

## SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA Y EL CONCEPTO DE ESPECIE

BRENT D. MISHLER<sup>1</sup> Y EFRAÍN DE LUNA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>University Herbarium, Jepson Herbarium, and Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, CA 94720-2465, EUA.

<sup>2</sup>Departamento de Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología, AC. Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.

**Resumen.** Realmente no existe el problema de definir un concepto de especie en sistemática. Más bien existe la ambigüedad general de conceptualizar los taxa. En esta revisión se argumenta que primero se debe tomar la decisión respecto al tipo de entidades que se representan con los nombres taxonómicos en general. Después, las especies deben considerarse como el mismo tipo de entidades, pero con la peculiaridad de que serían los taxa menos inclusivos nombrados en el sistema formal Linneano. Las clasificaciones están dirigidas para comunicar, almacenar, predecir y participar en teorías. Estos propósitos se cumplen adecuadamente si en todos los niveles taxonómicos sólo se nombran grupos naturales o monofiléticos. Estos son grupos que contienen todos y sólo los descendientes de un ancestro común. Consecuentemente, el concepto filogenético de especie puede ser definido con base en la abstracción general de monofilesis y sinapomorfía. Al elaborar la clasificación, los grupos taxonómicos se reconocen sobre la base de apoyo claro de su existencia como secciones transversales monofiléticas de un linaje. Sin embargo, también se considera la utilidad de los taxa en el desarrollo y discusión de teorías sobre procesos evolutivos.

**Palabras clave:** clasificación, monofilesis, sinapomorfía, filogenia, epistemología.

**Abstract.** There actually is no species problem *per se* in systematics. Rather, there is a taxon problem. This review argues that a decision must first be made about what entities taxon names are to represent in general. Then, species taxa should be the same kind of things, but just the least inclusive taxa that are named using the formal Linnaean nomenclatorial system. Formal classifications are meant to serve purposes of communication, data storage, predictivity, and function in theories. These purposes are best served by naming only phylogenetically natural, monophyletic groups. These are groups containing all and only descendants of a common ancestor. A phylogenetic species concept can thus be defined, based on a generalized view of the meaning of monophyly and synapomorphy. In the process of building a classification, taxonomic groups are recognized on the basis of clear support for their existence as monophyletic cross-sections of a lineage. Also, formal taxa are named considering their utility in developing and discussing evolutionary process theories.

**Key words:** classification, monophyly, synapomorphy, phylogeny, epistemology.

En los estudios taxonómicos, los aspectos prácticos de la exploración y la colecta de especímenes, así como el descubrimiento y la descripción de especies son la base empírica para estudiar sus similitudes e interpretar sus relaciones de parentesco y finalmente clasificarlas. Los sistemas de clasificación resultantes son una forma de comunicación del conocimiento de la diversidad biológica. Sin embargo, las clasificaciones no sólo son útiles para organizar la información biológica sobre las especies, sino que proveen el fundamento teórico para el estudio comparativo de la diversidad y su conservación. Cada sis-

tema de clasificación implica una hipótesis particular de relaciones filogenéticas entre los taxa clasificados. También implica una serie de hipótesis sobre los orígenes comunes de las similitudes entre tales taxa. En este sentido teórico, las clasificaciones son el marco histórico para interpretar los patrones de similitudes entre taxa, sus interacciones ecológicas y su distribución geográfica (Brooks, 1981; Cracraft, 1983; Eldredge y Cracraft, 1980; Farris, 1979).

El concepto de especie ha tenido un papel muy importante en muchas áreas de la biología. En el sentido teórico, la especie se ha considerado el fun-

damento en la construcción de clasificaciones, de los árboles evolutivos y de los ecosistemas. Particularmente se ha procurado manejar las especies no solo como una unidad taxonómica sino también como la unidad funcional en las teorías sobre los procesos ecológicos y evolutivos, por ejemplo el de especiación. En el sentido práctico, las especies se consideran las unidades básicas para el almacenamiento de información y para estudios de uso económico que van desde su explotación hasta su conservación. En particular, se ha requerido que los organismos puedan ser asignados a una especie mediante su identificación y la asignación de un nombre en el sistema Linneano de nomenclatura.

En esta revisión se defiende un punto de vista aparentemente radical: las especies no deben considerarse como las unidades básicas o fundamentales en la clasificación o en cualquier otro sistema teórico, ni incluso en muchos procesos biológicos. Para propósitos tanto teóricos como prácticos debemos ver a las especies sólo como un nivel taxonómico más, entre todos los que existen en la jerarquía filogenética. Muchos de esos niveles también son importantes en teorías, en procesos y en sentidos prácticos. Acorde con esta visión radical, se argumenta que no existe el "problema de las especies" en sistemática. Más bien, se debe examinar el "problema de los taxa" (Mishler y Thériot, en prensa).

La cuestión fundamental es: ¿qué son los taxa? Una vez que ya se ha tomado la decisión de lo que representan los nombres de los taxa en general, entonces las especies como un taxon particular deben ser ese mismo tipo de entidades. Las especies serían el taxon menos inclusivo que es nombrado usando el sistema de nomenclatura formal Linneano. Por lo tanto, nuestro primer objetivo en esta revisión es analizar brevemente los argumentos por los cuales muchos taxónomos han decidido escoger un enfoque filogenético para sus estudios taxonómicos. Nuestro segundo objetivo es defender un concepto de especie rigurosamente filogenético. Entonces, discutiremos algunos problemas generales con la aplicación de un concepto filogenético de especie. Finalmente, exploramos brevemente las implicaciones prácticas de esta visualización de las especies en los campos de la investigación florística y la biología de la conservación.

### ¿Por qué escoger un enfoque filogenético para la taxonomía?

El campo de la sistemática atravesó por una revolución conceptual durante las décadas de 1970 y 1980. Esta historia ha sido relatada por Hull (1988). En los años recientes ya se ha percibido ampliamente la

importancia central de la reconstrucción filogenética en sistemática, ecología y biología evolutiva (Brooks y McLennan, 1991; Donoghue, 1989; Funk y Brooks, 1990; Harvey y Pagel, 1991; Huey, 1987; Mishler, 1988; Wanntorp, *et al.*, 1990). Las filogenias explícitas como resultado de un estudio cladístico ahora proveen la base crítica para la clasificación, así como para estudios de especiación, biogeografía, ecología y comportamiento (entre muchas otras áreas de investigación). Como en el caso de otras disciplinas de frontera en la biología, la sistemática filogenética acarrea su propia terminología y métodos cuantitativos. No obstante, los principios básicos para el estudio de caracteres y taxa son simples (Brooks y McLennan, 1991; De Luna y Mishler, 1996; Funk y Brooks, 1990; Mishler y De Luna, 1991; Mishler, 1994; Wiley, 1981).

Además de los aspectos filosóficos (ver referencias en De Luna, 1995, 1996), uno de los argumentos más importantes a favor de la investigación taxonómica bajo un enfoque cladístico es la teoría y conceptos desarrollados en torno al estudio de los caracteres. La sistemática filogenética se deriva de los estudios de anatomía y morfología comparativos, dos de cuyos trabajos ejemplares son los de Hennig (1966) y Zimmermann (1967). La idea central en el enfoque cladístico se conoce como el "Principio de Hennig", el cual es tan elegante y fundamental como el "Principio de Darwin" de la selección natural. Se basa en el concepto de homología, uno de los más importantes en sistemática, pero también uno de los más discutidos (ver referencias en De Luna y Mishler, 1996). El concepto moderno se basa en la evidencia de continuidad histórica de información (Roth, 1994; Van Valen, 1982). Homología filogenética se define entonces como la correspondencia entre los rasgos compartidos por dos organismos debido a su descendencia a partir de un ancestro común (De Luna y Mishler, 1996).

La contribución conceptual de Hennig fue ver que en un sistema que evoluciona mediante descendencia con modificación y que se divide en linajes, los caracteres que cambiaron su estado en un linaje particular pueden servir para indicar la existencia de tal linaje, aun si en éste ocurren divergencias posteriores. El principio de Hennig postula que las similitudes homólogas entre organismos son de dos tipos, sinapomorfias debido a ancestría común inmediata y simplesiomorfias debidas a ancestría más distante. Las "similitudes especiales" (sinapomorfia) son la clave para la reconstrucción de relaciones realmente naturales entre organismos. La similitud total entonces puede visualizarse como una mezcla no identificada de sinapomorfias, simplesiomorfias y similitudes no homólogas. En el sistema Hennigiano, las hipótesis individuales de homología se elaboran una a una;

después la prueba de congruencia se aplica para identificar homoplasias y finalmente, las clasificaciones se derivan del cladograma. Esta elegante correspondencia entre sinapomorfia y monofilia es la base de la revolución cladística en la sistemática.

### La clasificación y el concepto de los taxa

Otro de los argumentos importantes a favor de la investigación taxonómica bajo un enfoque cladístico es la teoría sobre los taxa. Un corolario del Principio de Hennig es que la clasificación lógicamente debe reflejar el orden de ramificación reconstruido en un cladograma: sólo los grupos monofiléticos pueden ser reconocidos y nombrados formalmente como grupos taxonómicos. Este principio se basa en que los grupos que incluyen a todos los descendientes de un solo ancestro común son los únicos grupos con existencia real y natural en relación al proceso evolutivo. Los grupos monofiléticos son entidades históricas cuya existencia es el resultado de la división de linajes a través del tiempo (Frost y Kluge, 1994). En cambio, los grupos parafiléticos o polifiléticos no tienen existencia real ni natural. Estas no son entidades resultantes del proceso evolutivo, sino que resultan de operaciones para la clasificación como una solución convencional al problema práctico de interpretar las similitudes entre organismos (figura 1). El uso exclusivo de grupos monofiléticos en la clasificación se basa entonces en la presuposición de que la biodiversidad tiene su propia estructura y organización jerárquica, en la cual, las unidades son naturales. Lo anterior resalta que el problema de clasificar los taxa (y las especies), además de una base empírica difícil de interpretar, tiene también un componente conceptual importante. Consecuentemente, el primer paso para enfrentar los problemas prácticos al elaborar la clasificación es pasar del plano empírico al teórico para examinar que tipo de entidades son los grupos naturales, cómo existen y cómo se reconocen.

¿Qué son los taxa? La primera reacción sería intentar una definición operacional en términos de similitud, por ejemplo, un grupo taxonómico es el que puede reconocerse como una unidad morfológica. En contraste, la respuesta cladística sería que la relación de historia común (y no la similitud) es lo que permite reconocerlos. Un enfoque teórico que ha resultado productivo en el problema de la clasificación biológica es el análisis de la ontología de las entidades naturales (ver referencias en De Luna, 1995). Estas discusiones filosóficas han revelado que los taxa pueden ser conceptualizados de dos maneras. Por un lado, los taxa se pueden visualizar como unidades cuya existencia no tiene límites temporales o espaciales.

Estas entidades ontológicas se denominan "clases" y epistemológicamente pueden ser reconocidas por propiedades o atributos exclusivos. La inclusión de miembros en una "clase" depende de que éstos, sin importar en que lugar o tiempo existen, posean tales atributos. Por otro lado, podemos pensar que los taxa son entidades espacial y temporalmente limitadas, las que se han denominado "individuos" y no pueden reconocerse por características esenciales, sino por conectores espacio-temporales entre sus miembros. El tipo de existencia de estas entidades se asemeja a la de un organismo real en el sentido de que los grupos naturales tienen un inicio, existen dinámicamente por un tiempo y llegan a un fin (Ghiselin, 1974, 1987; Hull, 1978; Sober, 1993, p. 149).

El concepto filosófico de individualidad aplicado al problema de la clasificación biológica ha permitido otro tipo de análisis conceptuales. Ontológicamente se ha reconocido que los taxa como "individuos" además de límites espaciales y temporales, también poseen integración y cohesividad. Por ejemplo, todos los grupos están espacialmente restringidos debido a los procesos evolutivos que los producen. Por la misma causa, todos los taxa tienen un origen único y su existencia se localiza en un segmento temporal definido. Sin embargo, se ha cuestionado si los taxa a todos los niveles realmente exhiben o no procesos integrativos y cohesivos entre sus miembros. Algunos de los agentes causales de esta integración y cohesividad pueden ser el flujo genético, la selección natural, la canalización ontogenética y la inercia filogenética (Budd y Mishler, 1990; Mishler y Brandon, 1987). Esto señala que el concepto de individualidad aunque relativamente claro no está libre de problemas en su aplicabilidad.

¿Cómo reconocemos los taxa? La idea de individualidad ha generado cambios epistemológicos radicales relacionados con el proceso de definir y reconocer los taxa como grupos naturales. La noción esencialista ("clase") supone que dos organismos son parte del mismo grupo en virtud de compartir rasgos o propiedades intrínsecas que definen al grupo. En contraste, de la visión de los grupos como "individuos" se desprende que dos organismos pertenecen al mismo grupo por su conexión histórica y no debido a su similitud (Sober, 1993). Este cambio en los procedimientos para la búsqueda de los grupos taxonómicos puede ilustrarse del siguiente modo. En el caso de un organismo real (por ejemplo, "Roberto"), el reconocimiento de sus límites temporales y espaciales es sencillo. Sin embargo, si las células de "Roberto" están dispersas en el espacio y tiempo (por ejemplo, estados ontogenéticos) y además se mezclan con las células de otros organismos, los límites espa-

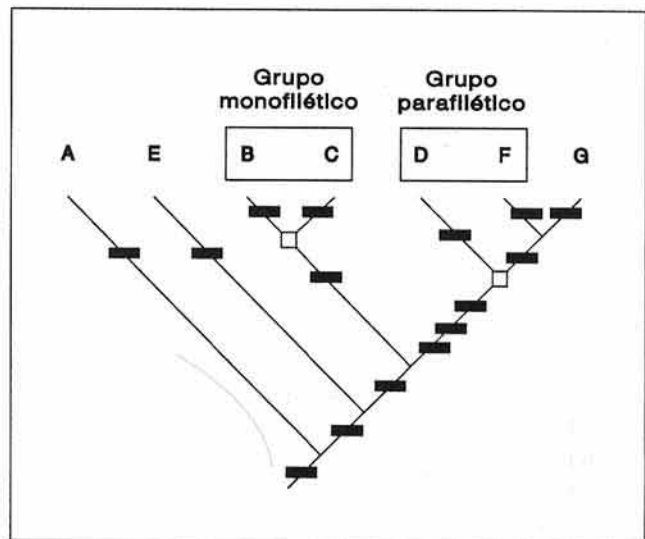
cio-temporales aún existen, pero ahora son difíciles de percibir (el problema sincrónico y diacrónico, *sensu* Sober, 1993). En este caso, los otros dos criterios de individualidad, integración y cohesión, ayudan a detectar si dos células son parte o no del mismo organismo. No es la similitud entre células sino su interacción causal y las relaciones de dependencia biológica mutua lo que permite la individualización de "Roberto". Del mismo modo, en el caso de un taxon real (por ejemplo, "Cactaceae", "Euphorbiaceae", "Brachiopoda", "Mollusca"), los organismos dispersos y mezclados pueden ser reconocidos como miembros del mismo grupo no por sus similitudes, sino por su interacción causal: ancestría e historia común.

De los argumentos anteriores se concluye que la individualización de los taxa consiste en la búsqueda de los miembros de un grupo en función de su ancestría común, como la relación causal que los conecta. De aquí se deriva que ontológicamente, un grupo monofilético es el que contiene todos y sólo los descendientes de un ancestro común, pero sin incluir el ancestro hipotético (figura 1). Esta definición es sincrónica, es decir, el grupo monofilético consiste en una sección transversal de un linaje y solamente incluye a los miembros coexistentes en esa rebanada de tiempo (Sober, 1988). El concepto de monofilia es simple y no obstante, el proceso empírico del reconocimiento de grupos monofiléticos es muy complejo. Epistemológicamente los grupos monofiléticos son reconocidos por sinapomorfias, ya que éstas son la única evidencia de ancestría común reciente. En cambio, un grupo parafilético es el que incluye sólo algunos de los descendientes de un ancestro común. Estos grupos, en el mejor de los casos pueden reconocerse por simplesiomorfias (Farris, 1983; Gaffney, 1979; Nelson y Platnick, 1981; Patterson, 1982; Platnick, 1979; Wiley, 1981). Bajo este enfoque, la clasificación consiste en el descubrimiento de grupos monofiléticos, es decir, entidades históricas con un origen común y con existencia real.

La relación teórica entre monofilia y sinapomorfia es precisamente el núcleo de la contribución de Hennig (1966). De esta relación se deriva que cada grupo taxonómico reconocido en cualquier clasificación implica la existencia de una hipótesis de sinapomorfia. También, en todos los caracteres incluidos en un estudio taxonómico, cada estado reconocido es una pieza de evidencia sobre la existencia de un grupo monofilético a algún nivel jerárquico (De Luna y Mishler, 1996). La designación de una similitud particular como evidencia de ancestría común (homología) no se basa exclusivamente en la abundancia de detalles empíricos (morfología, ontogenia, datos moleculares). La fase importante en el reconocimiento

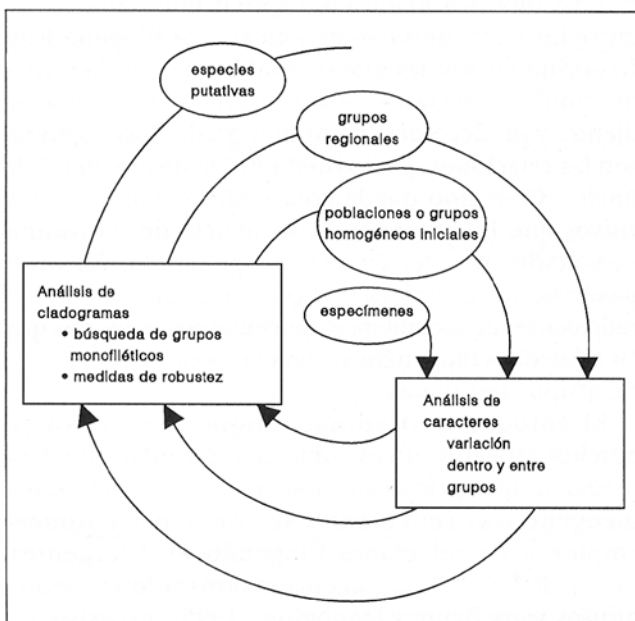
de estados homólogos en cualquier tipo de caracteres es la prueba de congruencia. Los procedimientos para la búsqueda de sinapomorfias mediante un análisis cladístico se basan en el principio inferencial de parsimonia (De Luna, 1996). Esto debe dejar claro que la elaboración de clasificaciones (incluso al nivel de especie) consiste en realizar los análisis cladísticos y desarrollar la clasificación a partir de la serie de grupos monofiléticos descubiertos en un cladograma (figura 2). La exclusión de una de estas dos fases metodológicas o la negativa a reconocer la relación entre la clasificación y las sinapomorfias refleja un mal entendimiento de las bases epistemológicas y de la teoría taxonómica. La búsqueda de cladogramas parsimoniosos es por lo tanto el único procedimiento formal y robusto para descubrir grupos monofiléticos y construir una clasificación.

Las clasificaciones formales se elaboran para varios propósitos, los cuales incluyen: comunicación, almacenamiento de datos, predictividad y su función en teorías. El último criterio mencionado es posiblemente el menos reconocido como una propiedad deseable



**Figura 1.** Un cladograma que ilustra el concepto de monofilia. Se muestran las relaciones filogenéticas entre siete especies (A-G) reconstruidas a partir de varios caracteres. Las barras representan las sinapomorfias a diferentes niveles. Entre varias agrupaciones posibles, se muestran dos grupos que incluyen, uno a las especies B y C, otro a las especies D y F. El primero es monofilético ya que sólo incluye a todos los descendientes de un ancestro común. En este caso, la evidencia es una sinapomorfia. El segundo grupo es parafilético porque excluye a algunos de los descendientes del ancestro común. Los ancestros hipotéticos se ilustran con los cuadros en los nodos inmediatos a los dos grupos referidos.

en una clasificación. No obstante, el papel que las clasificaciones tienen en teorías es el propósito más importante. De hecho, los tres primeros criterios derivan del último. Si las unidades de una clasificación "capturan" entidades que están participando en (o que resultan de) los procesos que producen el patrón observado de variación, entonces el resultado es un sistema de clasificación "natural". Un ejemplo no biológico de este tipo de clasificación es la tabla periódica de los elementos químicos. Este sistema es natural y por lo tanto desplazó a otros sistemas alternativos de clasificación de elementos en la química.



**Figura 2.** Reconocimiento de grupos. El proceso empírico de la formación de grupos monofiléticos es iterativo pues las decisiones sobre caracteres y estados dependen de grupos establecidos *a priori* (denominados Unidades Taxonómicas Operativas, UTO). A su vez, la agrupación de especímenes se basa preliminarmente en caracteres homogéneos compartidos. En la mayoría de los casos es posible definir sin ambigüedad los especímenes como la unidad de comparación más básica. Sin embargo, la individualidad de los otros UTO's más inclusivos (ilustrados por óvalos) no es obvia aún cuando la base empírica sea muy amplia (datos morfológicos, secuencias génicas, cromosomas, procesos genéticos, etc). Además, sin importar la orientación teórica del taxónomo (intuitivo, fenético o cladístico), los UTO's a todos los niveles siempre son el resultado de un proceso de inferencia. En este sentido, sin importar el tipo de datos disponible, la búsqueda de cladogramas parsimoniosos es el único procedimiento analítico robusto para reconocer grupos taxonómicos en una clasificación natural.

Al restringir el uso del sistema Linneano para nombrar formalmente sólo grupos monofiléticos, se puede resumir más eficientemente la información sobre los rasgos (homólogos y no homólogos) de los organismos y también se puede predecir sobre la distribución de atributos todavía no conocidos (Farris, 1983; Hennig, 1965, 1966; Nelson, 1973; Wiley, 1981). Los taxa filogenéticos son naturales en el sentido de que son entidades resultantes de (y participantes en) procesos evolutivos. Ciertamente, es posible que estos procesos y la selección natural pueden moldear organismos que son muy similares a pesar de que no estén filogenéticamente relacionados. Aún en estos casos, las similitudes no se presentan en todos, sino sólo algunos caracteres particulares influidos por la selección funcional. En relación a todos los caracteres, es mucho más probable que la mayoría de las similitudes se deban a ancestría común (homología táxica) que a la selección por un ambiente común (analogía). Esta posición es robusta ya sea para el análisis de datos morfológicos o moleculares.

#### La especie como el taxon menos inclusivo

Aunque la ontología de la individualidad de los taxa es relativamente clara, el proceso empírico de agrupar organismos en grupos monofiléticos al nivel de especies no es tan sencillo. El análisis de caracteres, la formación de grupos terminales y la generación de cladogramas constituyen un proceso complejo que involucra una constante iluminación recíproca (figura 2). En la fase del análisis de caracteres no sólo se determinan los patrones de variación de caracteres y estados, sino que también las muestras individuales se agrupan en las unidades de comparación (denominadas Unidades Taxonómicas Operativas, UTO). Estas unidades se ensamblan inicialmente al agrupar especímenes que son homogéneos para los caracteres conocidos con forma preliminar. El desarrollo de hipótesis de estados de caracteres independientes es entonces paralelo al proceso de elaboración de hipótesis sobre las unidades homogéneas para comparación (figura 2).

En la fase inicial de este proceso de formación de UTOs, cada organismo individual se considera como la categoría más baja de una UTO (Hennig, 1966, pp 65). En el sistema de Hennig, un organismo se conceptualiza como un conjunto de semaforontes (portadores de caracteres). Un semaforonte consiste básicamente en el estado del individuo en cierto periodo de tiempo (en teoría infinitamente pequeño) de su ciclo de vida. Los semaforontes están conectados entre sí por las relaciones ontogenéticas que forman un organismo individual. Estos a su vez es-

tán conectados entre sí por las relaciones tocogenéticas que forman linajes de ancestros y descendientes. En el caso de las especies, su individualización no es obvia, ni neutral respecto a los diferentes conceptos sobre las especies. Además de este componente teórico importante, el problema de clasificar las especies (y los taxa en general) también deriva de las dificultades operacionales para reconocerlas con cierta certidumbre. El reconocimiento de especies es resultado de un proceso de inferencia (tradicional, fenético o cladístico), entre los cuales, los procedimientos más robustos son los análisis guiados por un concepto de especie explícitamente filogenético.

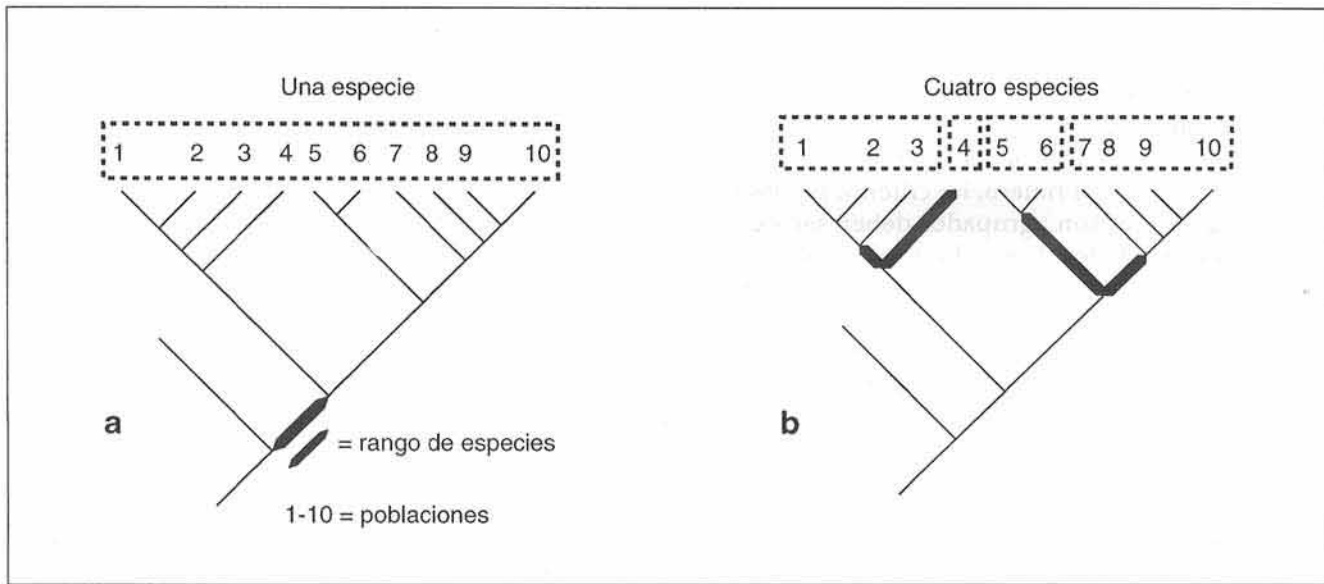
Los criterios filogenéticos sobre sinapomorfia y monofilia son necesarios para la designación de taxa al nivel de especies del mismo modo como lo son a otros niveles más inclusivos. No obstante, los detalles de la aplicación de tales criterios al nivel de especie han causado mucha controversia (Mishler y Brandon, 1987; Mishler y Donoghue, 1982). El punto central de nuestra posición es que los taxa al nivel de especie, tal como los otros taxa superiores, deben ser distinguidos también por estados apomórficos discretos en vez de por similitud total o plesiomórfica (Theriot, 1992). Aunque los conceptos fenético y biológico de especies no serán examinados aquí, nos unimos a los investigadores como Cracraft (1983) y Donoghue (1985) al reiterar que es necesario reconsiderar la posición botánica tradicional, la cual concibe las especies como grupos de plantas "similares" o que comparten un sistema reproductivo común. La similitud total no necesariamente indica ancestría común reciente. La similitud reproductiva tampoco es indicadora de membresía en el mismo linaje o grupo monofilético, ya que la habilidad de entrecruzarse es a menudo plesiomórfica (Bremer y Wanntorp, 1979; Donoghue, 1985; Rosen, 1979).

En la literatura en inglés, se han hecho ya varias reseñas de la secuencia histórica de los distintos conceptos de especie (Cracraft, 1989; Hauser, 1987; Luckow, 1995; Mayr, 1957; Mayr y Ashlock, 1991; Ridley, 1989; Slobodchnikoff, 1976; Sokal, 1973; Van Valen, 1976). También varias revisiones en español han examinado los conceptos de especie desde diferentes perspectivas (Crisci, 1994; Luna, 1994; Madrid, 1990; Valencia-Ávalos, 1991). En resumen, se ha definido el que algunos conceptos son "nominalistas" ya que se considera que la especie no es una entidad con existencia real sino sólo una abstracción mental creada por el investigador. Ejemplos de este tipo de conceptos son el fenético (Michener, 1970; Sokal, 1973) y los morfológicos (Cain, 1954; Cronquist, 1978; Simpson, 1961). En contraste, los conceptos "realistas" presuponen que las especies son entidades naturales y que

existen aun si el investigador no puede percibir las. Entre estos últimos se encuentran distintos conceptos basados en procesos biológicos como el entrecruzamiento (Benson, 1962; Mayr, 1963), los basados en patrones filogenéticos de monofilesis (de Queiroz y Donoghue, 1988; Mishler y Brandon, 1987) y los que disyuntivamente combinan ambos criterios (Hull, 1965; Lovtrup, 1987).

El propio Hennig (1966) aparentemente adaptó una visión de las especies muy parecida al concepto biológico. Hennig definió las especies como: "un complejo de comunidades reproductivas espacialmente distribuidas" (Hennig, 1966, pág. 47). No obstante, él hizo una distinción conceptual muy importante entre las relaciones tocogenéticas y las filogenéticas. Las primeras son las que se establecen "por la reproducción" y conectan a cada individuo con sus descendientes y predecesores de primer grado. Las segundas son las relaciones que existen por "la divergencia" de linajes. Cada uno queda confinado por procesos divisivos que interrumpen la secuencia de individuos conectados por relaciones tocogenéticas. En otras palabras, las relaciones tocogenéticas son conexiones reticulantes de ascendencia-descendencia mientras que las relaciones filogenéticas son conexiones divergentes de grupos hermanos.

El enfoque de Hennig, aunque productivo en muchos aspectos, no es robusto al postular que existe sólo un punto de separación en el cual las relaciones tocogenéticas reticulantes se rompen y entonces empiezan las relaciones filogenéticas divergentes. Como también han argumentado otros autores (límites difusos *sensu* Baum y Donoghue, 1995), no existe un punto claro de rompimiento de las relaciones tocogenéticas y en el cual la reticulación entre linajes se interrumpe. Además, el punto en el cual la posibilidad de reticulación disminuye hasta desaparecer completamente, se localiza por encima del nivel al cual se puede reconocer la estructura cladística divergente. En nuestra opinión, Hennig también se equivocó cuando propuso los criterios reproductivos para agrupar organismos en especies. Lo inapropiado de usar la habilidad del entrecruzamiento en el reconocimiento de especies fue señalado primero por Rosen (1978, 1979) y Bremer y Wanntorp (1979). El problema fundamental es que la habilidad de entrecruzarse (actual o potencial) es una plesiomorfia por definición, y por lo tanto, no es un criterio válido para agrupar. En cambio, el concepto de especie de Rosen (1978, 1979) señala que la base para agrupar en el sistema cladístico es sinapomorfia. Desde entonces, se han hecho varios intentos para forjar y refinar un concepto de especie compatible con los principios teóricos de la sistemática filogenética o cladística.



**Figura 3.** Asignación de rangos. Después de la formación de UTO's (grupos de especímenes) a varios niveles de inclusividad (ilustrados por los óvalos en la figura 2), la siguiente fase es la asignación de categorías, entre ellas la del rango de especie. En esta figura se presenta un cladograma de las relaciones filogenéticas entre diez UTO's (poblaciones). Aunque hay varios niveles de agrupaciones monofiléticas, sólo se examinan dos (a y b) para ilustrar el proceso de categorizar grupos. La decisión de reconocer formalmente a todas las poblaciones como una sola especie o como cuatro se basa en consideraciones pluralistas sobre los procesos biológicos conocidos en los diferentes tipos de organismos como pueden ser: aislamiento reproductivo, sistemas de entrecruzamiento, procesos genéticos comunes, o preferencias ecológicas diferentes.

Un concepto filogenético de especie es el propuesto inicialmente por Eldredge (Eldredge y Cracraft, 1980), presentado nuevamente por Cracraft (1983, 1987) y recientemente emendado por Nixon y Wheeler (1990). De acuerdo con estos conceptos, el reconocimiento de especies se basa en la combinación o patrón único de caracteres compartidos por individuos. Esto resulta desconcertante desde el punto de vista filogenético, ya que no se basa explícitamente en sinapomorfia, sino en una combinación discreta y compartida de caracteres. En este sentido también es reminiscente del concepto originalmente propuesto por Nelson y Platnick (1981). Este enfoque para agrupar individuos en especies, además tiene nexos con el concepto biológico de Hennig, ya que considera la existencia de una ruptura fundamental, al nivel de especie que separa las relaciones filogenéticas divergentes hacia arriba y las relaciones tocogenéticas reticulantes hacia abajo del punto de división.

Como derivación de algunas sugerencias de Rosen (1978, 1979), Mishler y Donoghue presentaron otro concepto filogenético de especie (Donoghue, 1985; Mishler, 1985; Mishler y Donoghue, 1982). Por un lado, el énfasis empírico de estos autores señaló dos situaciones problemáticas. Primero, se identificó la no correspondencia obvia entre los grupos de organismos

definidos como especie bajo diferentes criterios empíricos. Por ejemplo, un grupo ecológicamente coherente (concepto ecológico de especie) puede ser menos o más inclusivo que el grupo que está entrecruzándose activamente (concepto biológico). A su vez, ninguno de tales grupos puede corresponder al grupo morfológicamente homogéneo o al que es genotípicamente coherente. Segundo, al examinar los grupos a varios niveles de inclusividad respecto a cualquiera de los criterios anteriores, se reconoció que no existe un "nivel fundamental", es decir, uno con alguna realidad especial para los estudios evolutivos. Por otro lado, el énfasis teórico en el concepto de Mishler y Donoghue (1982) también separó dos aspectos operacionales en el reconocimiento de especies. Primero, los organismos han de ser agrupados en especies sobre la base de evidencia de monofilesis (apomorfia), tal como es el caso en los demás niveles taxonómicos. Los criterios de entrecruzamiento en particular no deben ser usados para propósitos de agrupación. Segundo, los criterios para asignar el rango de especie a ciertos grupos monofiléticos deben ser pluralistas, es decir, han de variar en los diferentes organismos. En esta decisión de rango bien se pueden incluir criterios ecológicos o la presencia de barreras reproductivas en casos particulares.

### Formación de grupos

En cualquier definición de especie (y en la de cualquier taxa en general), se pueden analizar dos componentes necesarios: formación de grupos y asignación de rangos (figura 3). Primero, los criterios por los cuales los organismos son agrupados deben ser explícitamente especificados. Segundo, también deben ser claros los criterios por los cuales a un grupo se le asigna la categoría o rango de especie en vez de cualquier otro nivel taxonómico en la jerarquía. Con base en los argumentos presentados anteriormente, apoyando un enfoque filogenético para la clasificación, monofilesis debe ser el criterio para agrupar (De Queiroz y Donoghue, 1988; Rosen, 1979). Desde este punto de vista, las apomorfias se consideran la evidencia empírica necesaria para reconocer especies filogenéticas, del mismo modo que para taxa filogenéticos a todos los niveles. Sin embargo, esto no significa que monofilia y apomorfia también sean criterios para asignar la categoría apropiada.

Algunas aclaraciones conceptuales son pertinentes dado que el concepto de monofilesis a menudo no se aplica al nivel de especies (Holmes, 1980). Tal como se argumentó anteriormente, monofilia aquí se define sincrónicamente de acuerdo con el "método de corte" de Sober (1988): son todos y sólo los descendientes de un ancestro común, los cuales existen en cualquier rebanada en el tiempo. El ancestro no se incluye ni se concibe como una especie ancestral, sino como una entidad menos inclusiva, por ejemplo, un organismo, grupo parental o una población. En cualquier caso, el ancestro posee una localización espacio-temporal definida y tiene cohesión e integración pero no coexiste con los descendientes (Mishler y Brandon, 1987). Este enfoque sincrónico es necesario para eliminar las paradojas temporales que surgirían si se quiere clasificar los ancestros con sus descendientes, tal como lo señalaron Hennig (1966) y otros autores después (Cracraft, 1983; Wiley, 1981). De acuerdo con esta ontología, la evidencia requerida para la formación de grupos (hipótesis de monofilesis) consiste primariamente en los patrones corroborados de sinapomorfia.

### Asignación de rangos

Después de reconocer la estructura jerárquica de grupos monofiléticos, queda la tarea de asignar las distintas categorías taxonómicas a los grupos descubiertos (figura 3). Las decisiones sobre rango involucran criterios prácticos como el grado de apoyo de los caracteres para un grupo, aunque también se pueden usar criterios biológicos en los organismos me-

jor estudiados, como por ejemplo, continuidad genética o preferencias ecológicas comunes. En estos casos, se toma en cuenta la información sobre los patrones reproductivos y sistemas de entrecruzamiento diferentes. Las decisiones de rango son necesarias en vista de que los taxónomos se han restringido legislativamente al uso de la jerarquía Linneana. Este es entonces un elemento de arbitrariedad inherente en el sistema formal de nomenclatura Linneano. Por un lado los organismos (unidades fisiológicas) son reales, tal como lo son los linajes (unidades filogenéticas) y los demes (unidades reproductivas). Por el otro, nuestros sistemas de clasificación son obviamente una construcción humana, con categorías arbitrarias propuestas para servir a ciertos propósitos de nuestro interés.

Las hipótesis sobre la existencia de los grupos naturales son reales en el sentido que derivan de los árboles filogenéticos como el resultado primario de un estudio sistemático. Sin embargo, cualquier aplicación de nombres fijos a los grupos que resultan de un proceso continuo de divergencia y reticulación resulta necesariamente arbitrario en algún grado. La formación de grupos basada en monofilesis es lo menos arbitrario, pero aún así involucra decisiones subordinadas sobre la homología de caracteres y qué tanto apoyo en un clado es necesario antes de aceptar una hipótesis de monofilesis. Del mismo modo, la asignación de una categoría taxonómica "apropiada" es arbitraria porque depende de decisiones sobre el grado de conocimiento de los caracteres, de la ecología y distribución de los organismos, de la tradición en el grupo taxonómico, la facilidad de identificación de las especies y la estabilidad de la clasificación.

Un asunto de mayor importancia pero fuera del marco de esta revisión es la sugerencia reciente para reformar el sistema Linneano y remover el concepto de rangos (de Queiroz y Gauthier, 1992). Este cambio permitiría conservar la jerarquía de grupos filogenéticos nombrados, pero removería los rangos (inclusive el de especie) asociados con los nombres. En tal situación se eliminarían las decisiones de rango y con ello la arbitrariedad por ahora existente al nivel de especie. La eliminación de rangos probablemente prospere en el futuro, pero mientras tanto podemos presuponer que permanecerá en uso el sistema Linneano actual de clasificaciones con rangos determinados.

Más allá de simplemente presentar la filogenia, la razón principal de proveer una clasificación es dar un manejo conveniente y un nombre a aquellos grupos monofiléticos que necesitamos discutir, o registrar observaciones. Se necesitan nombrar los linajes distintos como parte del proceso de explorar, inventariar, conservar y usar la biodiversidad. También



necesitamos referir a grupos filogenéticos específicos en los estudios sobre los procesos que actúan, para generar y mantener linajes distintos. Sin embargo, no todos los grupos monofiléticos descubiertos, a cualquier nivel, necesitan o deben ser nombrados. Algunos grupos son triviales en sentido evolutivo, es decir son de corta duración temporal. Otros pueden ser crípticos ya que están marcados sólo por apomorfias químicas o moleculares, y por lo tanto son difíciles de distinguir en la práctica. Otros grupos a menudo son poco robustos cladísticamente y por lo tanto su reconstrucción está sujeta a cambios frecuentes en tanto se descubren caracteres y taxa adicionales. Además, no siempre se nombrará al grupo monofilético más pequeño en un cladograma. Los grupos monofiléticos en el sentido ontológico existen a niveles inferiores al que uno aceptaría reconocer formalmente como especies en el sistema Linneano (por ejemplo en los organismos clonales o en grupos con dispersión limitada). Entonces, al proveer la clasificación con nombres para ciertos grupos monofiléticos, la aplicación del rango de especie siempre requiere una justificación independiente.

### Un concepto filogenético de especie

Varias definiciones diferentes, pero que se han denominado "concepto filogenético de especie", han generando confusión en la literatura. Nosotros apoyamos una versión que puede funcionar como una síntesis de todas las demás disponibles. En resumen, un concepto de la especie filogenética puede basarse en las consideraciones teóricas presentadas en la sección anterior sobre agrupación y categorización. Primero, los organismos pueden ser agrupados en especies (taxa) sobre la base de evidencia de monofilia, como a otros niveles taxonómicos. Los criterios de entrecruzamiento en particular no pueden ser usados como criterios de agrupamiento. Segundo, los criterios usados para asignar el rango de especie a ciertos grupos monofiléticos puede variar entre diferentes organismos. Entre varios criterios para dar categoría se pueden considerar los ecológicos o la existencia de barreras reproductivas en casos particulares. La definición formal de especie que sintetiza los aspectos ontológicos sobre grupos y las consideraciones prácticas sobre el rango, es la siguiente:

"Una especie es el taxon menos inclusivo reconocido en una clasificación filogenética formal. Como en todos los niveles jerárquicos de taxa en tales clasificaciones, los organismos son agrupados en especies porque existe evidencia de monofilia. Ciertos grupos son categorizados como especies en vez

de otro rango de mayor nivel, porque son los grupos monofiléticos más pequeños considerados merecedores de reconocimiento formal. Este reconocimiento se basa en consideraciones sobre el grado de apoyo de caracteres, la estabilidad de los grupos monofiléticos y/o su importancia en los procesos biológicos que operan en los linajes en cuestión" (basada en Mishler y Donoghue, 1982; Mishler y Brandon, 1987; Mishler y Theriot, en prensa).

### Problemas potenciales

En la elaboración de clasificaciones, las relaciones filogenéticas son la base para reconocer grupos taxonómicos. En un estudio cladístico, los distintos grupos monofiléticos descubiertos se traducen en grupos con rangos y nombres taxonómicos formales. Como parte de este proceso, las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas resultan de la búsqueda de árboles mediante diferentes métodos de parsimonia cladística. Entre varios árboles posibles para un conjunto de taxa, se escoge el árbol que implica el mínimo de homoplasia y por lo tanto, el de menor longitud. El árbol más parsimonioso permite interpretar la distribución de todas las similitudes (homología y homoplasia) y reconocer grupos monofiléticos. En estos análisis, los métodos de parsimonia cladística son centrales en el reconocimiento de grupos taxonómicos a cualquier nivel, inclusive el de especie.

La justificación de los procedimientos anteriores recae en el cuerpo de teorías y conceptos de los análisis cladísticos. Particularmente, el uso de parsimonia cladística depende de varias presuposiciones discutidas por De Luna y Mishler (1996). En primer lugar, los linajes deben ser formados por el proceso de la "reproducción" y las relaciones de ancestro descendiente. En segundo lugar, la "divergencia" debe ser el proceso principal de formación de linajes y de la formación de los patrones de homología táxica. También debe cumplirse la condición teórica de que los caracteres se "heredan", son "independientes" y tienen una "tasa baja de cambio por linaje". De estas cinco presuposiciones básicas del uso de parsimonia cladística, la existencia de linajes y la divergencia son argumentos ontológicos, mientras que las presuposiciones sobre la herencia de caracteres, su independencia y su baja tasa de transformación son epistemológicas. Estas presuposiciones no decretan lo que puede suceder en los caracteres, los grupos y la filogenia como universos biológicos. Lo importante es que las premisas anteriores permiten reconocer las condiciones y los límites de operación para el uso adecuado de los métodos cladísticos.

Al nivel de especie se ha argumentado que el proceso de reticulación invalida la presuposición sobre la divergencia, y por lo tanto se concluye que el uso de parsimonia no es apropiado ni realista. Ciertamente, la reticulación es un problema real y frecuente pero no sólo para el caso del enfoque cladístico, también lo es para cualquier método ya sea fenético o filogenético, aún si no se basan en parsimonia sino en distancias o máxima verosimilitud. El estudio de los híbridos se ha enfocado en dos sentidos: su detección y la reconstrucción de sus relaciones filogenéticas. Las situaciones de hibridización se han podido detectar mediante estudios cromosómicos, morfométricos o con marcadores alélicos usando aloenzimas o RAPDs (Arnold, *et al.*, 1991; Arnold, *et al.*, 1992; Rieseberg, 1991; Rieseberg, *et al.*, 1990). Sin embargo, la reticulación por definición no resulta en una jerarquía anidada de grupos, y por lo tanto no se pueden reconstruir las relaciones filogenéticas de los híbridos con los no híbridos ya que no se pueden reconocer grupos monofiléticos sin ambigüedades.

Existen varias fuentes de homoplasia o incongruencia entre la distribución de caracteres en un conjunto de taxa particular: convergencia adaptativa, conversión génica, canalización y restricciones ontogenéticas, codificación de estados equivocada y reticulación. Las primeras cinco fuentes de homoplasia resultan en hipótesis equivocadas de homología, mientras que la distribución incongruente de similitudes debida a la reticulación entre linajes involucra hipótesis correctas de homología, pero cuyo modo de transmisión no es jerárquico y divergente. Por esto, la reticulación es el factor más problemático, ya que involucra una violación al modelo fundamental de la realidad ontológica subyacente a los análisis cladísticos. Si la presuposición de divergencia es violada por la reticulación, las relaciones del híbrido resultante no pueden reconstruirse mediante parsimonia cladística.

La existencia de varios grados de reticulación no resulta en una barrera absoluta para la reconstrucción filogenética. Aunque las relaciones de los híbridos no pueden ser resueltas sin ambigüedad, las relaciones entre los taxa no híbridos sí pueden reconstruirse de acuerdo a MacDade (1992). Este estudio reveló que la incorporación de híbridos conocidos en los análisis de taxa que se aprecian monofiléticos, no afecta seriamente la topología cladística de los taxa no híbridos. El mismo estudio de MacDade provee algunas reglas o expectativas sobre lo que un taxon híbrido provoca en un análisis cladístico. Por lo tanto, uno de los medios para detectar problemas de reticulación e híbridos, es precisamente la aplicación de análisis cladísticos y el examen de las hipótesis de homoplasia para descubrir sus causas. En conclusión, la reti-

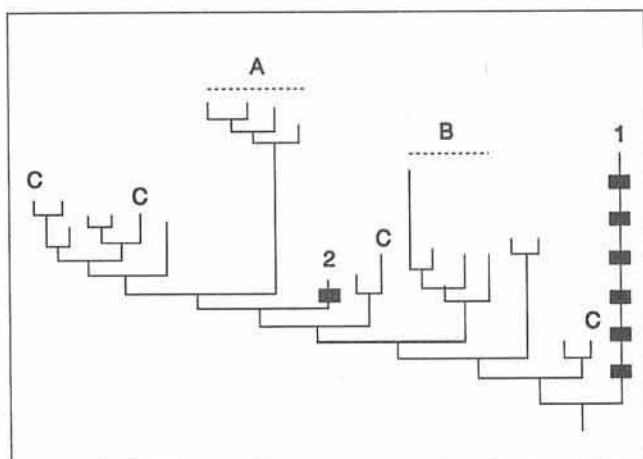
culación no es un problema específico al nivel de especie. Cualquier análisis cladístico que omita tomar en cuenta la posibilidad de reticulación no es realista. Además, es posible que no todos los linajes hayan desarrollado características apomórficas, por lo tanto estos grupos monofiléticos no podrán ser reconocidos mediante el análisis cladístico de caracteres porque no existe evidencia. Sin embargo se debe enfatizar que este es un problema general en los análisis cladísticos a cualquier nivel y no sólo es el problema de las especies.

### Sistemática filogenética y biología práctica

Se ha percibido una dicotomía entre los estudios filogenéticos "teóricos" y las investigaciones "prácticas" o "aplicadas" de tipo florístico o de conservación. Esta división se ha agravado por conceptos mal entendidos. Los investigadores con orientación filogenética han sido tachados como despreocupados y hasta con la actitud de menospreciar las inquietudes acerca de la utilidad de las clasificaciones. Por otro lado, los administradores de recursos son conocidos por sus quejas de los cambios nomenclaturales que resultan de un mejor entendimiento taxonómico. Sin embargo, es importante reconocer que los aspectos prácticos son afectados por las consideraciones teóricas discutidas en las secciones anteriores (Mishler, 1995). Sólo así se logrará un progreso eficiente en el urgente asunto de la conservación y uso de recursos bióticos. Al identificar plantas para hacer listas de especies, y en los estudios para desarrollar planes de conservación no sólo se necesita un nombre taxonómico, sino uno que refleje una entidad filogenética natural. Solamente con este tipo de entidades taxonómicas es posible desarrollar fructíferamente el conocimiento sobre los procesos evolutivos, biogeográficos y sobre su extinción. Con los taxa no naturales, es decir, los agregados de poblaciones no relacionadas filogenéticamente, el estudio de tales procesos no tiene sentido y los esfuerzos de conservación son diluidos o mal dirigidos en el peor de los casos. Sin el conocimiento de las relaciones filogenéticas entre las poblaciones no existe modo práctico y efectivo de conservarlas.

En sentido filogenético no todas las especies son iguales. Recientemente, biólogos conservacionistas con un enfoque cladístico han señalado que se necesitan establecer prioridades para administrar los esfuerzos de conservación (Faith a, 1992; Faith b, 1992; Vane-Wright, *et al.*, 1991). Tales prioridades pueden identificarse mejor al considerar las relaciones filogenéticas entre las especies. Esto se debe a que las características de los organismos, ya sean similitudes genéticas, papeles ecológicos, o especializaciones morfológicas,

tienden fuertemente a estar asociadas con la filogenia. Por ejemplo, algunas especies han acumulado muchos cambios en su historia y por lo tanto se consideran "ramas largas" en la reconstrucción filogenética (especie 1 o el grupo A en la figura 4). En contraste, hay especies con poco contenido histórico ya que difieren sólo en unos pocos caracteres (especie 2 o el grupo B en la figura 4) y entonces se reconocen como "ramas cortas". Se ha argumentado que, desde el punto de vista de conservar la máxima diversidad filogenética (y sus atributos genéticos y ecológicos asociados) debería tener mayor prioridad el salvar una "rama larga" en relación a una especie que es una "rama corta" (Wake, D. com. pers.). Además, a la escala de una localidad como colección de linajes, el conser-



**Figura 4.** Importancia de los criterios históricos de la filogenia para establecer prioridades de conservación. Este cladograma representa las relaciones filogenéticas entre 23 especies. La longitud de las ramas (porción vertical) es proporcional al número de cambios de caracteres en esa rama. Aunque todas las especies podrían conservarse, frecuentemente se necesitan criterios para determinar cuáles son las prioritarias. Estos argumentos comúnmente son ecológicos, pero también se deberían agregar criterios como el de contenido histórico y diversidad filogenética. Por ejemplo, la especie 1 con muchos cambios en su historia tendría mayor prioridad que la especie 2. Igualmente, el grupo de especies A tendría mayor prioridad que el grupo B, aunque en ambos casos tienen el mismo número de especies. También, en el caso de las localidades a conservar, una con la colección de cuatro especies de diversas relaciones filogenéticas (C) tendría mayor prioridad que otra área en las que estuvieran presentes las ocho especies de los grupos A y B. El número de especies, su abundancia y otros criterios ecológicos por si solos no son indicadores adecuados de prioridad de conservación.

var una comunidad de 100 especies de relaciones filogenéticas en diversas familias, debería acarrear mayor prioridad que salvar una comunidad de 200 especies que pertenecen a sólo unos pocos géneros. Esto debe resaltar que las consideraciones taxonómicas deberían tener un papel mucho más importante en la biología de la conservación que el que tienen en la actualidad. En una situación ideal todas las especies podrían ser conservadas, pero en este sistema de recursos limitados (tiempo, dinero y voluntad pública) deben establecerse criterios para guiar la decisión de cuáles especies recibirán nuestra atención. Los criterios desarrollados y por elaborar deben incorporar las consideraciones filogenéticas para ayudar a preservar al máximo la diversidad genética, morfológica, química y ecológica. Los estudios de reconstrucción filogenética y un concepto robusto de especie son entonces no únicamente un ejercicio académico, sino la base fundamental de una taxonomía realmente práctica y útil.

#### Agradecimientos

Este trabajo se benefició de las colaboraciones con Michael Donoghue, Robert Brandon y Edward The-riot. Les agradecemos el compartir sus reflexiones y enseñanzas desde hace ya varios años. Hacemos un reconocimiento a Roberto Keller, Margarita Villegas y Joaquín Cifuentes por sus sugerencias para clarificar la redacción del texto. Especialmente agradecemos a Daniel Piñero y Óscar Dorado su ayuda para obtener financiamiento, y su apoyo en la organización del Simposio "Sistemática Filogenética: teoría, análisis y datos" durante el XIII Congreso de Botánica en Cuernavaca, Morelos. La elaboración de la presente revisión fue posible gracias al proyecto PACIME 1860-N9212 financiado por el CONACyT (México) y al apoyo del Departamento de Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología, AC (cuenta 902-14).

#### Literatura Citada

- Arnold M. L., Buckner C. M. y Robinson J. J. 1991. Pollen-mediated introgression and hybrid speciation in Louisiana irises. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88:1398-1402.
- Arnold M. L., Robinson J. J., Buckner C. M. y Bennet B. D. 1992. Pollen dispersal and interspecific gene flow in Louisiana irises. *Heredity* 68:399-404.
- Baum D. A. y Donoghue M. 1995. Choosing among alternative "phylogenetic" species concepts. *Systematic Botany* 20:560-573.
- Benson L. 1962. *Plant taxonomy. Methods and principles*. The Ronald Press Co., New York.

- Bremer K. y Wanntorp H. E. 1979. Geographic populations or biological species in phylogeny reconstruction. *Systematic Zoology* 28:220-224.
- Brooks D. R. 1981. Classification as languages of empirical comparative biology. En: Funk V. A. y Brooks D.R., eds. *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.
- Brooks D. R. y McLennan D. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cain A. J. 1954. *Animal species and their Evolution*. Harper and Row, New York.
- Cracraft J. 1983. The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology. Pp. 1-17. En: Felsenstein J., edr. *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Cracraft J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1:159-187.
- Cracraft J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy* 2: 329-346.
- Cracraft J. 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28-59. En: Otte D. y Endler J. A., eds. *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Crisci J. 1994. La especie: realidad y conceptos. Pp. 53-64. En: Llorente-Bousquets J. y Luna I., eds. *Taxonomía Biológica*. UNAM, FCE, México, D.F.
- Cronquist A. 1978. Once again, what is a species? Pp. 3-20. En: Romberger J. A., edr. *Biosystematics in Agriculture*. Allanheld, Osmun and Co, Mointclair, N. J.
- De Luna E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* 33:63-79.
- De Luna E. 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:1-11.
- De Luna E. y Mishler B. D. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:131-146.
- De Queiroz K. y Donoghue M. J. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4:317-338.
- De Queiroz K. y Gauthier J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:449-480.
- Donoghue M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *The Bryologist* 88:172-181.
- Donoghue M. J. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43:1137-1156.
- Eldredge N. y Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Faith D. P. a 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61:1-10.
- Faith D. P. b 1992. Systematics and conservation: on predicting the feature diversity of subsets of taxa. *Cladistics* 8:361-373.
- Farris J. S. 1979. The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 28:483-520.
- Farris J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36. En: Platnick N. I. y Funk V. A., eds. *Advances in Cladistics*. Columbia University Press, New York.
- Frost D. R. y Kluge A. G. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* 10:259-294.
- Funk V. A y Brooks D. R. 1990. *Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gaffney E. S. 1979. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. Pp. 79-111. En: Cracraft J. y Eldredge N., eds. *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia University Press, New York.
- Ghiselin M. T. 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23:536-544.
- Ghiselin M. T. 1987. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy* 2:127-143.
- Harvey P. H. y Pagel M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hauser C. L. 1987. The debate about the biological species concept, a review. *Zeitschrift Zoologische Systematik Evolutionsforsch* 25:241-257.
- Hennig W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10:97-116.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Holmes E. B. 1980. Reconsideration of some systematic concepts and terms. *Evolutionary Theory* 5:35-87.
- Huey R. B. 1987. Phylogeny, history, and the comparative method. Pp. 76-101. En: Feder M. E., Bennett A. F., Burggren W. W. y Huey R. B., eds. *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hull D. L. 1965. The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis. *British Journal of Philosophy of Science* 15:314-326.
- Hull D. L. 1978. A matter of individuality. *Philosophy of Science* 45:335-360.
- Hull D. L. 1988. *Science as a process. An evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lovtrup S. 1987. On species and other taxa. *Cladistics* 3:157-177.
- Luckow M. 1995. Species concepts: Assumptions, methods, and applications. *Systematic Botany* 20:589-605.
- Luna I. 1994. Los conceptos de especie evolutiva y filogenética. Pp. 83-94. En: Llorente-Bousquets J. y Luna I., eds. *Taxonomía Biológica*. UNAM, FCE, Mexico.
- MacDade L. A. 1992. Hybrids and phylogenetic systematics II. The impact of hybrids on cladistic analysis. *Evolution* 46:1329-1346.

- Madrid J. 1990. La especie: de Ray a Darwin. *Ciencias* **19**:3-9.
- Mayr E. 1957. Species concepts and definitions. En: Mayr E., edr. *The species problem*. American Association for the Advancement of Science Publication, Washington.
- Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr E. y Ashlock P. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. MacGraw-Hill Inc., New York, USA.
- Michener C. D. 1970. Diverse approaches to systematics. *Evolutionary Biology* **4**:1-38.
- Mishler B. D. 1985. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *The Bryologist* **88**:207-214.
- Mishler B. D. 1988. Reproductive ecology of bryophytes. Pp. 285-306. En: Doust J. L. y Doust L. L., eds. *Plant Reproductive Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Mishler B. D. 1994. The cladistic analysis of molecular and morphological data. *American Journal of Physical Anthropology* **94**:143-156.
- Mishler B. D. 1995. Plant systematics and conservation: science and society. *Madroño* **42**:103-113.
- Mishler B. D. y Brandon R. N. 1987. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy* **2**:397-414.
- Mishler B. D. y De Luna E. 1991. The use of ontogenetic data in phylogenetic analyses of mosses. *Advances in Bryology* **4**:121-167.
- Mishler B. D. y Donoghue M. J. 1982. Species concepts: a case for pluralism. *Systematic Zoology* **31**:491-503.
- Mishler B. D. y Theriot E. en prensa. Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En: Wheeler Q. D. y Meier R., eds. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A debate*. Columbia University Press, New York.
- Nelson G. 1973. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology* **22**:344-359.
- Nelson G. y Platnick N. 1981. *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nixon K. C. y Wheeler Q. D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* **6**:211-223.
- Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. Pp 21-74. En: Joysey K. A. y Friday A. E., eds. *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.
- Platnick N. I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* **28**:537-596.
- Ridley M. 1989. The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy* **4**:1-16.
- Rieseberg L. H. 1991. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. *American Journal of Botany* **78**:1218-1237.
- Rieseberg L. H., Carter R. y Zona S. 1990. Molecular tests of the hypothesized hybrid origin of two diploid *Helianthus* species (Asteraceae). *Evolution* **44**:1498-1511.
- Rosen D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* **27**:159-188.
- Rosen D. E. 1979. Fishes from the upland and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **162**:267-376.
- Roth V. L. 1994. Within and between organisms: Replicators, lineages, and homologues. Pp. 301-337. En: Hall B. K., edr. *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, California.
- Simpson G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Slobodchikoff C. N. edr. 1976. *Concepts of Species*. University of California Press, Berkeley.
- Sober E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press, Cambridge.
- Sober E. 1993. *Philosophy of Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Sokal R. R. 1973. The species problem reconsidered. *Systematic Zoology* **22**:360-374.
- Theriot E. 1992. Clusters, species concepts, and morphological evolution of diatoms. *Systematic Biology* **41**:141-157.
- Valencia-Ávalos S. 1991. El problema de la especie. *Ciencias* **24**:13-22.
- Van Valen L. M. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* **25**:233-239.
- Van Valen L.M. 1982. Homology and causes. *Journal of Morphology* **173**:305-312.
- Vane-Wright R. I., Humphries C. J. y Williams P. H. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**:235-254.
- Wanntorp H. E., Brooks D. R., Nilsson T., Nylin S., Ronquist F., Stearns S. C. y Wedell N. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* **57**:119-132.
- Wiley E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- Zimmermann W. 1967. Methoden der Evolutionswissenschaft (Phylogenetik). En: Heberer G., edr. *Die Evolution der Organismen*, 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.