
ESPECIES COMO SISTEMAS: UN ENFOQUE FILOSÓFICO

JUAN ELÍAS GARCÍA-PÉREZ

ABSTRACT. SPECIES AS SYSTEMS: A PHILOSOPHICAL APPROACH

An ontological approach on the species reality is made by exploring different philosophical and scientific stances. Based on the premise that the species concept is intimately tied to the speciation process, the Darwinian and Synthetic Theory, that posit gradual and constant evolutionary change rates, were confront with the Punctuated Equilibrium hypotheses, that states long evolutionary stasis periods punctuated by very short, in geological times, speciation processes. By analyzing Systems Ontology and choosing Inference to the Best Explanation, we can consider species as self-organized natural systems, which can explain the observed phenomena in a more parsimonious way, as well as allowing us to predict, from Scientific Realism, how the speciation process can occur, following the General Systems Theory properties and characteristics. Moreover, the Species Problem can be advanced if considered within the Systems approach.

KEY WORDS. Macroevolution, speciation, species as systems, species problem, systems ontology, self-organized natural systems.

INTRODUCCIÓN

Las especies son consideradas como las unidades de la biodiversidad (Claridge, et al., 1997; Harrison, 2014; Richards, 2016; Zachos, 2016; Sangster, 2018) y también son vistas como las unidades de la evolución (Hull, 1978; Cracraft, 1983; Ereshefsky, 1992; Mayr, 1996; Sigward, 2018). Sin embargo, existen controversias acerca de lo que realmente es una especie y cómo delimitarla. La serie de complicaciones relacionadas con este concepto fundamental se ha denominado el *problema de las especies* (PDE), que ha sido considerado por muchos autores (entre otros, Mayr, 1963; Eldredge, 1993; Ghiselin 1997; Ereshefsky 2001; Hey, 2001; Stamos, 2003; De Queiroz, 2005, 2007; Richards, 2010, 2016).

Este problema comprende una serie de controversias ontológicas, epistemológicas y metodológicas sobre la realidad de las especies, que involu-

Museo de Zoología, Programa CAM y Doctorado en Biodiversidad, PRESAV, Vice-Rectorado de Producción Agrícola. Campus Mesa de Cavacas, UNELLEZ-Portuguesa, Guanare, estado Portuguesa, Venezuela. / ecologia2unellez@gmail.com

cra, con sus diferencias al abordar el problema, a biólogos y filósofos por igual. Slater (2013, p 67), se hace tres grandes interrogantes: La pregunta del *taxón*: ¿qué significa para un organismo pertenecer a una determinada especie? La pregunta de la *categoría*: ¿qué es para algunos organismos ser una especie? La pregunta *metafísica*: ¿qué tipo de cosas son las especies?, ¿en qué categoría, clase o individuo? Wilkins (2018, p. 278), señala que el PDE, presenta tres incógnitas para ser abordado: a) cómo se agrupan las especies; b) cómo se ubican en la jerarquía taxonómica y, c) cómo se hace para tener un concepto que sea conmensurable para las especies de todos los reinos de seres vivos. Mayr (1963) indica dos tipos de causas que originan al PDE: una de ellas, serían los diferentes conceptos de especies existentes, y la otra sería la confusión en que incurren los investigadores entre la categoría jerárquica de las especies, *especie-categoría*, y la definición individual de cada taxa, *especie-taxa*.

Existe desde antes cierto debate sobre cómo considerar las especies, bien clases o bien individuos (Ghiselin ,1981, a,b; Bunge, 1981; Salthé, 1981; Schwartz, 1981; Wiley 1981; Boyd, 2010; Slater, 2013), el cual aún persiste (Villuendas, 2019). También está otro debate sobre cuál es el concepto más adecuado para definir una especie (Mallet, 2001; Hausdorf, 2011) o de cómo delimitarla (Hull,1997; Padial, et al., 2010; Richards 2010).

Muchos de los conceptos de especies son epistemológicos en su elaboración, pues se refieren a metodologías particulares para realizar una delimitación de lo que se considera una especie. Incluso, pueden presentar distintas categorías de inclusión (de Queiroz, 2007) y, por tanto, debe ser determinado correctamente desde el punto de vista ontológico.

PROBLEMA DE LAS ESPECIES I. ONTOLOGÍA

La manera de interpretar el estatuto ontológico de las especies, acá se verá como un entramado de tres niveles jerárquicos (figura 1), donde la resolución de dicotomías en un nivel, lleva a dicotomías en el nivel inmediato inferior.

NIVEL I. Stamos (2003) considera el PDE como uno que se ubica en la dicotomía entre el realismo y el constructivismo ontológicos, y se pregunta si son las especies entidades reales o son meras conveniencias operativas construidas para apoyar información y teorías. Según este autor, existen tres razones para pensar todavía en el nominalismo: a) Nadie ha visto una especie biológica, sólo individuos, que son ejemplos de ellas; b) los realistas, no se ponen de acuerdo con los conceptos de especies, y c) El nominalismo es, hasta ahora, la respuesta más parsimoniosa al problema de la especie.

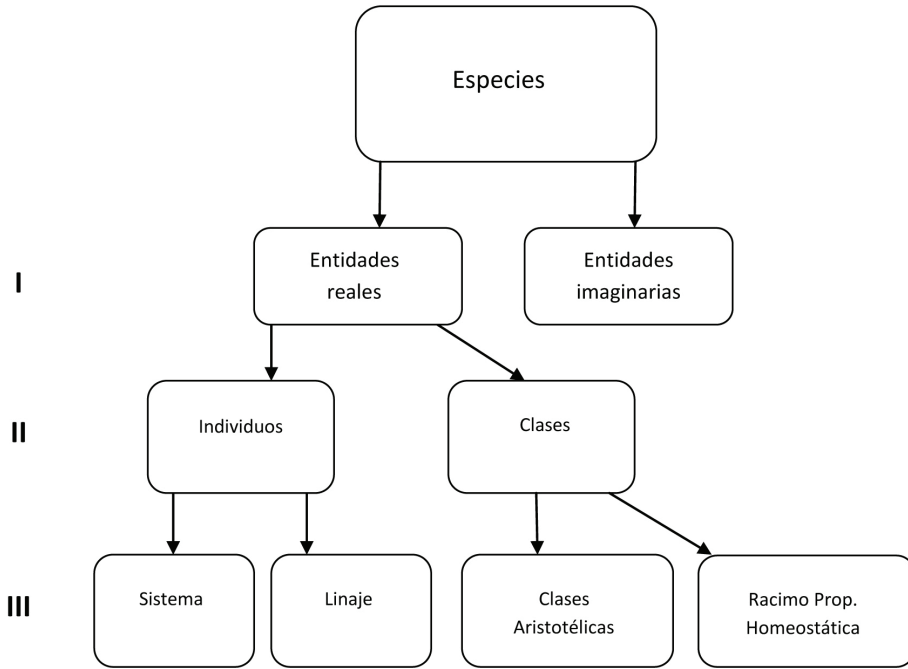


FIGURA 1.
Representación diagramática de los niveles ontológicos de las diferentes concepciones de especies usadas hasta el presente.

La tesis del realismo ontológico ha recibido apoyo empírico con la observación de Diamond (1966, en Sangster, 2018), en la cual aborígenes de Nueva Guinea identificaban correctamente casi la misma cantidad de especies que reconocían los taxónomos, aunque tenían matrices de conocimiento diferentes. Esto fue tomado como evidencia positiva para considerar a las especies como entidades reales, con independencia del pensamiento humano. Por tanto, de ser cierta esta hipótesis, se llegaría a la dicotomía del nivel inmediato inferior.

NIVEL II. El considerar a las especies como entidades reales lleva a la postulación de la dicotomía esencialismo vs. individualismo sobre la condición ontológica de las especies de ser clases con esencia o de ser individuos.

Aunque existe una cierta resistencia, por parte de los filósofos, para considerar las especies como individuos, en parte debido al hecho de que no existe una analogía aparente entre los organismos individuales y las especies-taxa con respecto a la cohesión e integración causal (Richards, 2010, p. 162), para muchos de ellos, las especies son clases con esencia.

Slater (2013, p. 19) señala que las especies son clases naturales, cuyos integrantes presentan ciertas propiedades objetivas y relaciones entre ellas de tal índole que pueden jugar papeles importantes en las prácticas epistemológicas. Aun así, no existe un rasgo completamente universal para cada especie, puesto que efectos ambientales, mutaciones y deriva genética, pueden afectar o modificar estos rasgos, con lo cual no se garantiza la universalidad de dicho rasgo, y no pueden predecirse con completa certeza las propiedades de una especie, asociadas a ese rasgo particular (Ereshefski, 2001, 2002).

La teoría de la evolución terminó de debilitar la tesis de las especies individuales como clases con esencia (Sober, 1992). Por esta razón, la corriente que considera a las especies como individuos (Ghiselin, 1974; Hull, 1978; Coleman & Wiley, 2001) es considerada hegemónica actualmente (Ereshefski, 2007; Caponi, 2012).

Imponiéndose la tesis de que las especies son individuos, surge la pregunta de qué tipo de individuos, lo que nos remite al siguiente nivel, aunque los proponentes de la tesis esencialista, aún con adeptos, también tienen su dicotomía en el nivel III.

NIVEL III. Si las especies son consideradas como individuos, de preguntarse qué tipos de individuos, surge la dicotomía de *linajes* o *sistemas*, donde De Queiroz (2007) sostiene la tesis de los linajes, la cual presenta la mayoría de adeptos, mientras la tesis de los sistemas es postulada por Eldredge & Gould (1972), e invocada por Reig (1980). Caponi (2012) hace referencia a una falta de analogía entre ambos conceptos, y considera a las especies-taxa como linajes, y a los organismos individuales como sistemas, y postula a linajes y sistemas como ejemplo de individuos que, además, pertenecen a dos jerarquías ontológicamente discontinuas, la ecofisiológica y la filogenética (Caponi, 2018). La posible resolución de esta dicotomía será explorada en la próxima sección a través de un giro epistemológico propuesto por Ghiselin (1997).

Por su parte, a pesar de la evidencia evolutiva, para algunos filósofos actuales las especies siguen siendo clases con esencia. Boyd (2010, y referencias), presenta a las especies como *racimos de propiedades homeostáticas*, mejorando la percepción tradicional esencialista, y señala que las clases naturales pueden ser también entidades históricas, lo que apuntala la posición aristotélica de clases con esencia, aunque esta postura ha sido refutada en favor de la tesis individualista (Ereshefsky, 2010; Caponi, 2017). Ésta será aceptada como válida en el presente trabajo.

PROBLEMA DE LAS ESPECIES: SECCIÓN II EPISTEMOLOGÍA

Los distintos conceptos de especie pueden agruparse en unos siete u ocho tipos principales (Hull, 1997; de Queiroz, 2007; Harrison, 2014), que pue-

den verse en la tabla 1, y que con sus variantes llega a un total de veintidós (Mayden, 1997). Mayr (1963) indica dos tipos de problemas que originan al PDE: los diferentes conceptos de especies existentes, y la confusión en que incurren los investigadores entre la categoría jerárquica de las especies, *especie-categoría*, y la definición individual de cada taxa, *especie-taxa*. Reig (1980) añade una tercera, que sería la relación epistemológica existente entre cada especie, definida, inferida, detectada y delimitada por el taxónomo, y la especie real como ente biológico.

CONCEPTO DE ESPECIE	PROPIEDAD REFLEJADA
Biológico (Mayr, 1963)	Comunidad reproductiva, real o potencial, que está aislada de otros grupos.
Cohesión (Templeton, 1989)	Mecanismos intrínsecos de cohesión de individuo, que los separan de otros grupos similares.
Ecológico (Van Valen, 1976)	Ocupación del mismo nicho ecológico o zonas de vida exclusivas.
Filogenético Monofilia (Wiley, 1978)	Caracteres apomórficos compartidos entre grupo de metapoblaciones.
Filogenético Diagnosticable, Evolutivo (Nixon & Wheeler, 1990)	Combinación única de caracteres diagnósticos entre grupos de metapoblaciones.
Fenético (Sokal & Crovello, 1970)	Agregado de individuos, agrupados por caracteres morfológicos.
Genotípico (Mallet, 1995)	Conjunto de individuos, genéticamente distinguibles, con ninguno, o pocos individuos intermedios cuando entran en contacto con grupos similares.
Genealógico (Baum & Shaw, 1995)	Exclusiva coalescencia de árboles genealógicos, donde un grupo exclusivo de individuos, están más relacionados entre sí, que con individuos de otros grupos externos.

TABLA 1.

Diferentes conceptos de especies, comúnmente usados, y la propiedad inherente utilizada para discriminar las poblaciones. Modificado de De Queiroz (2005) y Harrison (2014).

Todas las aproximaciones metafísicas donde se presentan múltiples e inconsistentes maneras de dividir la biodiversidad (Richards, 2010), implican una heterogeneidad epistémica y el proceso de unificar conceptos es muy complicado, pues las diferentes posturas ontológicas sobre qué cosa es una especie generan diferentes resultados epistémicos. A veces la detección de la misma unidad evolutiva a través de distintas metodologías (Barley, et al., 2013), puede hacerse un poco más complicado cuando

se trabaja con un grupo de especies o poblaciones relacionadas si no existe correlación entre diferenciación morfológica y diferenciación genética. Incluso las interpretaciones ante evidencias complementarias, obtenidas de datos morfométricos y moleculares, pueden arrojar resultados dispares por la postura epistemológica de los autores (Molina & Molinari, 1999; Moscarella, et al., 2003; Molinari, 2007). Además, cada concepto de especie, aplicado a un mismo grupo de organismos, puede resultar en cantidades desiguales de especies reconocidas (Hey, 2001; Agapow, et al., 2004).

De entre los distintos conceptos de especies, comúnmente usados y que se presentaron en la tabla 1, de Queiroz (2005) señala que todos hacen referencia alguna propiedad contingente de linajes de metapoblaciones, y que representan distintas etapas dentro del proceso de especiación, y de allí sus resultados discordantes a la hora de discriminar especies. Para tener una validación, estos conceptos deben cumplir con los criterios usados para evaluar términos científicos, que son universalidad, aplicabilidad y significancia teórica (Hull, 1997, p 365).

Stamos (2003) agrupa los diferentes conceptos de especies en aquellos basados en procesos y los basados en patrones, y señala que los segundos, como productos terminales, no son dependientes de la teoría, como sí lo son los basados en procesos.

Entre los conceptos de especies, presentados en la tabla 1, de los basados en procesos se pueden mencionar los conceptos biológico, el de cohesión, y el ecológico, mientras los conceptos fenético, genotípico, genealógico, filogenético monofilético y el evolutivo, son ejemplos de conceptos basados en el resultado final de los procesos causales. A los cinco últimos conceptos les falta uno de los tres criterios señalados por Hull (1997) para evaluar términos científicos, la significancia teórica y los dos primeros les falta aplicabilidad, en algunos casos, y al concepto biológico le falta universalidad. Sólo el concepto ecológico cumple con los tres criterios, y puede considerarse como un concepto basado en procesos, pero que también puede ser reconocido por patrones.

La proliferación de conceptos de especies lleva a la dicotomía monismo vs. pluralismo. Hull (1997), señala que mientras menos universales sean los conceptos, mayor será la tendencia hacia el pluralismo y que un concepto de especie universal eliminaría la proliferación conceptual.

De Queiroz (2007) concluye que todos los conceptos de especies llevan implícita la definición de *especies como linajes* (ECL). Sin embargo, existen problemas con la definición de las ECL. En algunos casos, como lo señalan Barley, et al. (2013), hay linajes con poca diferenciación morfológica y una pronunciada diferenciación genética, como el caso de los peces pulmonados en las cuencas del río Amazonas y la del Paraná (Carneiro, et al., 2020), por lo contrario, linajes que presentan especies con mucha diferenciación morfológica, pero poca variación genética o sin formación de

linajes (Fumey, et al., 2018). A estos últimos, Freudenstein, et al. (2016), los reconocen como especies, pero no a los linajes como los del ejemplo de los peces pulmonados, cuyos autores tampoco quisieron considerarlos especies separadas, por lo menos hasta que no se encuentren otras evidencias (Carneiro, et al., 2020). Un tercer caso involucra la especiación alopátrica, tipo Ib de Bush (1975), donde una pequeña fracción de una especie, al borde de su distribución, puede quedar aislado y adquirir caracteres derivados, mientras la metapoblación remanente puede seguir siendo una comunidad reproductiva, independiente, pero parafilética con respecto a la especie recién formada, y donde se deben reconocer las dos especies (Freudenstein, et al., 2016), con lo cual considerar las ECL parece no resolver el problema.

Ghiselin (1997, p. 98), al abordar el tema desde una perspectiva diferente, sostiene que el concepto de especie debe estar ligado íntimamente al concepto de especiación, pues uno no puede ser explicado sin invocar al otro, pero que, para no caer en una tautología, primero debe explicarse el proceso de cómo se diferencian las poblaciones, para luego definir la especie como el producto de ese proceso. Esta tarea cambia su orientación, pues ahora hay que buscar cómo detectar los posibles productos (especies) y teorizar bajo cuáles circunstancias fueron formadas.

Se puede comenzar explorando las tesis del darwinismo y del neodarwinismo o teoría sintética, como posible punto de partida para elaborar una explicación teórica de cómo se puede diferenciar una población o poblaciones, para convertirse en una especie.

Allen (2014), señala que según Mayr, los cinco pilares del paradigma darwiniano, siguiendo la idea de paradigma de Kuhn (1970), son cinco teorías: *evolución*, a través de descendientes con modificación; *ancestralidad*, la idea de que muchas formas descienden de un ancestro común; *gradualismo*, la idea de que la evolución ocurre muy lentamente; *radiación* o multiplicación de las especies, la idea de que los descendientes de un ancestro común, que divergen, conduce a una multiplicación de especies interminable; *selección natural*, factores ambientales seleccionan formas favorables y eliminan aquellas desfavorables.

Mientras los pilares del neodarwinismo o teoría sintética, según Futuyma (2015) serían: *pensamiento poblacional*, las especies son las unidades de evolución; *mutacionismo*, la evolución se basa en mutaciones aleatorias, con respecto a las necesidades adaptativas del organismo, y son heredadas y también amplificadas por recombinación; *selección natural*, es la principal causa de las variaciones heredadas; *deriva genética*, es la responsable de los cambios en la composición genética de las poblaciones; *especiación*, la divergencia, entre poblaciones de una especie ancestral, que favorecen factores que previenen el flujo genético entre ellas y conducen a diferentes

cambios evolutivos; *gradualismo*, acumulación gradual de cambios por los factores antes mencionados, resulta en macroevolución.

Por ahora nos concentraremos en la evolución gradual, o gradualismo, porque es la idea de cómo se interpreta el cambio evolutivo dentro de estas dos corrientes de pensamiento, cuyo mecanismo de cambio morfológico gradual es representado por la *anagénesis* (figura 2), la cual, a su vez, es apoyada, parcialmente, por la hipótesis de mutaciones neutrales con cambio gradual y lento, y sin direccionalidad (Kimura, 1968; Nei, 1975) como aporte genético del neodarwinismo o teoría sintética.



FIGURA 2.

Representación del proceso de *anagénesis*, donde, en el transcurso del tiempo, una especie se transforma, gradualmente, en otra.

El equilibrio interrumpido, un concepto desarrollado por Eldredge & Gould (1972), desafía la ortodoxia del gradualismo darwiniano (Allen, 2014). Esta noción se apoya en dos mecanismos básicos: la *estasis morfológica* por prolongados periodos de tiempo geológico y la evolución o cambio pronunciado en uno corto, en contraste con la hipótesis darwinista de evolución gradual y direccionada. El concepto de estasis, traído a colación, puede ser definido como el estado, dentro de un linaje que evoluciona, donde no se presenta ningún cambio estructural dentro de un espacio de tiempo determinado (Brock, 2000). La estasis morfológica también puede ser interpretada como un patrón de pronunciada estabilidad morfológica, encontrada en muchas especies fósiles, mantenido por millones de años, que contrasta con un abrupto, casi siempre adaptativo, cambio evolutivo, documentado en muchas especies actuales (Brakefield, 2014), con poco o ningún cambio evolutivo observado en el registro fósil durante largos espacios de tiempo (Harmon, 2014). Existe una hipótesis que define la estasis morfológica como el resultado común de cada evolución eficiente, en la cual se crean entidades resistentes a cambios futuros (Schervakov, 2012). La estasis, o inercia ecológica, que se expresa a través

del conservatismo de nicho, por encima del nivel específico (Hadly, et al., 2009) sería también una norma en la historia evolutiva de las especies.

Voje (2016) señala que aunque las tasas de cambio evolutivo son mucho más homogéneas de lo previamente pensado, y que la estasis puede representar información sobre la dinámica de paisajes adaptativos sobre escalas de tiempo macroevolutivas, que incluyen la persistencia de zonas adaptativas y nichos ecológicos por millones de años. De este modo, los estudios sobre estasis evolutiva, deben dirigirse a estudiar procesos que resulten en patrones de falta de variabilidad fenotípica y los patrones de reducida disparidad (Struck & Cerca, 2019).

Una de las explicaciones dadas para el fenómeno de la estasis es considerar a las especies como sistemas homeostáticos (Eldredge & Gould, 1972, p. 114), donde las especies manejan su propio mecanismo de autorregulación para presentar resistencia al cambio. Aun cuando esta explicación es una salida de lo que se denomina una inferencia inductiva y, más aún, es una *inferencia a la mejor explicación*, si es cierta, puede explicar el fenómeno observado (Lipton, 2004), mientras permite avanzar en el desarrollo de un concepto universal de especie, pues involucra por primera vez y de manera categórica el concepto de sistemas homeostáticos con el término especie.

El proceso de especiación, según esta hipótesis propuesta por Eldredge & Gould (1972), ocurre en un corto lapso de tiempo, seguido por largos periodos de estasis. Aquí se puede ir relacionando el concepto de especie, si es un sistema natural, con el proceso de especiación y macroevolución. Trabajos de modelación de sistemas biológicos revelan que cuando un sistema llega a un estado crítico, presenta estados autorganizados caracterizados por periodos de estasis, seguidos por una rápida evolución, lo que muestra una representación simulada del equilibrio intermitente (Bak & Sneppen, 1993). Estos autores encuentran en su modelo que, mientras los sistemas están dentro de su entorno ambiental de mejor desempeño, similar a decir su ámbito de mayor *fitness*, las mutaciones no causan mayores efectos; con todo, cuando el sistema es llevado a umbrales de pobre desempeño, las mutaciones pueden provocar grandes saltos evolutivos en algunos pocos casos, por lo que concluyen que el mecanismo de evolución en el estado crítico puede hacerse muy rápido. Este sería el ejemplo de los peces del complejo de *Astyanax mexicanus*, que presentan formas bien diferenciadas, morfológica y ecológicamente, donde unos que habitan aguas superficiales, con ojos bien desarrollados, y otros son ciegos que viven en cuevas aisladas y donde no llega la luz solar (Jeffery, 2020), que presenta modificaciones respecto a sus parientes de aguas superficiales como pérdida de los ojos, despigmentación corporal, morfología del cerebro, comportamiento, capacidad regenerativa del corazón, procesos metabólicos y organización craneofacial (Jeffery, 2009). Estos cambios

tan drásticos ocurrieron en tiempos estimados de divergencia menores a 30,000 años (Fumey, et al., 2018), con lo que este caso es completamente compatible con la hipótesis planteada de las especies como sistemas naturales, y bien pudiera considerarse como una validación en condiciones naturales del equilibrio interrumpido.

De las especies como sistemas naturales, se llega a un concepto universal, en donde todas las especies de organismos vivos comparten cierta esencia; se estaría hablando, entonces, de la *categoría de las especies* (Mayr, 1963), una entidad abstracta, cuya esencia sería que son sistemas, con todas sus propiedades, y que incluiría a todas las especies de la Tierra, pasadas, presentes y futuras, y si existe vida extraterrestre también serían incluidas en esta categoría. Por tanto, según Ereshefky (2001) el concepto tendría los tres principios más importantes a considerar en el esencialismo de las clases naturales : a) Todos y cada uno de los miembros de una clase natural comparten una esencia común. b) La esencia de una clase natural es responsable por los caracteres o rasgos que existen en los miembros de esa clase. c) Al conocer la esencia de una clase, permite predecir y explicar propiedades asociadas a esa clase.

El otro concepto de Mayr, el de las *especies-taxa*, en el que se define cada especie individual, según Reig (1980), sería una aproximación hipotética y perfectible de la delimitación del ente real, que serían las *bioespecies*, entidades individuales, poseedoras de características propias, sin instancias, espacio-temporalmente restringidas, concretas, sin propiedades exclusivas que los definan como clases, y con autonomía ontológica, entre otras características metafísicas propuestas por Ereshefski (2002), para definir individuos que, en este caso, serían sistemas naturales.

Aquí se aclararía un componente del problema de las especies: la dicotomía de si las especies son clases o individuos. Todas las especies pertenecen a la clase *especies-categoría*, cuya esencia es que todas son sistemas naturales autoensamblados y comparten, de hecho, todas las características de los sistemas, como toda clase, ésta sería abstracta, espacio-temporalmente irrestricta, con instancias. Mientras que cada *especie-taxa* sería una hipótesis propuesta por el taxónomo para definir, y delimitar, a un ente real que sería la *bioespecie*, un individuo, con todas sus implicaciones filosóficas inherentes.

El problema de la dicotomía realismo-nominalismo quedaría automáticamente resuelto, porque si son sistemas naturales, también son entes reales, que existen con independencia del pensamiento humano.

Otro componente del PDE, es la dicotomía entre dos corrientes de pensamiento entre filósofos y taxónomos: a) si es válido que existan varios conceptos que sería la postura pluralista o b) si es necesario tener un concepto único, posición monista. La condición pluralista, conlleva al problema epistemológico en el que la aplicación de diferentes conceptos de

especie generan distintos resultados, pues al estar basados en diferentes ontologías, hay diferencias en la precisión al momento de delimitar las especies, porque no se estaría hablando de las mismas entidades naturales, pues cada concepto le coloca distintas esencias a la categoría de las especies (Ereshefski, 2002), por tanto, la posición ontológica de considerar a las *especies como sistemas naturales (ECS)*, evidentemente monista, elimina ese ruido innecesario.

IMPLICACIONES EPISTEMOLÓGICAS DE LAS ECS

Cuando las especies son consideradas sistemas, se entiende que son sistemas naturales constituidos como una serie de componentes autoensamblados (Bunge, 1982). Entonces se puede considerar que esta propiedad de autoensamblaje puede, y debe, igualarse a una capacidad de cohesión y reconocimiento de los componentes de una especie. Para este autor, los sistemas presentan una serie de características que los definen: son composición, entorno o ambiente, y estructura, además de historia y leyes del sistema.

Composición se define como todos los integrantes que tiene el sistema; si es una especie, a todos los individuos agrupados en poblaciones y/o metapoblaciones, que conforman esa especie. La composición podría ser inferida a través de patrones y que puedan ser identificados mediante uno o varios de los criterios morfológicos o genéticos utilizados para discriminar o diferenciar poblaciones.

Ambiente se puede establecer como aquellos elementos, externos al sistema, que influyen sobre éste, y se podría incluir el concepto de *nicho ecológico*, y dividirlo en nicho grinneliano y nicho eltoniano; el primero se relaciona con los factores abióticos del entorno, y el segundo con todas las interacciones bióticas que afectan cada especie (Soberón, 2007).

Estructura incluye todas las relaciones que existen entre los componentes del sistema, entre ellos, internamente, como grupo autoensamblado, estructura interna, y aquí se puede hablar de relaciones de cohesión, de reconocimiento reproductivo y/o de intercambiabilidad demográfica, y entre el ambiente que los rodea, y estructura externa, donde se puede mencionar directamente la hipótesis del *conservatismo de nicho*. Las estructuras del sistema son basadas en procesos.

Historia del sistema, se pueden considerar como históricos los distintos linajes, eventos de vicarianza, los cuales pueden ser recuperados, o inferidos a partir de la reconstrucción biogeográfica y filogenética, a través de técnicas biogeográficas, usando caracteres morfológicos, y cladísticas o filogeográficas usando caracteres genéticos. Estas reconstrucciones del pasado permiten identificar la historia de cada especie, y se basan en patrones.

Leyes del sistema pudieran considerarse algunas propiedades emergentes, o variables de estado del sistema-especie, tales como: estrategias reproductivas, desarrollo ontogenético, valencias ecológicas, tasas de mortalidad, tamaño máximo de los individuos, tamaño al nacimiento, tamaño y edad a la primera reproducción, longevidad, entre otros factores que pudieran considerarse propiedades emergentes para cada especie, y parecieran estar basadas en procesos internos del sistema.

Si se quiere hacer un análisis conceptual de algo que se piensa que es un sistema, se deben estudiar, al menos, las primeras tres características, *composición, entorno o ambiente y estructura*, como lo indican Mahner & Bunge (1997). Por otra parte, los conceptos de especies existentes serían criterios y procedimientos metodológicos que conducen a la delimitación y descubrimiento de sistemas individuales, que son las especies-taxa.

Entonces, si las especies son sistemas, deben tener las características y propiedades de éstos y, además, cumplir con los principios básicos que rigen a un sistema. El hecho de definir ontológicamente a las especies como sistemas, sería una hipótesis sobre la naturaleza de las especies y, por tanto, debería ser falseable (Popper, 1962, 1967) a la luz de los postulados de la ontología sistémica (Bunge, 1982; Mahner & Bunge, 1997).

Los límites de las especies podrían ser estimados a partir de las características de los sistemas. Los mecanismos de especiación serían deducidos a partir de los principios básicos de los sistemas, con las restricciones generadas por la estructura del sistema.

De este modo, se usaría el método hipotético-deductivo para dilucidar la singularidad de cada especie-taxa, partiendo de la premisa de que son sistemas, un concepto universal, e ir deduciendo las singularidades a partir de cada característica del sistema que sea definida por patrones como composición y entorno, y procesos para el caso de la estructura interna y externa. Sumando historia y leyes del sistema, con esta información se caracterizaría muy bien cada especie.

Las siguientes tres deducciones, son complementarias e incluyentes:

DEDUCCIÓN 1. Si las especies son sistemas, y cada sistema está integrado por componentes únicos, además emparentados, entonces los componentes individuales de un sistema determinado pueden ser identificados y discriminados de otros individuos en otros sistemas relacionados, pero distintos, a través de patrones morfológicos y genéticos únicos.

Aquí aparecerían como criterios para discriminar, los conceptos de especies basados en patrones, tanto morfológicos como genéticos, el genómico, el genealógico, el fenético, filogenético monofilético y el filogenético evolutivo

DEDUCCIÓN 2. Si las especies son sistemas, entonces tienen un entorno (nicho ecológico) que es invariante, y distinto del entorno de otras especies relacionadas, y así los individuos componentes pueden ser identifi-

cados y discriminados de otros individuos relacionados, a través de su nicho ecológico:

Acá entraría en discusión el concepto ecológico de especie, que como presenta la ambivalencia de estar basado tanto en patrones como en procesos, también aparecerá en la siguiente deducción.

DEDUCCIÓN 3. Si las especies son sistemas, entonces tienen una estructura interna, y externa, bien definida, que relaciona a sus individuos componentes a través de una única cohesión genética, etológica y ecológica que los identifica como sistemas autoensamblados. Los conceptos de especie basados en procesos tales como el biológico, el de cohesión y el ecológico formarían parte de esta deducción.

Con la sumatoria de los resultados de esas tres deducciones debe ser posible caracterizar y delimitar una especie si ésta es un sistema, algo parecido a la aplicación de la metodología integrativa, propuesta para caracterizar mejor a las especies (Padial, et al., 2010). Como apoyo a esas tres deducciones, se agregan otras dos.

DEDUCCIÓN 4. Si las especies son sistemas, entonces tienen un pasado histórico desde su formación hasta desaparición, el cual puede ser inferido, recuperado o deducido a través de diferentes maneras de reconocer los patrones dejados por los procesos evolutivos:

Entra en juego ahora la paleontología, biogeografía, cladística, conceptos de especies basados en linajes, reconstrucción filogenética basada en caracteres morfológicos, genéticos, incluso ecológicos, basados en conservatismo de nicho.

DEDUCCIÓN 5. Si las especies son sistemas, entonces tienen leyes o propiedades particulares para cada una, donde se deben incluir las *variables de estado* que son características de todo sistema.

En el caso de las especies serían tasas reproductivas, talla a la madurez sexual, desarrollo ontogenético, valencias ecológicas, tasas de mortalidad, tamaño máximo de los individuos, tamaño al nacimiento, tamaño a la primera reproducción, entre otros factores que pudieran considerarse propiedades emergentes para cada una de ellas.

Bunge (1982, p. 56) señala cinco principios básicos que debe cumplir un sistema: a) Interconectividad de sistemas, en entradas y salidas de cualquier sistema distinto del universo. b) Multiplicidad de entradas, que afectan al sistema de distintas maneras, y provienen de distintas fuentes del entorno. c) Umbral de reacción, ante la intensidad de los estímulos de las entradas, por debajo de las cuales el sistema no reacciona. d) Aleatoriedad de las entradas, la sumatoria de todas las entradas, que tiene un componente aleatorio diferente de cero. e) Retraso intrínseco de respuesta, entre toda entrada y salida, y cuando esta respuesta existiera, ocurre un retardo, en el tiempo de respuesta, de cualquier magnitud.

A partir de estos principios básicos y de la estructura del sistema, tanto interna como externa, que están determinadas por procesos de cohesión, se puede deducir cómo pueden, o no, ocurrir los procesos de especiación.

De acuerdo con los modos de especiación presentados por Bush (1975) los tipos Ia y Ib, que se corresponden con *especiación alopátrica*, no parecen contradecir la hipótesis de las ECS, pues por un factor extrínseco al sistema, este es dividido y se rompe la cohesión de sus componentes, ahora aislados, con lo que cada parte del anterior sistema puede o no formar un nuevo sistema (figura 3).

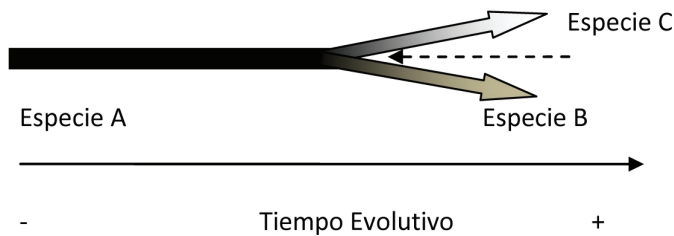


FIGURA 3.

Representación del proceso de especiación alopátrica, la especie ancestral A es separada en dos grupos de poblaciones B y C, las cuales evolucionan independientemente. La línea punteada representa la barrera ecológica que las separa.

Ahora bien, para explicar el proceso de especiación parapátrica en especies con reproducción sexual. Existe un pequeño problema que se contradice con las características de cohesión y autoensamblaje de los sistemas. Aquí surge la pregunta de cómo se rompe la cohesión (estructura interna de un sistema) si sus componentes están en contacto y sin impedimentos para reproducirse entre ellos, y tampoco se puede explicar cómo se rompen las relaciones de nicho ecológico (estructura externa del sistema) que son invariantes y altamente conservadas (Wiens, 2004; Wiens & Graham, 2005; Wiens, et al., 2010). Por todo ello, variación clinal primaria, formación de clinos sin previa separación geográfica, y evolución independiente de las poblaciones (Thorpe, 1984) no es una explicación válida si se considera el concepto de ECS (figura 4).

El mismo problema se presenta para explicar la especiación simpátrica en las especies con reproducción sexual, pues los mecanismos de cohesión, tanto de la estructura interna como la externa, contrarrestarían la acción de cualquier fuerza selectiva disruptiva.

Para tratar de comprender estas contradicciones, a la luz del concepto de especies como sistemas, habría que buscar, de nuevo, entre los principios que rigen a los sistemas y la estructura de éstos.

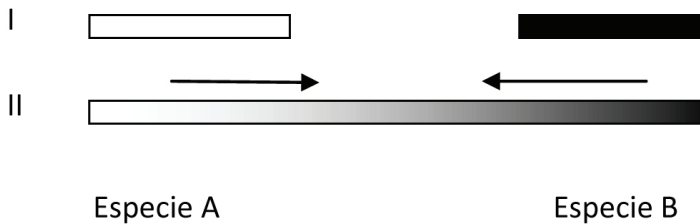


FIGURA 4.

Representación gráfica de la posible formación de una zona de contacto secundario entre dos especies, que puede confundirse con un clino. (I) Dos especies, evolucionan alopatricamente; (II) Las dos especies entran en contacto y se produce hibridación, la cual puede presentar una amplia zona con individuos híbridos y los individuos más diferenciados pueden encontrarse en los extremos opuestos a la zona de contacto.

La especiación parapátrica, casi siempre está asociada a mecanismos de especiación ecológica, con cambio de nicho (Bush, 1975) y, por tanto, debe existir un gradiente ambiental para que ella ocurra. Esto contradice entonces la hipótesis sistémica, pues no existe una explicación lógica de cómo se rompe la cohesión de las estructuras internas y externas, mientras existe intercambio genético dentro de la especie, pues aún no se han roto los vínculos cohesivos de sus miembros integrantes. Esta explicación implicaría procesos análogos al de anagénesis, sólo que el gradiente no sería temporal, sino ambiental. La explicación alternativa, que no contradice la hipótesis de ECS, es la del *refugio desvaneciente* (Vanzolini & Williams, 1981; Damasceno, et al., 2014) que ofrece una explicación de cómo un sistema puede cambiar su estructura externa sin perder su condición de sistema, y sin recurrir a explicaciones que impliquen anagénesis. Aquí una población es fragmentada en una matriz de hábitat hostil, y en uno de los fragmentos la presión ambiental hace que se transforme el hábitat-refugio y éste logra ser absorbido y modificado por el hábitat hostil circundante, y así la población aislada se extingue o se ve forzada a cambiar su estructura externa sistémica y adaptarse a este nuevo hábitat y evolucionar (figura 5); puede entonces expandir su área de distribución a través de la matriz de su nuevo hábitat, y eventualmente alcanzar una distribución parapátrica con su especie hermana.

Fitzpatrick, et al. (2008), en un ensayo teórico, luego de revisar y analizar datos y modelos empíricos y teóricos, no encuentran evidencias lógicas de especiación simpátrica entre especies con reproducción sexual. Sin embargo, para especies con reproducción asexual sí puede ser posible

este tipo de especiación. Inclusive hay casos de especies partenogenéticas que tienen su origen luego de la cópula entre dos especies bien definidas. En lagartos neotropicales existen ejemplos de estas especies, donde sólo existen hembras, que se reproducen sin fecundación por machos, tanto pertenecientes a la familia Teiidae, con el caso de *Cnemidophorus cryptus*, el cual es putativamente un híbrido entre *C. lemniscatus* y *C. gramivagus* (Cole & Dessauer, 1993), como en la familia Gymnophthalmidae; también está el caso de *Gymnophthalmus underwoodi*, por igual de origen partenogenético (Cole et al., 1990), cuyas especies parentales parecen ser *G. speciosus* y *G. cryptus* (Cole et al., 1993), por citar dos especies que son de origen simpátrico.

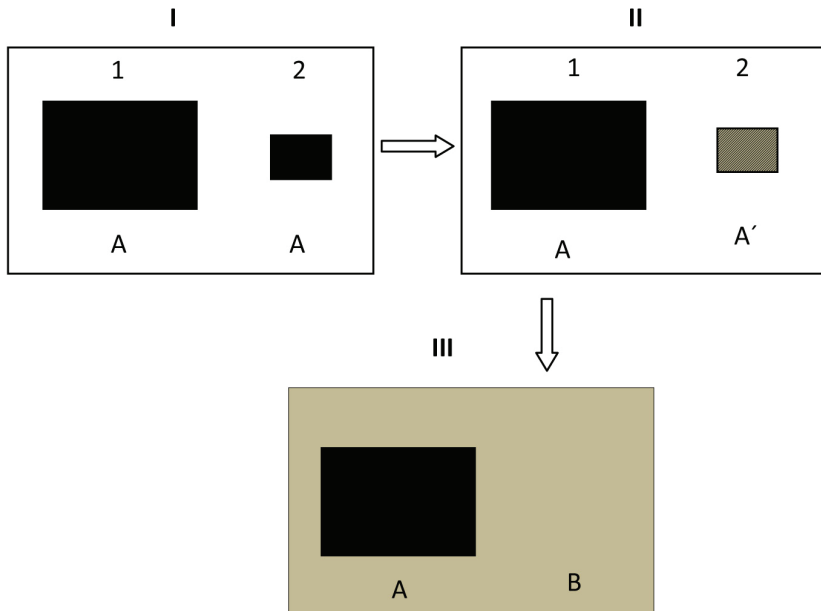


FIGURA 5.

Representación esquemática de un refugio desvaneciente: (I) Dos poblaciones aisladas de la especie A, rodeadas por una matriz de hábitat hostil; (II) Uno de los refugios comienza a ser afectado por la matriz circundante y tiende a desaparecer, la especie A es sometida a muy fuertes presiones selectivas en ese refugio y la denotamos como A'; (III) A' se transforma en otra especie B, adaptada a la matriz hostil que hizo desaparecer el refugio 2, ahora tiene una distribución parapátrica y es ecológicamente diferente de A.

Si algunos individuos de una de estas especies partenogenéticas sufre una mutación o una evolución cromosómica (Bush, 1975) que los diferencie ecológicamente, y que haga que la competencia interespecífica sea más

intensa que la intraespecífica (Chave, 2009), pudiera ocurrir uno de estos tres posibles patrones, cónsonos con una especiación simpátrica: a) la especie primaria, desplaza a la recién formada, b) la especie recién formada sustituye a la anterior y, c) las dos coexisten con desplazamiento de caracteres morfológicos, existiendo antes de la resolución de los puntos a y b, una posible convivencia temporal con equilibrio inestable. En cualquiera de estos posibles casos o situaciones, no se contradicen estas deducciones con la hipótesis de ECS. De hecho, dado que los sistemas constantemente están generando variantes sometidas a procesos de selección, que eliminan las formas menos aptas (Bunge, 1982), los tres patrones mostrados constituyen las únicas respuestas posibles.

La hipótesis de las ECS, a través de fenómenos como el *conservatismo de nicho*, que es una propiedad de la estructura externa de los sistemas, permite explicar el *desplazamiento vertical de zonas de vida* en los Andes tropicales (van der Hammen, 1974), pues las migraciones hacia nuevos lugares con condiciones apropiadas del nicho grinneliano es una respuesta viable, si se considera el conservatismo de nicho (Soberón, 2007), mientras especies fuera de los trópicos pueden migrar latitudinal y altitudinalmente (Colwell, et al., 2008), siguiendo su nicho grinneliano.

Tewksbury, et al. (2008) señalan que los ámbitos de tolerancia térmicos son más amplios en las especies de zonas templadas, y más reducidos en las tropicales. Este hecho apoya la hipótesis de Janzen (1967) y es un ejemplo de que cada especie se comporta como un sistema, y que ellas tienen un umbral de respuesta térmica particular y, aún cuando coincidan en una misma localidad, sus respuestas a cambios climáticos pueden ser desfasadas. Es el caso de los árboles de los Andes venezolanos *Polylepis sericea* y *Alnus* spp.; mientras la primera es una especie neotropical, la segunda es de origen neártico, que invadió América del Sur durante periodos glaciales (Simpson, 1979). Justo antes del Holoceno, las temperaturas cayeron unos 3 °C y mientras la respuesta de *P. sericea* fue bajar altitudinalmente su distribución en unos 400 m, *Alnus* spp. no presentaron mayores respuestas (Rull, 2020).

Huey, et al. (2003), señalan que el comportamiento puede aminorar o, incluso cancelar, los efectos de las altas temperaturas, fenómeno denominando “efecto Bogert,” el cual limitaría las presiones selectivas del calentamiento global, actuaría como un mecanismo homeostático que mantendría el conservatismo del nicho grinneliano, y es compatible con la aproximación ontológica de las especies como sistemas.

La teoría de los refugios (Haffer, 1969), al igual que toda una serie de teorías que tratan de explicar patrones de especiación vicariante en las tierras bajas de la Amazonia, pueden ser explicadas a través de la estructura externa del sistema vía inercia ecológica a través del conservatismo de nicho, según se deduce de Haffer (1997). Sólo la hipótesis del gradiente no

puede ser explicada por la hipótesis de ECS, pues los sistemas no forman gradientes primarios, mientras que la hipótesis del refugio desvaneciente (Vanzolini & Williams, 1970) sí puede explicar este mecanismo de especiación ecológica.

CONCLUSIONES

La *inferencia a la mejor explicación* (IME) nos conduce al concepto de ECS al descubrirse que es la propuesta más aceptable, pues puede explicar y resolver gran parte del problema de las especies (PDE), y permite escoger al realismo sobre el nominalismo, al individualismo sobre el esencialismo, al monismo sobre el pluralismo, y a separar la categoría de las especies de las especies-taxa de la manera más parsimoniosa posible.

Al complementarlo con el realismo científico, que postula que una teoría debe ser capaz de explicar hechos y fenómenos inobservables (Wright, 2018), además de sentar las bases para poder realizar predicciones sobre hechos pasados y futuros, este concepto puede tener todos los elementos para convertirse, con todas sus implicaciones, en una teoría científica (Pickett, et al., 2007).

BIBLIOGRAFÍA

- Agapow, P. M., O. R. P. Bininda-Emonds, K. A. Crandall, J. L. Gittleman, G. M. Mace, J. C. Marshall & A. Purvis (2004), "The impact of species concept on biodiversity studies", *The Quarterly Review of Biology* 79, 8: 161–179. Doi:10.1086/383542
- Allen, G.E. (2014), "The history of evolutionary thought". En J. B. Losos (Ed). *The Princeton Guide of Evolution* (pp 10-27), Princeton NJ: Princeton University Press.
- Bak, P. & K. Sneppen (1993), "Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution", *Physical Review Letters*. 71(24): 4083-4086. Doi: 10.1103/PhysRevLett.71.4083.
- Barley A.J., J. White, A.C. Diesmos & R.M Brown (2013), "The challenge of species delimitation at the extremes: diversification without morphological change in Philippine sun skinks", *Evolution* 67: 3556–3572. Doi:10.1111/evo.12219
- Baum, D. A. & K. L. Shaw (1995), "Genealogical perspectives on the species problem". En P. C. Hoch & A. G. Stephenson (Eds). *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics* (pp. 289-303), St. Louis, MO: Mo. Bot. Gard.
- Boyd, R. (2010), "Homeostasis, higher taxa, and monophyly", *Philosophy of Science*, 77(5): 686-701. Doi:10.1086/656551
- Brakefield, P.M. (2014), "Evolution and development: organisms". En J. B. Losos (Ed). *The Princeton Guide of Evolution* (pp. 436-451), Princeton NJ: Princeton University Press.
- Brock, J. P. (2000), *The Evolution of Adaptive Systems*. Academic Press, San Diego, California.
- Bunge, M. (1981), "Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve", *Behav. Brain Sci.*, 4: 284-285. Doi:10.1017/S0140525X00008876
- Bunge, M. (1982), *Tratado de filosofía. Volumen 4: Ontología II: Un mundo de sistemas*. Barcelona, España: GEDISA Editorial.
- Bush, G. (1975), "Modes of animal speciation", *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 6: 339-364. Doi:10.1146/annurev.es.06.110175.002011
- Caponi, G. (2012), "Linajes y sistemas: Dos tipos de individuos biológicos", *SCIENTIE studia*, 10(2): 243-268. Doi:10.1590/S1678-31662012000200003
- Caponi, G. (2017), "Los taxones tampoco son racimos homeostáticos de propiedades", *Disputatio. Phil. Res. Bull.*, 6 (7): 323–356. Doi:10.5281/zenodo.1412733
- Caponi, G. (2018), "Coesão sistêmica e coesão genealógica: mais uma precisão sobre a individualidade dos táxons", *Filosofia e História de Biologia*, 13(1): 41-60. <https://www.abfhib.org/FHB/FHB-13-1/FHB-13-01-03-Gustavo-Caponi.pdf>
- Carneiro, J., G. M. Dutra, R. M. Nobre, L. M. L. Pinheiro, P. A. C. Oliva, I. Sampaio, H. Schneider & I. Schneider (2020), "Evidence of cryptic speciation in South American lungfish", *Zool. Syst. Evol. Res.* 2020, 00:1–12. Doi: 10.1111/jzs.12443.
- Chave, J. (2009), "Competition, neutrality, and community organization". En S. Levin. *The Princeton Guide of Ecology* (pp 264-273), Princeton NJ: Princeton University Press.
- Claridge, M.F., H.A. Dawah & M.R. Wilson (1997), *Species: the Units of Biodiversity*. London: Chapman and Hall.
- Cole, C. J., H. C. Dessauer, C. R. Townsend & M. G. Arnold (1990), "Unisexual lizards of the genus *Gymnophthalmus* (Reptilia: Teiidae) in the Neotropics: Genetics, origin, and systematic", *Am. Mus. Novitates* 2994: 1-29. <http://hdl.handle.net/2246/5028>
- Cole, C. J. & H. C. Dessauer (1993), "Unisexual and bisexual whiptail lizards of

- the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (*Squamata: Teiidae*) of the Guiana Region, South America, with descriptions of new species", *Am. Mus. Novitates* 3081: 1-30. <http://hdl.handle.net/2246/4979>
- Cole, C. J., H. C. Dessauer & A. L. Markezich (1993), "Missing link found: the second ancestor of gymnophthalmus underwoodi (squamata: teiidae), A South American unisexual lizard of hybrid origin", *Am. Mus. Novitates* 3055: 1-13. <http://hdl.handle.net/2246/5016>
- Coleman, K. A. & E. O. Wiley (2001), "On species individualism: new defense of the species as individuals hypotheses", *Philosophy of Science*, 68: 498-517. Doi:10.1086/392939
- Colwell, R., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman & J. T. Longino (2008), "Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics", *Science*, 322: 258-261. Doi: 10.1126/science.1162547
- Cracraft, J. (1983), "Species concepts and speciation analysis", *Current Ornithology*, vol. 1, (pp. 159-187), New York Plenum Press.
- Damasceno, R., M.L. Strangas, A.C. Carnaval, M. T. Rodrigues & C. Moritz (2014), "Revisiting the vanishing refuge model of diversification", *Front. Genet.* 5 (353): 1-12. Doi: 10.3389/fgene.2014.00353
- Eldredge, N. & S. J. Gould. (1972), "Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism", en Schoft, T. J. M. *Models in Paleobiology* (pp. 82-115), San Francisco: Freeman, Cooper and Company.
- Eldredge, N. (1993), "What, if anything, is a species?", en: Kimbel, W. H. & L. B. Martin *Species, Species Concepts, and Primate Evolution* (pp. 3-20), New York: Plenum Press.
- Ereshefsky, M. (2001), *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: A Philosophical Study of Biological Taxonomy*, Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Ereshefsky, M. (2002), "Species", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2002 Edition), en E. N. Zalta (ed.) URL= <http://plato.stanford.edu/entries/species/> (12 of 13) [8/7/02 1:41:40 PM]
- Ereshefsky, M. (2007), "Species, taxonomy, and systematic", en Mauthen, M. & C. Stephens (Eds). *Philosophy of biology* (pp. 403-428), Amsterdam: Elsevier.
- Ereshefsky, M. (2010), "What's wrong with the new biological essentialism", *Philosophy of Science*, 77 (5): 674-685. Doi:10.1086/656545
- Fitzpatrick, B. M, Fordyce, J. A. & S. Gavrilets (2008), "What, if anything, is sympatric speciation?", *J. Evol. Biol.* 21: 1452-1459. Doi: 10.1111/j.1420-9101.2008.01611.x
- Freudenstein, J. V., C. Noirot, M. B. Broe, R. A. Folk. & B. T. Sinn (2016), "Biodiversity and the species concept—lineages are not enough", *Syst. Biol.* 0(0):1-13. doi: 10.1093/sysbio/syw098.
- Fumey, J., H. Hinaux, C. Noirot, C. Thermes, S. Rétaux & D. Casane (2018), "Evidence of late Pleistocene origin of *Astyanax mexicanus* cavefish", *BMC Evolutionary Biology* 2018: 18-43. Doi: 10.1186/s12862-018-1156-7.
- Futuyma, D. J. (2015), "Can modern evolutionary theory explain macroevolution?", en Serrelli, E. & N. Gontier (Eds). *Macroevolution*. (pp 29-85), Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Ghiselin, M. T. (1974), "A radical solution to the species problem", *Syst. Zool.* 23: 536-544. Doi:10.1093/sysbio/23.4.536
- Ghiselin, M. T. (1981a), "Categories, life and thinking", *Behav. Brain Sci.*, 4: 269-283. . Doi:10.1017/S0140525X00008876
- Ghiselin, M. T. (1981b), "Taxa, life, and thinking", *Behav. Brain Sci.*, 4: 303-310. . Doi:10.1017/S0140525X00008876

- Ghiselin, M. T. (1997), *Metaphysics and the Origin of Species*. Albany, NY: SUNY University Press.
- Hadly, E. N., Spaeth, P. A. y Lia, C. (2009), "Niche conservatism above the species level", *PNAS* 106 (2): 19707-19714. Doi:10.1073/pnas.0901648106.
- Haffer, J. (1969), "Speciation in Amazonian forest birds", *Science* 165,131-137. Doi: 10.1126/science.165.3889.131
- Haffer, J. (1997), "Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: An overview", *Biodivers. Conserv.* 6, 451-476. Doi:10.1023/A:1018320925954
- Harmon, L. J. (2014), "Macroevolutionary rates". En J. B. Losos (Ed). *The Princeton Guide of Evolution* (pp. 567-572), Princeton NJ: Princeton University Press.
- Harrison, R. G. (2014), "Species and speciation". En J. B. Losos (Ed). *The Princeton Guide of Evolution* (pp. 489-495), Princeton NJ: Princeton University Press.
- Hausdorf, B. (2011), "Progress toward a general species concept", *Evolution* 65-4: 923-931. Doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01231.x
- Huey, R. B., P.E. Hertz y B. Sinervo. (2003), "Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach", *American Naturalist*, 161 (3): 357-366. Doi:10.1086/346135
- Hull, D. L. (1965), "The effect of essentialism on taxonomy", *The British Journal for the Philosophy of Science* 15:314-326. Doi:10.1093/bjps/XV.60.314
- Hull, D. (1978), "A matter of individuality", *Philosophy of Science* 45:335-360. Doi:10.1086/288811
- Hull, D.L. (1997), "The ideal species concept--and why we can't get it". En: Claridge, M.F., H.A. Dawah & M.R. Wilson. *Species: the Units of Biodiversity* (pp. 357-380). London: Chapman and Hall.
- Janzen, D. H. (1967), "Why mountain passes are higher in the tropics", *American Naturalist* 101:233-249. Doi:10.1086/282487
- Jeffery, W. R. (2009), "Regressive evolution in *Astyanax* cavefish", *Annu. Rev. Genet.* 43: 25-47. Doi: 10.1146/annurev-genet-102108-134216
- Jeffery, W. R. (2020), "Astyanax surface and cave fish morphs", *EvoDevo*. 11: 14. Doi: 10.1186/s13227-020-00159-6.
- Kuhn, T. S. (1970), *The Structure of Scientific Revolutions*, 2nd ed. , Chicago: University of Chicago Press.
- Lipton, P. (2004), *Inference to the Best Explanation*. London, UK: Routledge.
- Mallet, J. (1995), "A species definition for the modern synthesis", *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 294-299. Doi:10.1016/0169-5347(95)90031-4
- Mallet, J. (2001), "Species, concepts of". En. Levin, S. (Ed). *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 5 (427-440). Academic Press..
- Mayden, R. L. (1997), "A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem". En Claridge, M.F., H.A. Dawah & M.R. Wilson. *Species: the Units of Biodiversity* (pp 381-424). London: Chapman and Hall.
- Mayr, E. (1963), *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mayr E. (1996), "What is a species, and what is not?", *Philosophy of Science*, 63(2): 262-277. Doi:10.1086/289912.
- Molina, M. & J. Molinari (1999), "Taxonomy of Venezuelan white-tailed deer (*Odocoileus*, Cervidae, Mammalia), based on cranial and mandibular traits", *Canadian Journal of Zoology* 28: 632-645. Doi: 10.1139/z98-235.
- Molinari, J. (2007), "Variación geográfica en los venados de cola blanca (Cervidae, *Odocoileus*) de Venezuela, con énfasis en *O.margaritae*, la especie enana de la Isla de Margarita". En *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, pp. 167: 29-72.
- Moscarella, R. A. M. Aguilera & A.A. Escalante. (2003), "Phylogeography, po-

- pulation structure, and implications for conservation of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Venezuela", *Journal of Mammalogy*, 84(4):1300–1315.
- Nei, M. (1975), "Molecular population genetics and evolution", *North Holland Research Monographs, Frontiers of Biology*, Vol. 40. Amsterdam- Oxford: North Holland Publishing Company.
- Nixon, K. C. & Wheeler Q. D. (1990), "An amplification of the phylogenetic species concept", *Cladistics*, 6: 211-23. Doi:10.1086/289912
- Padial, J. M., A. Miralles, I. de la Riva & M. Vences (2010), "The integrative future of taxonomy", *Frontiers in Zoology*, 7(16): 1-14. Doi: 10.1186/1742-9994-7-16
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa & C. G. Jones (2007), *Ecological Understanding: The Nature of Theory and the Theory of Nature*, Second Edition. Burlington, MA: Academic Press,
- Popper, K. R. (1962), *La lógica de la investigación científica*. Madrid: Editorial Tecnos.
- Popper, K. R. (1967), *El desarrollo del conocimiento científico: conjeturas y refutaciones*. Buenos Aires: Ed. Paidós.
- Reig, O. (1980), "Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas", *Revista Venezolana de Filosofía*, 11: 3-30.
- Richards, R.A. (2010), *The Species Problem--A Philosophical Analysis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Richards, R. A. (2016), "Biological Classification: A Philosophical Introduction". En *Cambridge Introductions to Philosophy and Biology*. . Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Rull, V. (2020), *Quaternary Evolution, Ecology and Biogeography*. London, UK: Academic Press.
- Salthe, S. N. (1981), "The world represented as a hierarchy of nature may not require 'species'", *Behav. Brain Sci.*, 4: 300-301. Doi:10.1017/S0140525X00008876
- Sangster, G. (2018), "Integrative taxonomy of birds: the nature and delimitation of species". En: Tietze, D. T. (Ed). *Bird Species How They Arise, Modify and Vanish* (pp.9-37). Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.
- Schervakov, V. P. (2012), "Stasis is an inevitable consequence of every successful evolution", *Biosemitotics* 5: 227-245. Doi: 10.1007/s12304-011-9122-4
- Schwartz, S. P. (1981), "Natural kinds", *Behav. Brain Sci.*, 4: 301-302. Doi:10.1017/S0140525X00008876
- Sigward, J. D. (2018), *What Species Mean: A User's Guide to the Units of Biodiversity*. Boca Ratón, FL: CRC Press.
- Simpson, B. B. (1979), "Quaternary Biogeography of the high mountain regions of South America". En Duellman, W. E. (Ed). *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal* (pp. 157-188), Lawrence, KA: Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Monog. 7.
- Slater, M. A. (2013), *Are Species Real? An Essay on the Metaphysics of Species*. New York, NY: Palgrave Macmillan.
- Sober, E. (1992), "Evolution, population thinking, and essentialism". En: Ereshefski, M., (Ed): *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (pp. 249-278), Cambridge, MA: The MIT Press.
- Soberón, J. (2007), "Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species", *Ecology Letters* 10: 1115–1123. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
- Sokal, R. R. & T. J. Crovello (1970), "The biological species concept: a critical evaluation", *Am. Nat.* 104: 127–153. Doi:10.1086/282646
- Stamos, D. M. (2003), *The Species Problem: Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*. Oxford, UK: Lexington Books.

- Struck, T. H. & J. Cerca. (2019), "Cryptic species and their evolutionary significance". Doi: 10.1002/9780470015902.a0028292.
- Templeton, A.T. (1989), "The meaning of species and speciation: a genetic perspective". En Otte, D. & J. A. Endler (Eds): *Speciation and Its Consequences* (pp. 3-27), Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Tewksbury, J. J., R. B. Huey & C. A. Deutsch. (2008), "Putting the heat on tropical animals", *Science*, 320: 1296-1297. Doi: 10.1126/science.1159328
- Thorpe, R. S. (1984), "Primary and secondary transition zones in speciation and population differentiation: a phylogenetic analysis of range expansion", *Evolution* 38 (2): 233-243. Doi: 10.1111/j.1558-5646.1984.tb00281.x
- van der Hammen, T. (1974), "The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America", *Journal of Biogeography*, 1: 3-26. Doi: 10.2307/3038066
- Van Valen, L. (1976), "Ecological species, multispecies, and oaks", *Taxon*, 25,233-9. Doi:10.2307/1219444
- Vanzolini, P. E. & E. E. Williams. (1981), "The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation", *Pap. Avulsos Zool. São Paulo*. 34: 251-255.
- Villuendas, M. M. (2019), "Una discusión en torno a los límites del concepto especie", *Revista de Humanidades de Valparaíso*, 14: 241-273. Doi: 10.22370/rh-v2019iss14pp241-273
- Voje, K. L. (2016), "Tempo does not correlate with mode in the fossil record", *Evolution* 70(12): 2678-2689. Doi:10.1111/evo.13090
- Wiens, J. J. (2004), "Speciation and Ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species", *Evolution*, 58(1): 193-197. Doi:10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x
- Wiens, J. J. & C. H. Graham. (2005), "Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology", *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519-39. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431.
- Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J. Grytnes, S. P. Harrison, B. A. Hawkins, R. D. Holt, C. M. McCain & P. R. Stephens. (2010), "Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology", *Ecology Letters*, 13: 1310-1324. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x
- Wiley, E.O. (1978), "The evolutionary species concept reconsidered", *Systematic Zoology*, 27: 17-26. Doi, 10.2307/2412809
- Wiley, E. O. (1981), "The metaphysics of individuality and its consequences for systematic biology", *Behav. Brain Sci.*, 4: 302-303. Doi:10.1017/S0140525X00008876
- Wilkins, J. S. (2018), *Species: The Evolution of an Idea*, second edition, Boca Raton, FL: CRC Press.
- Wright, J. (2018). *An Epistemic Foundation for Scientific Realism: Defending Realism Without Inference to the Best Explanation*. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland.
- Zachos, F.E. (2016). *Species Concepts in Biology. Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing Switzerland.

