

ENSAYO ¿REQUIEREN LAS ESPECIES SER MONOFILÉTICAS?

Juan J. Schmitter-Soto 

El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática. Av. Centenario km 5.5, Col. Pacto Obrero, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México. email: jschmitt@ecosur.mx

RESUMEN. A diferencia de los taxones superiores, las especies no requieren ser monofiléticas; por debajo de ese nivel no hay taxones, sino poblaciones e individuos, con relaciones no filogenéticas, sino tocogenéticas. La existencia de “paraespecies”, esto es, especies que no incluyen a todas las poblaciones originadas de la población ancestral, es previsible, sobre todo cuando la especiación ha sido de tipo peripátrico, con una población periférica que diverge rápidamente (por ejemplo, debido a una regresión marina que la deja aislada en un embalse epicontinental) y deja en situación parafilética al resto de poblaciones de la distribución original. El concepto evolutivo de especie, i.e. la especie como linaje, no necesariamente excluye a las paraespecies. El criterio de independencia y coherencia evolutiva puede cumplirse mediante una diagnosis consistente, en especial si proviene de un enfoque taxonómico integrativo, con datos moleculares, ecológicos, biogeográficos y morfológicos.

Palabras clave: conceptos de especie, especiación, filogenia, taxonomía.

Do species need to be monophyletic?

ABSTRACT. Contrary to upper-level taxa, species need not be monophyletic. Under the species level there are no taxa, but populations and individuals, whose relationships are not phylogenetic, but tokogenetic. The existence of “paraspecies”, that is, species that do not include all the populations originated from the ancestral population, is to be expected, especially when parapatric speciation has occurred, whereby a peripheric population diverges rapidly (for example, due to a marine regression that leaves it isolated in an epicontinental water body) and leaves the rest of the original populations in a paraphyletic situation. The evolutionary species concept, i.e. the species as a lineage, does not necessarily exclude paraspecies. The criterion of evolutionary independence and coherence can be attained via a consistent diagnosis, especially if this is coming from an integrative taxonomic approach, with molecular, ecological, biogeographical, and morphological data.

Keywords: phylogeny, speciation, species concepts, taxonomy.

A clade is defined as a monophyletic group of species. Lineages, in contrast, can be paraphyletic in terms of their lower-level components.

— Kevin de Queiroz (1999: 50)

El concepto de *monofilia* se aplica sólo a los taxones *supraspecíficos*. La manera correcta de enviar a sinonimia un género u otro taxón *supraspecífico* es demostrar que no es natural, es decir, que no es monofilético. Un grupo monofilético es aquel que incluye al ancestro y a todos sus descendientes, es decir, que “todos sus miembros comparten entre sí un antecesor común más reciente que con cualquier otro miembro de algún otro grupo de igual rango” (Hennig, 1968). En efecto, si un género no incluyese a todas las especies descendientes del ancestro hipotético, se trataría de una agrupación arbitraria (Vences *et al.*, 2013: 202) y sería necesario expandirlo para incluir a todas las especies derivadas, o en su caso describir varios géneros que sí cumplieran el requisito de monofilia.

Ahora bien, este requerimiento no tiene por qué aplicarse a la *especie*, que, como unidad básica de la sistemática, no tiene subdivisiones de valor taxonómico. Hay quien incluso ha propuesto sustituirla, o al menos renombrarla, como *Least Inclusive Taxonomic Unit*, o “unidad taxonómica de mínima inclusión” (Pleijel & Rouse, 2000), para subrayar su carácter ontológicamente distinto respecto de los taxones superiores. La diferencia ontológica es que la especie es la única categoría que, además de utilidad taxonómica, tiene realidad biológica (Mayr, 1968: 36).

Por debajo del nivel de especie lo que hay no son taxones, sino poblaciones o individuos, ligados no por relaciones *filogenéticas*, sino *tocogenéticas* (Hennig, 1968: 38) o en su caso *metapoblacionales* (Hanski, 1989). A diferencia de las relaciones filogenéticas, que mayormente resultan en un árbol de bifurcaciones (salvo hibridogénesis y otras excepciones: ver Robalo *et al.*, 2006), las relaciones tocogenéticas, al menos en especies de reproducción sexual, son entrecruzamientos de progenitores, no subdivisiones de un único progenitor (Rae, 1998: 223). Tocogenia y filogenia no son comparables: en aquélla el patrón es reticulado, en ésta es dicotómico (cladístico, propiamente). Entre poblaciones suele darse una dinámica de inmigración/emigración, de extinciones locales y repoblamiento desde otras fuentes (Hanski, 1989), lo que refuta la idea de que una población dada pueda ser “monofilética” en términos de sus individuos.

Tampoco las subespecies tienen valor taxonómico real (Vences *et al.*, 2013: 208); incluso sus defensores más recientes, como Patten (2009), aceptan que el término no designa más que variantes, usualmente geográficas, que incluso carecen del carácter de “especies incipientes” (Mayr, 1982). De acuerdo con Hennig (1968:

Fecha de recepción: 18 de julio de 2023

Fecha de aceptación: 31 de octubre de 2023



108), los grupos monofiléticos se originaron por subdivisión de *especies* antecesoras, en última instancia de una especie que constituye el tronco común del clado. El requisito de monofilia, por lo tanto, se aplicaría sólo a *grupos* de especies, no a los taxones terminales (las especies mismas). La razón es la mencionada líneas arriba: los patrones tocogenéticos no son cabalmente comparables a los filogenéticos. (Para una explicación formal de la diferencia en términos de lógica simbólica, véase Papavero y Llorente-Bousquets, 1993: 48 *et seq.*)

Vale la pena recordar, además, que un cladograma es sólo un esquema de relaciones entre grupos hermanos, no una representación de la evolución del grupo. Para demostrarlo basta observar que para un mismo cladograma pueden existir varias posibles historias evolutivas, no una sola (Fig. 1). Como ilustran metafóricamente Crisp y Chandler (1996): si a un árbol se le corta una rama, el tronco no deja de existir, no se modifica sustancialmente, y no tendría por qué cambiar de nombre. Estos autores calculan, en plantas, que el número de *paraespecies* (especies parafiléticas en términos de las poblaciones que las constituyen) puede ser superior al 20%, incluso admitiendo que pudiera faltar información para las hipótesis cladísticas. Estos mismos autores señalan, por otro lado, que el uso de *paraespecies* en biogeografía y evolución debe tener en cuenta su tipo de origen como “residuo” de la separación de otro linaje. Esa preocupación por la diferencia de origen entre una *paraespecie* y una especie monofilética se refleja en la propuesta del “concepto cladista de especie” (Ridley, 1988), según el cual una especie debe ser por definición lo que hay entre los nodos de un cladograma (Fig. 1), sin preocuparse por su mecanismo de origen.

Bajo los conceptos de especie que ven a ésta como linaje (Simpson, 1944; Wiley, 1980; Mayden, 1997), es decir, un grupo de organismos unidos por relaciones ancestro-descendientes con un solo origen evolutivo y un solo destino (i.e., extinción o especiación), es natural, incluso inevitable, que existan *paraespecies*, conjuntos de poblaciones de las cuales se separó una, que se diferenció hasta ser una especie nueva, sin alteración del conjunto “parental” de poblaciones. Este mecanismo ocurre, por ejemplo, cuando una especie costera, después de una regresión marina, deja poblaciones aisladas en ríos o embalses epicontinentales (Lovejoy *et al.*, 1998).

Una especie puede dar origen a otra sin dejar de existir ella misma a través de un proceso de especiación peripátrica, donde una población en aislamiento periférico evoluciona mucho más rápidamente que las ubicadas en el centro de la distribución (Templeton, 2008). Esto se debe a que los “pioneros” que integran dicha población aislada probablemente pasaron por un cuello de botella genético o efecto de fundador, o bien por deriva génica, dado su tamaño poblacional pequeño, o bien por adaptación a un medio diferente al del acervo parental (Mayr, 1982). Bajo cualquier criterio, sea genético, ecológico o morfológico, el acervo parental será el mismo antes y después de la especiación. El resultado será que la especie originada en la población aislada será monofilética, pero dejará parafilética a la especie original (Fig. 2), en vista de que va no están incluidas todas las

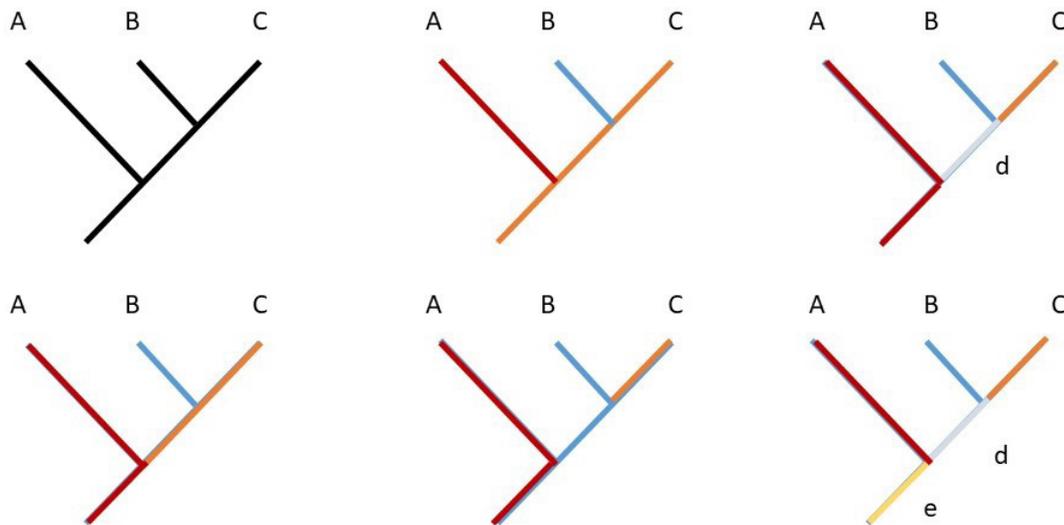


Figura 1. Para un mismo cladograma (extremo izquierdo superior) puede haber varias historias evolutivas distintas; aquí se muestran cinco posibles. Cada color representa una especie distinta. Las mayúsculas A,B,C denotan las especies actuales observadas; las minúsculas d,e, ancestros hipotéticos. Puede ocurrir que la especie parental C tenga dos aislados periféricos sucesivos, A y B; o bien, que la especie parental A tenga un aislado periférico d, que luego diverge en dos especies derivadas, B y C; o bien, que la especie parental A tenga un aislado periférico C, que a su vez tiene un aislado periférico B; o bien, que la especie parental A tenga el aislado periférico B, que a su vez tiene el aislado periférico C; o bien, que cada evento de especiación resulte en desaparición de la especie parental y origen de dos nuevas especies, primero A y d, luego B y C. En la mayoría de las hipótesis se forman *paraespecies*, excepto en la última (extremo derecho inferior). Modificado de Espinosa Organista y Llorente-Bousquets (1993: 38).

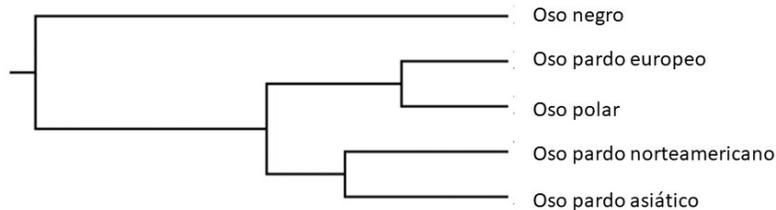


Figura 2. La divergencia de una población periférica (especiación peripátrica) resulta en parafilia de las poblaciones del acervo original. La muy distintiva especie *Ursus maritimus*, el oso polar, es hermana sólo de algunas poblaciones del oso pardo, *U. arctos*, lo cual hace de esta última una paraespecie. El oso negro, *U. americanus*, sería hermano de dicho clado. Cladograma simplificado de Talbot & Shields (1996).

poblaciones descendientes del ancestro, y entonces la especie original sería a la vez, por así decirlo, “su madre y su hermana”. Se espera que las especies de amplia distribución sean las de mayor potencial de especiación (Stanley, 1998), ya sea porque geográficamente tienen más oportunidades de sufrir eventos de vicariancia, o porque probablemente están sujetas a mayor variedad de presiones selectivas en diferentes ambientes.

Desconocer la existencia natural de paraespecies implicaría, por ejemplo, no reconocer como especie válida al oso polar, *Ursus maritimus* Phipps, 1774, puesto que es taxón hermano sólo de algunas poblaciones del oso pardo, *U. arctos* Linnaeus, 1758, no de todas (Fig. 2; Talbot & Shields, 1996). Entre las águilas del sureste asiático del género *Spizaetus*, la de distribución más amplia, *S. limnaeetus* (Horsfield, 1821), no es monofilética (Gamauf *et al.*, 2005: 113, las tratan como subespecies, pero comentan: “[a]pplying the phylogenetic species concept, which differentiates all diagnosable ‘lineages’, would lead to an upgrading of the six subespecies to species level.”). En peces hay varios casos documentados y muchos otros probables (Albert *et al.*, 2011).

Un ejemplo en Yucatán sería la sardinita *Astyanax bacalarensis* Schmitter-Soto, 2017. Desde hace tiempo (Schmitter-Soto & Salazar-Vallejo, 2003) se sospechaba que la llegada de *Astyanax* a la península desde Centroamérica nuclear a lo largo de la costa, a medida que la regresión marina hacía disponibles hábitats dulceacuícolas, se reflejaría en una diferenciación progresiva hacia el extremo, dando lugar al endemismo de *A. altior* Hubbs, 1936, en el norte, como el grupo aislado más periférico. En un cladograma, era predecible que esto se vería en general como un patrón en general pectinado, con *A. altior* como la rama más derivada; en efecto, esto es lo que se observa, de acuerdo con un análisis inédito en proceso.

Desde luego, decidir que *A. bacalarensis*, *U. arctos*, o cualquier otra paraespecie, es una especie válida o no, depende del concepto de especie utilizado: una decisión en buena medida filosófica. Bajo el concepto biológico de especie, se puede llegar al extremo de argumentar que todas las formas mesoamericanas de *Astyanax* son una sola especie, “*A. fasciatus*” (e.g. Wilkens, 1988), puesto que son fértiles entre sí, a pesar de que muchas de ellas presentan autapomorfias que denotan independencia evolutiva y ameritan reconocimiento bajo el concepto filogenético de especie (Schmitter-Soto, 2017: 1414).

El concepto evolutivo de especie (Simpson, 1951; Wiley, 1980) no puede esgrimirse por sí mismo para una situación concreta, porque no se trata de un concepto operativo (secundario), sino teórico (primario). Para reconocer si una forma dada es una especie evolutiva, habría que aplicar un concepto secundario (que podría ser cualquiera de los otros conceptos de especie), que permita darse cuenta de su independencia y coherencia como linaje (Mayden, 1997). Por otro lado, un linaje no requiere ser monofilético, porque incluso si es parafilético cumple con los criterios del concepto evolutivo: tiene un origen y un destino definidos, sin importar que en su trayectoria algunas poblaciones se hayan separado del linaje (de Queiroz, 1999: 50).

Una señal de independencia evolutiva para poder reconocer un linaje, es decir, una especie bajo el concepto evolutivo, sería la existencia de una diagnosis coherente, y mejor si proviene de un enfoque taxonómico integrativo (Wachter *et al.*, 2015), con datos moleculares, ecológicos, biogeográficos, morfológicos, que coincidan en una misma hipótesis.

La mera demostración de parafilia de las poblaciones constituyentes de una especie, aunque ciertamente es un “foco rojo” que requiere revisar la situación taxonómica, ya sea para sinonimizar a las formas divergentes (a pesar de ser diagnosticables bajo diversos criterios), o bien para detectar especies crípticas dentro del conjunto de poblaciones remanentes, no es de suyo suficiente ni necesaria para refutar la hipótesis de que dicha especie es válida.

REFERENCIAS

- Albert, J. S., P. Petry, & R. E. Reis. (2011) Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. J. S. Albert & R. E. Reis (eds.). University of California, Berkeley, pp. 21–58. <https://doi.org/10.1525/california/9780520268685.003.0002>
- Crisp, M. D. & G. T. Chandler. (1996) Paraphyletic species. *Telopea*, 6(4), 813–844. <https://doi.org/10.7751/telopea19963037>
- Espinosa Organista, D., & J. E. Llorente-Bousquets. (1993) *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- Gamauf, A., Gjershaug, J.-O., Røv, N., Kvaløy, K., & Haring, E. (2005). Species or subspecies? The dilemma of taxonomic ranking of some South-East Asian hawk-eagles (genus *Spizaetus*). *Bird Conservation International*, 15(1), 99–117. <https://doi.org/10.1017/s0959270905000080>
- Hanski, I. (1989). Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? *Trends in Ecology & Evolution*, 4(4), 113–114. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90061-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90061-X)
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- Lovejoy, N. R., Bermingham, E., & Martin, A. P. (1998). Marine incursion into South America. *Nature*, 396(6710), 421–422. <https://doi.org/10.1038/24757>
- Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: the dénouement in the saga of the species problem. In: *Species: The Units of Biodiversity*. M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson (eds.). Chapman & Hall, Londres, pp. 381–423.
- Mayr, E. (1968). *Especies animales y evolución*. Ariel, Barcelona.
- Mayr, E. (1982). Of what use are subspecies? *Auk*, 99 (3), 593–595.
- Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. (1993). *Principia Taxonomica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen I. Conceptos básicos de la taxonomía: una formalización*. UNAM, Ciudad de México.
- Patten, M. A. (2009). “Subspecies” and “race” should not be used as synonyms. *Nature*, 457(7226), 147–147. <https://doi.org/10.1038/457147c>
- Pleijel, F., & Rouse, G. W. (2000). Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proceedings. Biological Sciences*, 267(1443), 627–630. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1048>
- de Queiroz, K. (1999). The General Lineage Concept of species and the defining properties of the species category. In: *Species: New Interdisciplinary Essays*, Wilson, R. A. (Ed.) MIT Press, Cambridge, pp. 49–89.
- Rae, T. (1998). The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics: the international journal of the Willi Hennig Society*, 14(3), 221–228. <https://doi.org/10.1006/clad.1998.0064>
- Robalo, J. I., Sousa Santos, C., Levy, A., Almada, V. C. (2006). Molecular insights on the taxonomic position of the paternal ancestor of the *Squalius alburnoides* hybridogenetic complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(1), 276–281. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.08.009>
- Schmitter-Soto, J. J. (2017). A revision of *Astyanax* (Characiformes, Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *Journal of Natural History*, 51, 1331–1424. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1324050>
- Schmitter-Soto, J. J. & S. I. Salazar-Vallejo. (2003). Ecosistemas acuáticos y biogeografía de la península de Yucatán. In: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: pasado, presente y futuro*. P. Colunga García Marín, A. Larqué Saavedra (eds.). Academia Mexicana de Ciencias / Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, pp. 81–93.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, Nueva York. <https://doi.org/10.7312/simp93040>

- Simpson, G. G. (1951). The species concept. *Evolution*, 5, 285–298. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1951.tb02788.x>
- Talbot, S. L., & Shields, G. F. (1996). Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5(3), 477–494. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0044>
- Templeton, A. R. (2008). The reality and importance of founder speciation in evolution. *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, 30(5), 470–479. <https://doi.org/10.1002/bies.20745>
- Vences, M., Guayasamin, J. M., Miralles, A., & Riva, I. D. E. L. A. (2013). To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. *Zootaxa*, 3636(2), 201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.1>
- Wachter, G. A., Muster, C., Arthofer, W., Raspotnig, G., Föttinger, P., Komposch, C., Steiner, F. M., & Schlick-Steiner, B. C. (2015). Taking the discovery approach in integrative taxonomy: decrypting a complex of narrow-endemic Alpine harvestmen (Opiliones: Phalangidae: *Megabunus*). *Molecular Ecology*, 24(4), 863–889. <https://doi.org/10.1111/mec.13077>
- Wiley, E. O. (1980). Is the evolutionary species fiction? - A consideration of classes, individuals, and historical entities. *Systematic Zoology*, 29, 76–80. <https://doi.org/10.2307/2412628>
- Wilkens, H. (1988). Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): support for the neutral mutation theory. In: *Evolutionary Biology*. M. K. Hecht & B. Wallace (Eds.), Plenum, Nueva York, pp. 271–367. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1043-3_8

Copyright (c) 2023 Jacobo Schmitter-Soto



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato- y Adaptar el documento- remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) - [Texto completo de la licencia](#)