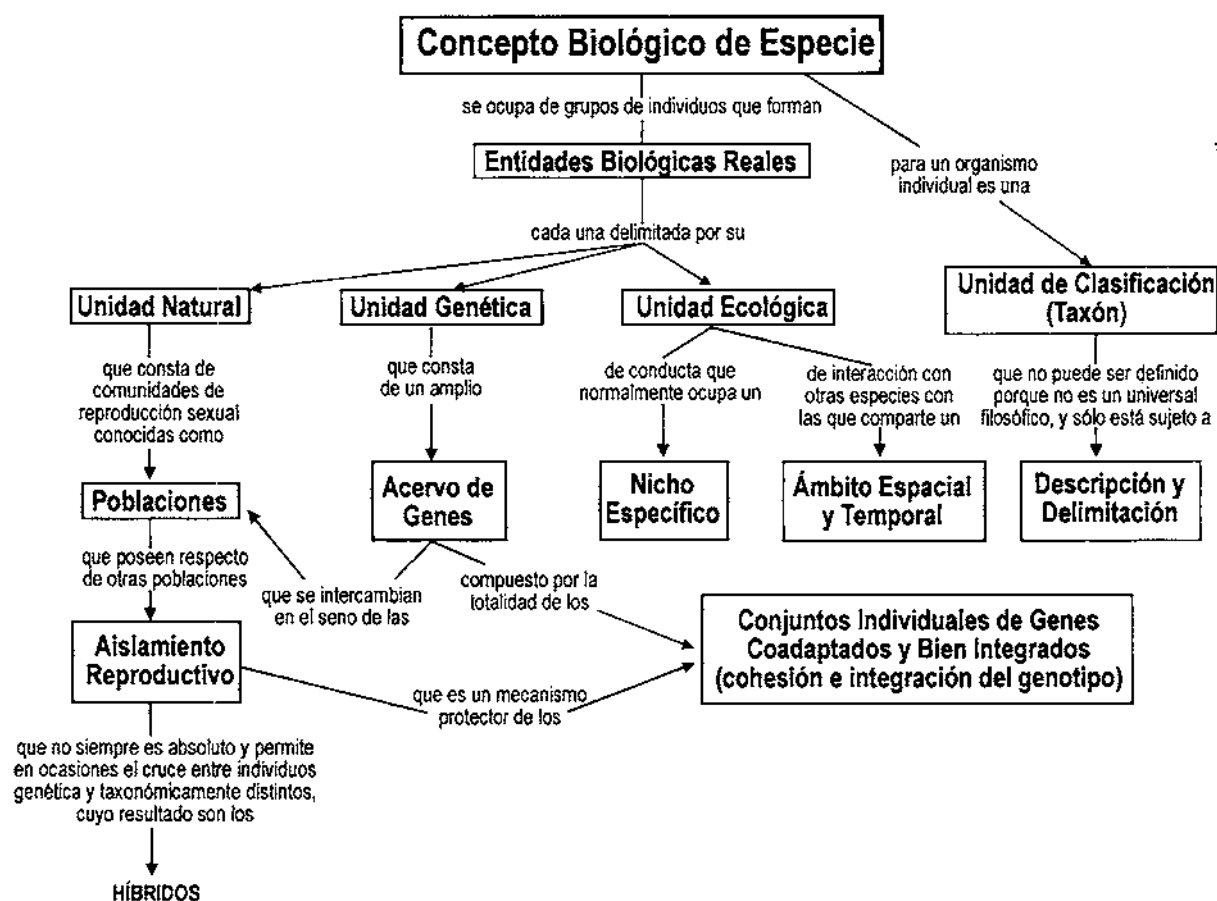
Ante toda esta diversidad de conceptos, definiciones, explicaciones filosóficas, etc., que sobre la realidad de la especie biológica se ha producido durante más de 2.000 años, no cabe más que reconocer la complejidad y dinamismo del objeto en estudio. Los escritores antiguos que buscaron un solo principio mediante el que dos grupos cualesquiera pudieran definirse como una o dos especies fracasaron en su empresa esencialista. El enfoque holista, tanto en método como en filosofía, de la realidad material de la especie y de su posición en los procesos ecológicos y evolutivos es la base del CBE (gráfico 1); no basta un único criterio para definir lo que es especie, es necesario utilizar un concepto de especie biológica que incluya factores como la morfología, la fertilidad, el aislamiento reproductivo, el papel ecológi-

co, etc. para decidir qué determina que los individuos se agrupen en especies reales (Fontdevila 1990). Este enfoque, aunque no haya terminado con la polémica que sobre el concepto de especie siguen manteniendo distintos grupos de profesionales de la biología (Ruse 1973; Sober 1993), es muy importante para la enseñanza de esta ciencia. Si pretendemos que los aprendices de biología conozcan la realidad de estas discontinuidades biológicas que denominamos especies, cruciales en la biología actual, deberemos presentarles en sus currículos esta realidad compleja conjuntamente con la evolución histórica de los procesos mentales que intentan describirla. Las definiciones simples pueden ser útiles para la aplicación sistemática, pero la comprensión del fenómeno de la especie precisa de un estudio mucho más profundo del concepto y de su historia en el pensamiento biológico. V. Grant escribió en 1981 «no todas las poblaciones pueden agruparse en especies biológicas discretas en cualquier momento de la historia» (Mayr 1992), lo que sin duda es cierto para el sistemático e incluso

Gráfico 1

Mapa del concepto biológico de especie (CBE)

Nótese la ausencia en él de la tipología y tómese esta ausencia en el sentido de que el criterio morfológico es aplicado por el taxonomista como indicador secundario del fenómeno de aislamiento reproductivo en su afán de describir y delimitar las distintas especies. Por mor de la facilidad de comprensión se han omitido algunas relaciones y conceptos secundarios (i.e. individuo).



para el historiador de la biología; con ojos de docente, esta frase me hace reflexionar sobre la necesidad de que el alumno tiene de haber aprehendido, en su historia de estudiante, el concepto de especie *sensu lato*; sin él, la biología actual basada en el paradigma evolutivo le resultará absolutamente carente de sentido.

AGRADECIMIENTOS

El autor quiere agradecer muy especialmente al profesor Antonio Prevosti de la Universitat de Barcelona la lectura crítica del manuscrito y sus amables sugerencias, que sin duda han mejorado su contenido.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, G., 1975. *La ciencia de la vida en el siglo xx* (Fondo de Cultura Económica: México DF, 1983).

ATRAN, S., 1985. The early history of the species concept: an anthropological reading, en *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. (Éditions de la Fondation Singer-Polignac: París).

BERNAL DE PEDRAZZINI, M. y BARBERÁ, Ó., 1993. Ideas sobre el concepto biológico de población, *Enseñanza de las Ciencias*, 11(2), pp. 149-159.

BLUNT, W., 1971. *El naturalista. Vida, obra y viajes de Carl von Linné*. (Ed. del Serbal: Barcelona, 1982).

BOWLER, P.J., 1983. *El eclipse del darwinismo. Teorías antievolucionistas en las décadas en torno a 1900*. (Labor: Barcelona, 1985).

COLEMAN, W., 1971. *La biología en el siglo xix. Problemas de forma, función y transformación*. (Fondo de Cultura Económica: México DF, 1983).

DARWIN, C., 1859. *Origen de las especies*. (Akal: Madrid, 1985).

DIAMOND, J.M., 1992. Horrible plant species, *Nature*, 360, pp. 627-628.

DUBOS, R.J., 1985. *Pasteur*. (Salvat: Barcelona).

EIGEN, M., 1993. Cuasiespecies víricas, *Investigación y Ciencia*, 204, pp. 14-22.

FONTDEVILA, A., 1990. El problema taxonómico de las especies sinmórficas: un enfoque evolutivo, en *Temas actuales de biología evolutiva*. (Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona: Bellaterra).

GAGLIARDI, R. y GIORDAN, A., 1987. La idea de evolución, en *Conceptos de biología*. (Labor-MEC: Barcelona).

GOULD, S.J., 1987. *La flecha del tiempo. Mitos y metáforas en el descubrimiento del tiempo geológico*. (Alianza: Madrid, 1992).

JAHN, I., LOTHER, R. y SENGLAUB, K., 1985. *Historia de la biología. Teorías, métodos, instituciones y biografías breves*. (Labor: Barcelona, 1989).

LAMARCK, J.B., 1809. *Filosofía zoológica*. (Alta Fulla: Barcelona, 1986).

LAURENT, G., 1985. La notion d'espèce chez les paléontologistes français du xix^{ème} siècle, en *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. (Éditions de la Fondation Singer-Polignac: París).

LOUIS, P., 1985. La notion d'espèce dans la biologie d'Aristote, en *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. (Éditions de la Fondation Singer-Polignac: París).

MAYNARD SMITH, J., DOWSON, C.G. y SPRATT, B.G., 1991. Localized sex in bacteria, *Nature*, 349, pp. 29-31.

MAYR, E., 1963. *Especies animales y evolución*. (Universidad de Chile y Ed. Ariel: Barcelona, 1968).

MAYR, E., 1985. The species as category, taxon and population, en *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. (Éditions de la Fondation Singer-Polignac: París).

MAYR, E., 1991. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. (Crítica: Barcelona, 1992).

MAYR, E., 1992. A local flora and the biological species concept, *American Journal of Botany*, 79(2), pp. 222-238.

- OLBY, R., 1974. *El camino hacia la doble hélice*. (Alianza: Madrid, 1991).
- OLDROYD, D., 1986. *El arco del conocimiento. Introducción a la historia de la filosofía y metodología de la ciencia*. (Crítica: Barcelona, 1993).
- PLATÓN, 1981. *Obras completas*. (Aguilar: Madrid).
- PREVOSTI, A., 1993. Concepto de especie en el darwinismo actual, *Mundo Científico*, 141, pp. 1040-1049.
- RADL, E.M., 1913. *Historia de las teorías biológicas. I. Hasta el siglo XIX*. (Alianza: Madrid, 1988).
- RADL, E.M., 1909-1930. *Historia de las teorías biológicas. 2. Desde Lamarck y Cuvier*. (Alianza: Madrid, 1988).
- RUSE, M., 1973. *La filosofía de la biología* (Alianza: Madrid, 1979).
- SIMPSON, G.G., 1983. *Fósiles e historia de la vida*. (Prensa Científica: Barcelona, 1985).
- SLOAN, P.R., 1985. From logical universals to historical individuals: Buffon's idea of biological species, en *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. (Éditions de la Fondation Singer-Polignac: París).
- SOBER, E., 1993. *Philosophy of Biology*. (Oxford University Press: Oxford).
- STEBBINS, G.L., 1987. *Evolución: hacia una nueva síntesis. Contribuciones desde el Reino Vegetal*. (Universidad de León: León, 1989).
- TATON, R., 1988. *Historia general de las ciencias*. (Orbis: Barcelona).