

El concepto de especie y la paleontología humana. ¿Resuelve la cladística nuestros problemas?

Camilo José Cela Conde y
Francisco J. Ayala

Camilo José Cela Conde es catedrático de Ética de la Universitat de les Illes Balears. Es director de *Ludus Vitalis*, revista dedicada a la filosofía y la historia de las ciencias de la vida.

Francisco J. Ayala ocupa la cátedra Donald Bren de la Universidad de California en Irvine, donde enseña Ecología y Biología Evolutiva.

Nominalismo y especie Agrupar los organismos por especies tiene una finalidad que podríamos llamar «nominalista», de interés sólo ta-

xonómico: la de ordenar la diversidad de los seres vivos en conjuntos de fácil manejo. Los pasos necesarios para alcanzar una clasificación de ese estilo no dependen del hecho de estar estudiando seres vivos. Podría ser útil por igual para clasificar cerámicas, libros o coches y bastaría para ello con indicar cuáles son los rasgos distintivos a tomar en consideración a la hora de distribuir las unidades. La agrupación se puede hacer al nivel de especies o a niveles más inclusivos, como género (incluye especies semejantes entre sí), familia (incluye géneros), etc. En cada caso, es necesario proporcionar los rasgos distintivos que justifican la agregación. Lineo (1735) al definir el orden de los primates como seres que tienen dos mamas pectorales y cuatro incisivos superiores paralelos, seguía ese criterio: el de proporcionar los rasgos distintivos que justifican agrupar ciertas especies y géneros como primates.

¿Es nominalista el concepto de especie que se utiliza en la paleontología humana para distinguir unidades en el registro fósil de nuestro linaje? La introducción de la 4ª edición del International Code of Zoological Nomenclature (ICZN) dice textualmente que «the Code refrains from infringing upon taxonomic judgements, which must not be made subject to regulation or restraint». En consecuencia, los científicos están autorizados a clasificar cualquier ejemplar hallado asignándole una nueva especie. La libertad completa para erigir especies sólo se limita por medio de la aceptación o no que puedan obtener las propuestas entre los especialistas de cada disciplina –botánica, zología, paleontología, etc.

Pero parece claro que una práctica así está sujeta a grandes dudas e indefiniciones. Basta con comparar los diferentes modelos actuales del linaje humano para comprobarlo. Numerosas taxa están bajo sospecha. ¿Hay una sola especie o dos entre los ejemplares fosiles conocidos (el «hipodigma») de *Australopithecus afarensis*? ¿Son especies distintas el *Paranthropus robustus* y el *P. boisei*? ¿Pertenece a *Homo* el *Homo habilis*? ¿Son una misma especie el *Homo habilis* y el *Homo rudolfensis*? ¿Existe un taxón *Homo ergaster* separado del *Homo erectus*? ¿Tiene cabida el *Homo antecessor*? E incluso ¿es el *Homo neanderthalensis* una especie distinta a la de *Homo sapiens*? Parece claro que la respuesta a esas y otras preguntas semejantes sólo puede darse de forma concluyente si: (1) contamos con un concepto de especie «duro», que vaya más allá del nominalista, y (2) contamos con medios para decidir a qué especie definida así pertenece un determinado ejemplar.

El concepto «duro» de especie Un concepto duro de especie puede ser utilizado también con fines taxonómicos, pero da por sentado que los miembros de una especie comparten ciertas características exclusivas de los seres vivos. No tendría sentido, así, utilizarlo para ordenar los libros de una biblioteca si aceptamos el concepto no meramente nominalista de lo que es una especie.

Desde los tiempos de Aristóteles se cree que los seres vivos tienen ciertas características propias que nos obligan a agruparlos de una manera específica y no arbitraria. Los tigres son diferentes de los leones hasta tal punto que existe un «conjunto de leones» diferente del «conjunto de tigres». Como indicó Aristóteles, las características diferenciales de esos conjuntos mantienen su unidad generación tras generación, dando a los seres del mundo de la vida no sólo una estabilidad sincrónica sino también diacrónica.

Si no hubiese aparecido el pensamiento darwinista, o un equivalente de él, la idea aristotélica de la estabilidad permanente de los conjuntos de seres vivos ofrecería una herramienta sólida para clasificar. Un conjunto de leones distinto del conjunto de los tigres sirve para siempre. Si podemos identificar miembros de esos conjuntos en el registro fósil nada nos obligaría a considerar los seres ya desaparecidos de una forma especial y distinta a los que viven ahora. Si queremos llamar «especies» a esos conjuntos, entonces no existe desde esa perspectiva nada parecido al denominado «problema de las especies» más allá de las dificultades que tengamos para asignar un fósil mal conservado a los tigres o los leones. De hecho, ese problema aparece muy rara vez cuando estamos comparando organismos que pertenecen al mismo entorno geográfico. La identificación popular de especies en cualquier localidad coincide en gran medida con los resultados científicos (Mayr, 1976). Margaret Mead (1966) hizo hincapié en que incluso las abominaciones mencionadas en la Biblia (Levítico) corresponden de hecho a especies. Sólo al comparar organismos de territorios alejados entre sí es necesario un concepto especial de «especie biológica». El más conocido y utilizado procede de Mayr (1942, 1963, 1970) y se basa en el aislamiento reproductivo. Dos poblaciones alejadas entre sí forman parte de la misma especie si pueden reproducirse entre sí, y pertenecen a especies distintas si están aisladas una de otra en términos reproductivos. Pero al usar ese mismo concepto con especies que están separadas no en el espacio sino en el tiempo, el criterio se convierte en inútil. No podemos comprobar la posible reproducción entre sí de especímenes fósiles.

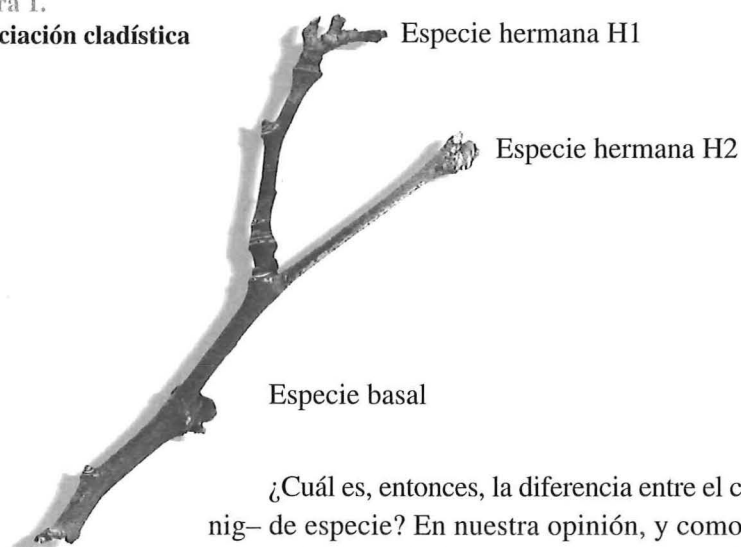
La cladística entra en juego Se han propuesto distintos sistemas para superar la falta de un buen criterio de especie útil para ordenar las filogenias, desde la cronoespecie a la OTU (*Operational Taxonomic Unit* o Unidad Taxonómica Operativa, que se usa como unidad de clasificación, sin juzgar si se trata de una especie o cualquier otra entidad biológica). Pero con poca fortuna. En realidad la mejor solución disponible, la de Hennig (1950), sigue muy de cerca la propuesta de Mayr aunque añadiéndole una nueva variable: el tiempo.

Hennig trató de resolver el problema de contar con un buen concepto de especie, útil para las tareas taxonómicas en la paleontología, introduciendo un criterio temporal. Cuando las relaciones reproductivas –lo que Hennig llamaba «tokogenéticas»– llegan a su fin, la especie desaparece siendo sustituida por dos nuevos grupos a los que llamó «especies hijas». El conjunto que comprende la especie basal y las dos especies hijas –especies hermanas a su vez entre ellas– forma un *clado*. De tal manera las filogenias pueden infe-

rirse sin más que obtener los rasgos de la especie actual y compararlos con los de las especies fósiles en busca de pruebas de ese tipo de especiación por cladós.

Los conceptos de especie de Hennig y de Mayr están muy próximos entre sí. Los dos descansan en el principio del aislamiento reproductivo como el principal aspecto que caracteriza a una especie. Como dice Mayr: «the essence of the biological species concept is discontinuity due to reproductive isolation» (Mayr, 1957). A su vez, la interpretación actual del concepto de Hennig de especie es el de «reproductively isolated natural populations» (Meier & Willmann, 2000). Pero el aislamiento no significa sólo separación geográfica. Aunque los episodios esporádicos de hibridación no contradicen la norma, un concepto consistente de especies separadas debe incluir la pérdida del potencial de interfecundación (De Queiroz & Donoghue, 1988).

Figura 1.
Especiación cladística



¿Cuál es, entonces, la diferencia entre el concepto biológico –Mayr– y cladístico –Hennig– de especie? En nuestra opinión, y como decíamos antes, la presencia de la variable temporal en este último. En la medida en que Hennig busca la reconstrucción de filogenias, el tiempo es crucial en los esquemas cladísticos. No estamos hablando, por supuesto, de tiempo absoluto sino relativo. Cuando una especie basal B da lugar a dos especies hermanas H1 y H2, el tiempo absoluto está presente de una manera trivial al tener en cuenta que B debe preceder a H1 y H2 (figura 1). Pero la cuestión clave es la del tiempo relativo: después del episodio de especiación, cada especie hermana ocupa un nicho temporal aislado. En adelante, el proceso evolutivo de una especie H1 no tiene nada que ver con el de su especie hermana H2. H1 podría dar lugar a un clado muy complejo en adelante, con nuevos episodios de especiación, mientras que H2 permanece como una única especie. Eso también es válido dentro del concepto de especie de Mayr pero la diferencia estriba en la importancia que la cladística da a la cercanía relativa de las especies que forman parte de cada clado. Aparece así una consecuencia crucial para el propósito de los paleontólogos: los *linajes filéticos*.

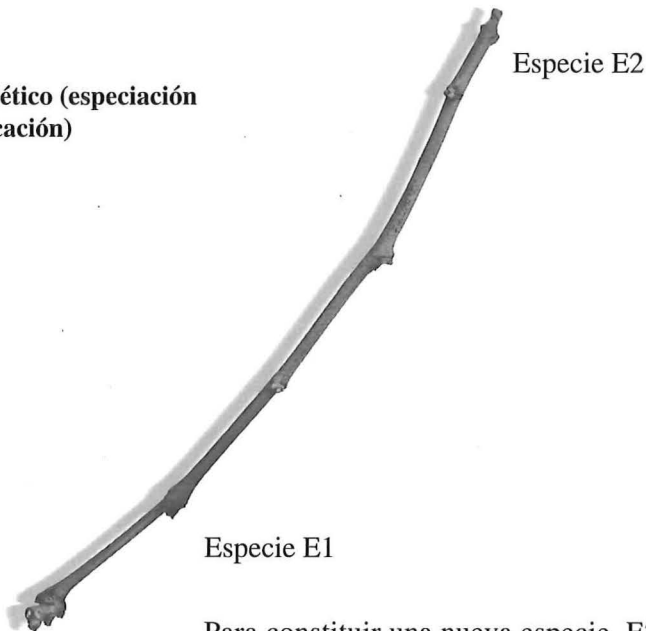
El problema de los linajes filéticos

Bajo las exigencias iniciales de Hennig, ambas especies hermanas aparecen como descendientes de una especie basal (*stem species*) que, a su vez, se extingue en ese mismo proceso de especiación. Ni la llamada por Hennig *stem species* puede sobrevivir al proceso de especiación posterior, ni las especies hermanas pueden tener dos distintas especies basales como linaje ancestral (Meier & Willmann, 2000). En otras palabras, la especiación

anagenética (es decir, la que no implica división de la especie basal en dos especies descendientes) no se permite y, por tanto, los procesos filéticos (especiación sin ramificación) deben ser dejados de lado.

El motivo que lleva a reducir los procesos de especiación a los eventos que implican la división de una especie basal en dos especies descendientes («cladogénesis») descansa en la ausencia de un criterio capaz de establecer la frontera entre las dos especies de un filo. En la figura 2, ¿cuándo y cómo se habrían separado las especies E1 y E2? Clarifiquemos eso. Mayr considera que se están manejando dos conceptos diferentes de «especie». Como dice Mayr, algunos de los conceptos que se manejan no definen una categoría de «especie»; son meras descripciones operativas acerca de cómo delimitar los taxa. Pero cuando nos preguntamos de qué forma pudo evolucionar E1 hacia E2 en un episodio filético estamos reclamando un modelo teórico de la especiación, no pruebas extraídas del registro fósil.

Figura 2.
Proceso filético (especiación
sin ramificación)

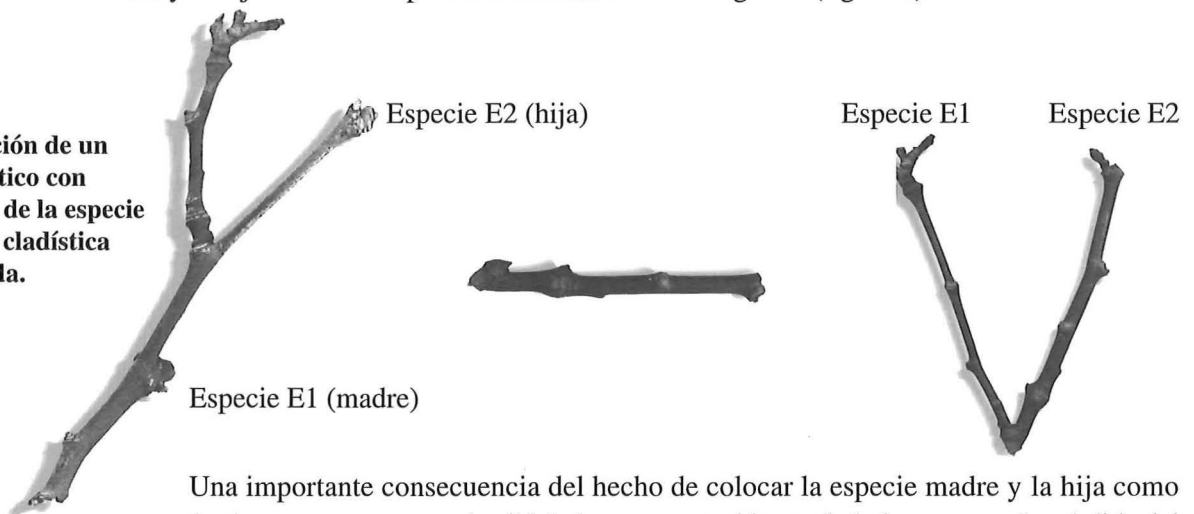


Para constituir una nueva especie, E2 debe alcanzar un aislamiento completo respecto de E1. Un significado correcto de aislamiento remite a mecanismos por ejemplo geográficos o genéticos de separación de poblaciones que viven al mismo tiempo. Si esa coincidencia en el tiempo no se da, el modelo del aislamiento se convierte en absurdo. Decir que *Homo erectus* de hace un millón de años está aislado respecto de cualquier especie del género de primates del Eoceno *Adapis* (que vivían hace más de 35 millones de años) es un sinsentido. Por tanto, para que se produzca un aislamiento debe suceder que E2 aparezca como nueva especie a la vez que E1 se conserva. Si E1 desaparece al surgir E2, como obliga a entender un episodio filético, entonces no estamos utilizando el concepto teórico de especiación como resultado de la puesta en marcha de episodios de aislamiento. Estamos hablando de «especies» como resultado de prescripciones operativas aplicadas al registro fósil.

La cladística transformada El rechazo de la escuela cladística original a los episodios filéticos es correcto. Pero los esquemas de Hennig fallan al tropezarse con un proceso distinto de especiación: el de la aparición de una nueva especie E2 procedente de otra E1 que mantiene su condición de especie viva.

La cladística trasformada (*transformed cladistics*; Platnick, 1979) intentó salvar ese escollo permitiendo que una población hija sea considerada una especie diferente siempre que contenga al menos una apomorfia (un carácter derivado) identificable. Eso no es un proceso filético, pero se le parece mucho. ¿Cómo representarlo, pues? No cabe incluir una especie basal, un nodo y, a partir de él, una única especie hija. Tampoco dar a la especie basal una condición doble de *stem species* y, a la vez, de especie hermana aparecida en el nodo. La solución de la cladística transformada consiste en representar la especie madre E1 y la hija E2 como especies hermanas en el cladograma (figura 3).

Figura 3.
Representación de un episodio filético con persistencia de la especie madre en la cladística transformada.



Una importante consecuencia del hecho de colocar la especie madre y la hija como especies hermanas, que va más allá de la representación en el cladograma, es la pérdida del sentido original de la *stem species* de Hennig. Schaeffer, Hecht y Eldredge (1972) habían concluido ya que todos los taxa, fósiles o no, deben ser colocados como taxa terminales en un cladograma. En consecuencia, sólo los ancestros hipotéticos pueden situarse en los nodos. Una vez que un taxón fósil es identificado de manera correcta, debe ser colocado como un taxón terminal. De esa forma la *stem species* como parte de una rama, o como un nodo, desaparece no sólo a título de representación sino como concepto mismo. Los cladogramas pierden su sentido de imagen del proceso evolutivo al estilo de los árboles filogenéticos y quedan reducidos a meras representaciones de la manera como se fue produciendo la división de los linajes en especies hermanas.

Se paga un precio en esa transformación de la cladística. El de la pérdida de la variable temporal. A partir de esa reducción ni los cladogramas podrán expresar relaciones de ancestro-descendiente, ni los procesos de especiación a lo largo del tiempo pueden establecerse por medio de la cladística, siendo así que el objetivo inicial de Hennig era precisamente el de dilucidar dichos procesos. Citando a Delson, Eldredge y Tattersall (1977), debe subrayarse que el concepto de especie hermana es un instrumento metodológico que debe ser aplicado incluso si (1) los taxa a considerar son dos especies que mantienen una relación de ancestro-descendiente —y por tanto no son verdaderas «especies hermanas»— y/o (2) los taxa bajo consideración tienen parientes próximos desconocidos para el sistemático. De acuerdo con Delson y colaboradores (1977), en un cladograma construido de esa forma no hay forma de decidir, a partir de un nodo, cuándo las ramas representan especies hermanas y cuándo se trata de madre/hija. De hecho, la relación ancestro/descendiente desaparece como objeto de interés científico toda vez que, según Nelson *et al.* (1977), postular que un taxón es ancestral a otro es formular una hipótesis que no se puede contrastar. La misma idea ha sido expresada de manera más llamativa por Siddall (1998), quien se refiere

al propósito de describir relaciones evolutivas, buscando ancestros en el registro fósil, como un resurgir del culto del becerro de oro.

Multiplicar las especies Yendo aún más lejos, Hull (1980) apuntó que un cladograma no muestra el orden de la ramificación, sino sólo el orden de aparición de apomorfias «sea o no el caso, que la aparición de tales caracteres coincida con la especiación». Por definición, un clado debe contener al menos un carácter derivado, una apomorfia, para ser considerado como tal. Pero bajo el criterio de Hull (1980) se presenta un riesgo de proliferación de especies fósiles siempre que se lleve a cabo la siguiente cadena de razonamientos: una apomorfia conduce a un clado, un clado conduce a una especie. No se trata de un riesgo sólo teórico. La aplicación de esa cadena apomorfia-clado-especie a uno de los grupos más conocidos de organismos, el de las aves, ha llevado a la multiplicación de propuestas de especies en aves actuales que luego, mediante el estudio de sus posibles hibridaciones, quedan anuladas (Cracraft, 1989; agradecemos el ejemplo a Cristian Altaba).

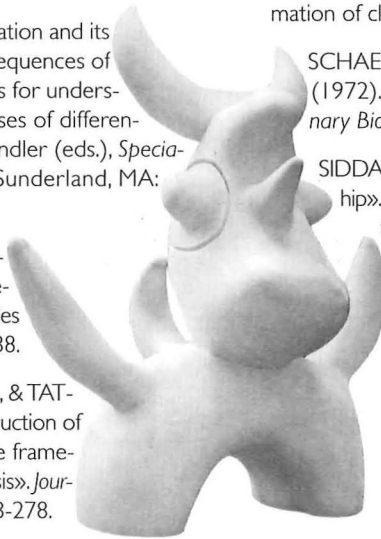
De tal forma, el uso de la cladística transformada nos conduce a una herramienta metodológica que: (1) no puede identificar relaciones de ancestro/descendiente; (2) permite una proliferación de especies dudosas, y (3) no es capaz de dar cuenta de los episodios filéticos de especiación salvo en contados casos. ¿Por qué razón deberíamos utilizar algo así? Pues porque buscamos una descripción científica de las filogenias. Dicho de otra manera, las alternativas disponibles son peores. Delson y colaboradores (1977) afirman, casi textualmente, que la pura verdad es que las numerosas filogenias de los homínidos disponibles en la literatura especializada son amalgamas de afirmaciones acerca de la relación ancestro/descendiente en gran medida basadas (aunque no siempre de forma consciente) en modelos *a priori* del proceso evolutivo.

Lo que sostienen Delson y colaboradores (1977) es cierto. Pero en otra parte (Cela-Conde, 2001; Cela-Conde & Altaba, 2002; Cela-Conde & Ayala, 2003) hemos argumentado acerca de la dudosa objetividad de la cladística y de la equivocada presunción de que logre evitar los riesgos de juicios *a priori*. Si los cladogramas son hoy herramientas útiles para el trabajo de la paleontología, no pueden ir más allá de lo que sus propias limitaciones les imponen. Éstas incluyen la necesidad de hacer presunciones *a priori* acerca de cómo tuvo lugar la aparición de linajes en tareas tan importantes como son las de establecer los taxa que se van a considerar, definir los hipodigmas, y asignar los especímenes disponibles a uno u otro taxón. Reconocer que es así no resta ninguno de los muchos méritos del trabajo cladístico. Y permite establecer los límites de su aplicación.

Tareas pendientes La situación en que nos encontramos desde el punto de vista metodológico es, pues, penosa, y explica bien por qué la paleontología humana se está acercando cada vez más a una disciplina literaria. Urge una revisión seria de las herramientas taxonómicas existentes y hace falta añadirles nuevos conceptos que permitan evitar cosas como la proliferación innecesaria de géneros, la incapacidad de indicar relaciones de ancestro/descendiente y la propuesta de taxa del rango de especie sujetas a un material precario. La manera como cabe llegar a ese cambio en el trabajo sistemático está por discutir. Pero ampararse en los medios disponibles dejando para el futuro su reforma no parece ser la mejor de las estrategias imaginables. Puede que sea la más cómoda, pero no es la más inteligente.

Referencias bibliográficas

- CELA CONDE, C. J. (2001). «Can a cladogram be falsified?», *Ludus Vitalis*, 15, 97-108.
- CELA-CONDE, C. J., & ALTABA, C. R. (2002). «Multiplying genera versus moving species: a new taxonomic proposal for the family Hominidae». *South African Journal of Science*, 98, 229-232.
- CELA-CONDE, C. J., & AYALA, F. (2003). «Genera of the human lineage». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100, 7684-7689.
- CRACRAFT, J. (1989). «Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation». En D. Otte & J. A. Endler (eds.), *Speciation and its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer, 28-59.
- DE QUEIROZ, K., & DONOGHUE, M. J. (1988). «Phylogenetic systematics and the species problem». *Cladistics*, 4, 317-338.
- DELSON, E., ELDREDGE, N., & TATTERSALL, I. (1977). «Reconstruction of hominid phylogeny: a testable framework based on cladistic analysis». *Journal of Human Evolution*, 6, 263-278.
- HENNIG, W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlín: Aufbau.
- HULL, D. (1980). «The limits of cladism». *Systematic Zoology*, 28, 416-440.
- LINNAEUS, C. (1735). *Systema Naturae per Naturae Regna Tria, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Synonymis, Locis*. (10ª y definitiva ed. en 1758). Estocolmo: Laurentii Sylvii.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Nueva York, NY: Columbia University Press.
- MAYR, E. (1957). Difficulties and importance of the biological species concept. En E. Mayr (ed.), *The Species Problem*. Washington, DC: American Association for the Advancement of Science, 371-388.
- MAYR, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MAYR, E. (1970). *Population, Species, and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MAYR, E. (1976). *Evolution and the diversity of life*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MAYR, E. (2000). «A Critique from the Biological Species Concept Perspective: What Is a Species, and What is Not?». En Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), *Species Concepts and Phylogenetic Theory*. Nueva York, NY: Columbia University Press, 93-100.
- MEAD, M. (1966). *Purity and Danger. An Analysis of Concepts of Pollution and Taboo*. Londres: Routledge & Kegan Paul.
- MEIER, R., & WILLMANN, R. (2000). «The Hennigian Species Concept». En Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), *Species Concepts and Phylogenetic Theory*. Nueva York, NY: Columbia University Press, 30-43.
- PLATNICK, N. I. (1979). «Philosophy and the transformation of cladistics». *Systematic Zoology*, 28, 537-546.
- SCHAEFFER, B., HECHT, M. K., & ELDREDGE, N. (1972). «Phylogeny and paleontology». *Evolutionary Biology*, 6, 31-46.
- SIDDALL, M. (1998). «The follies of ancestor worship». *Nature debates*, <http://helix.nature.com/debates/fossil/fossil_3.html>.



Joan Miró:
Oiseau solaire (1966)

