



## Colaboraciones

### EL CONCEPTO DE ESPECIE. PARTE I

#### INTRODUCCION

Continúa siendo uno de los temas más conflictivos de las Ciencias Naturales, a pesar de que el conocimiento científico ha avanzado notablemente en el campo de la taxonomía y biología evolutiva (Crisci, 1981; Reig, 1983; Wiley, 1978a; Frost y Hillis, 1990; Graybeal, 1995). Wiley (1978a) indica que se han realizado más publicaciones sobre la naturaleza y definición de especie, que de cualquier otro tema de evolución y sistemática. Algunos son muy extensos y detallados, y varios investigadores han dedicado parte de su producción científica a este tema (Cain, 1994; Cole, 1985, 1990; Cracraft 1983, 1987, 1989; Crisci, *op. cit.*; Dobzhansky, 1955; Dobzhansky *et al.*, 1988; Frost y Hillis, *op. cit.*; Frost *et al.*, 1992; Graybeal, *op. cit.*; Mayr, 1940, 1942, 1968, 1992; Simpson, 1961; Sokal, 1973; Sokal y Crovello, 1970; Wiley 1978a y b, 1986).

El objetivo de esta contribución es, en una primera parte, discutir las diferentes definiciones, y en una segunda entrega, brindar ejemplos concretos sobre su aplicación a algunos taxones de ofidios argentinos.

Wiley (1978a) indica que el concepto de especie en sí mismo, puede ser afectado profundamente por el modo en que los especialistas ven su origen. Popper (1968) sostiene que los conceptos y teorías que un investigador mantiene, influyen en la manera en que visualiza los hechos o fenómenos de la naturaleza. Según Sokal (*op. cit.*), existen dos problemas principales: una adecuada definición y su origen, que no están separados, ya que las especies son el resultado del proceso de especiación (Mayr, 1968; Wiley, 1978a y b; Cracraft, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*). Darwin (1859) demostró que en el transcurso del tiempo pueden dar origen a otras (Dobzhansky *et al.*, *op. cit.*). Este proceso es dinámico y complejo, lo que dificulta notablemente su conceptualización.

La especie es considerada por la mayoría de los autores, como la unidad básica en taxonomía, biología evolutiva y ecología. El resto de las categorías taxonómicas (familia, orden, clase, phylum, etc.) son interpretadas como abstracciones (Crisci, *op. cit.*). Sin embargo, su realidad es otro tema conflictivo. La cuestión es, si es una unidad tangible, además de una jerarquía taxonómica (Dobzhansky, *op. cit.*). Se recomienda consultar la excelente discusión de Crisci (*op. cit.*) sobre las posiciones que mantienen los taxónomos denominados **realistas vs. nominalistas**. Los primeros consideran que tiene una entidad natural y existencia objetiva, los segundos sostienen que son ficciones, construcciones utilitarias de la mente humana y, por lo tanto, artificiales. Las dos posturas poseen fundamentos y justificaciones contundentes. Dobzhansky (*op. cit.*) considera que las poblaciones mendelianas o demes, que efectivamente intercambian genes, son objetos espacio-temporales reales. Por ejemplo, algunas especies cosmopolitas poseen poblaciones mendelianas en cada masa continental, porque el intercambio genético entre poblaciones separadas por grandes océanos, es ocasional. Mayr (1968) realiza una defensa detallada de la necesidad de reconocerla como una entidad real. Según Crisci (*op. cit.*) en la diversidad orgánica, existen discontinuidades que son utilizadas por el taxónomo para clasificarlas en categorías

jerárquicas. En muchos casos, son impuestas sobre la diversidad biológica sin una correspondencia real. Como entidad real es la hipótesis más apoyada por varios autores (Huxley, 1965; Mayr, 1968; Wiley, 1978a y b; Cracraft, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*). Crisci (*op. cit.*) la considera como una de las mayores paradojas de la biología, y brinda una perspectiva clara para su resolución, que se sintetiza: según las ideas de Nagel (1953), Simpson (1963, 1964) y Gould (1970) las propiedades del universo pueden clasificarse en inmanentes y configuracionales. Las primeras, son aquellas inalterables de la materia y energía y los procesos que surgen de ella, son eventos no históricos, a pesar de que ocurren a través del tiempo. Las segundas, presentan el estado real del universo o cualquier parte de él en un momento determinado, son históricas y no repetibles. El análisis de la especiación, es principalmente el estudio de hechos históricos, una determinada especie posee propiedades inmanentes, pero es el resultado de un evento configuracional. Por ello, en general, se ha tratado de probar su realidad o ficción como si la diversidad orgánica presentara regularidades de consistencia suficiente como para ser consideradas leyes *universales* a todas las especies que permitan aceptar o rechazar su existencia. La diversidad orgánica, dinámica evolutivamente y configuracional en muchos aspectos, se presenta de tal forma, que dificulta la definición de leyes que reconozcan núcleos de agrupamientos constantes. A modo de síntesis concluye: "En algún sector de la diversidad y en un determinado momento, existen especies con integración reproductiva, mecanismos de aislamiento y flujo génico entre poblaciones. En otro sector, el agrupamiento carece de integración, se hibridan grupos muy dispares, y no existe flujo génico entre poblaciones genéticamente muy parecidas". Probablemente, no es abstracta en tiempos evolutivos, mientras que en los ecológicos puede parecerlo y sólo tener realidad práctica los demes o mendelianas.

Existen numerosas definiciones, algunas relacionados con el nominalismo y el realismo, y otras con las principales escuelas sistemáticas actuales: la evolucionista, la fenética y la filogenética, que han desarrollado y defendido sus propios conceptos, en relación con sus métodos de trabajo (Scrocchi y Domínguez, 1992). Además, dentro de cada posición de pensamiento, existe más de uno (Crisci, *op. cit.*). Actualmente, hay un debate muy intenso desde diversas ópticas, lo que traerá muchos beneficios a la biología evolutiva y sistemática. Se discutirán primero, en mayor detalle, los tres más utilizados en la actualidad, y luego se brindarán, sintéticamente, otros:

**El concepto biológico (BSC):** Nace a principios de siglo, fundamentalmente en oposición al tipológico o morfológico de especie (Frost y Hillis, *op. cit.*; Mayr, 1992), y fue desarrollado por investigadores de la escuela sistemática evolucionista como Huxley, Simpson, Dobzhansky y Mayr (Scrocchi y Domínguez, *op. cit.*). Mayr (1940, 1942, 1968, 1969) fue uno de los que más lo defendió, enunciándolo como **grupo de poblaciones naturales real o potencialmente intercruciables, aislados reproductivamente de otros análogos**. Diversos autores, como Laurent (1972) y Dobzhansky *et al.* (*op. cit.*) se adhirieron al BSC. Los defensores de la escuela evolutiva son los responsables de la gran importancia adquirida por la sistemática dentro de la biología, y muchas de las definiciones desarrolladas por ellos siguen siendo aplicadas (Scrocchi y Domínguez, *op. cit.*). En gran medida, las clasificaciones conocidas son el resultado de los estudios de los representantes de esta escuela y del concepto morfológico utilizado hasta comienzos de este siglo.

En las últimas tres décadas el BSC fue criticado por Ehrlich (1961), Sokal y Crovello (*op. cit.*), Cracraft (1983, 1987, 1989); Frost y Hillis (*op. cit.*). Una idea del nivel de las críticas se visualiza en el siguiente párrafo de Sokal y Crovello (*op. cit.*): "Having decided that the BSC is neither operational

nor heuristic of any practical value, we conclude that the phenetic species as normally is the desirable species concept to be associated with the taxonomic category species, and that the localized biological population may be the most useful unit for evolutionary study". Sus principales críticas son: a) Resulta poco operacional y práctico (Sokal y Crovello, *op. cit.*) porque existe escasa información sobre las potencialidades reproductivas entre poblaciones y las especies biológicas, la mayoría de las veces están delimitadas por caracteres morfológicos (Cain, *op. cit.*; Frost y Hillis, *op. cit.*). b) Puede ser evaluado solamente en las poblaciones simpátridas. Mayr (1992) indica que la norma para reconocer especies biológicas es la no existencia de reproducción entre dos que coexisten. El hecho de no registrar hibridación en las zonas de simpatría, es un indicio indirecto de que no existe intercambio genético, y por lo tanto, hay aislamiento reproductivo. Las poblaciones alopatridas, no pueden ser evaluadas en este sentido (Cracraft, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*), ya que es muy difícil tener pruebas del hecho de compatibilidad reproductiva (no meramente gamética). Para resolver esto, Mayr (1968) desarrolló el concepto multidimensional y politípica, que en poblaciones separadas deben ser clasificadas como conespecíficas si ellas fueron peritadas como reproductivamente compatibles, o si potencialmente podrían serlo. Si se pudiera realizar un experimento de interfertilidad, se podría presumir intuitivamente que la compatibilidad reproductiva entre poblaciones, debería ser una medida razonablemente buena de relación evolutiva. Esta creencia no está sostenida por datos, e incluso existen hechos que contradicen esta hipótesis. En el complejo *Rana pipiens*, algunas de las especies más distantes presentan una alta compatibilidad gamética en experimentos de hibridación artificial, que en contraposición, está bien desarrollada en algunas especies más estrechamente correlacionadas filogenéticamente (Hillis, 1988). Wallace y Willis (1994), en una detallada revisión sistemática sobre los corales marinos del género *Acropora*, testaron los diferentes conceptos, observando que las discontinuidades morfológicas reconocidas como límites específicos por la taxonomía, no son siempre asociadas con barreras interreproductivas, por lo que la norma del BSC (aislamiento reproductivo en simpatría) no brinda resultados inequívocos. Existe una amplia hibridación en los corales, que estos autores consideran como una fuente evolutiva nueva, proveyendo la base para una rápida especiación, aunque en ciertas condiciones, esto podría tener el efecto contrario retardando la divergencia entre linajes evolutivos. Además, la hibridación contribuiría a la alta variabilidad morfológica, característica de algunos. El propio Mayr (1968, 1992) reconoce las limitaciones y dificultades que tiene el BSC en estos puntos, indicando que en las plantas, la existencia de la poliploidía, la apomixis, la hibridación y otras desviaciones de la reproducción sexual, son suficientemente frecuentes como para hacer ilusoria su aplicación. Cracraft (1983, 1987 y 1989) realiza críticas claras y ejemplificadas; argumenta que las especies son el efecto del proceso de especiación diciendo: *Species are speciated*. Desde esta perspectiva, una teoría de especiación tiene como entidades de unidad a las especies (que deben ser consideradas reales), por lo que no pueden ser arbitrariamente delimitadas, como ocurre a veces cuando se aplica el BSC. Además, expresa que en numerosas oportunidades las biológicas no son entidades que resultan del proceso de especiación. Cracraft (1989) sostiene que las politípicas pueden ser construcciones taxonómicas no evolutivas y sería, en esencia, concebir a las poblaciones poco diagnosticables en sus caracteres como subespecies. En herpetología neotropical se ha abusado del concepto de subespecie en el sentido que lo indican Cracraft (1989) y Frost y Hillis (*op. cit.*). La mayoría de las poblaciones alopatridas, aunque hayan divergido significativamente, son generalmente tratadas como subespecies sin que se haya probado su interfertilidad. Un ejemplo claro en el género *Epicrates* con dos formas en Argentina: *E. cenchria alvarezii* y *E. cenchria crassus*, del Chaco seco y de las selvas paranaenses, respectivamente. Estas poblaciones son alopatridas y no presentan área de

contacto, diferenciándose por caracteres de lepidosis y coloración notables. Estos taxones han divergido evolutivamente, y no se tienen pruebas de su interfertilidad *potencial* (otro ejemplo se brindará en detalle en la próxima entrega con las *Liophis* del grupo *miliaris*). Los autores que desarrollaron el BSC crearon numerosas categorías jerárquicas para encajar los fenómenos del proceso de especiación: las superespecies, semiespecies, especies monotípicas, especies polítípicas, cenoespecies, ecoespecies y las mismas subespecies. Definiciones de estas categorías se pueden consultar en Dobzhansky (*op. cit.*), Mayr (1968), Laurent (*op. cit.*), Dobzhansky *et al.* (*op. cit.*) y Cain (*op. cit.*). Este último afirma que estas jerarquías no pueden ser conclusivamente demostradas. En la literatura sistemática de serpientes, se observa que las especies se identifican muchas veces por caracteres morfológicos. La distancia de diferencia que existe entre estos caracteres puede ser subjetiva, y diferentes autores interpretarlas de distinta manera. Muchos de ellos que dicen utilizar el BSC, en realidad, están empleando un criterio puramente morfológico, basado más en las discontinuidades de la naturaleza, que en las relaciones evolutivas entre los animales bajo estudio (Wiley, 1978a; Frost y Hillis, *op. cit.*). c) Los casos de especiación incompleta son también uno de los cuestionamientos más válidos. d) El hecho de que los organismos con reproducción uniparental no pueden ser incluidos en la definición es otro de los puntos criticados (Wiley, 1978a; Crisci, *op. cit.*; Cain, *op. cit.*).

**El concepto filogenético (FSC):** Fue desarrollado por la escuela de sistemática filogenética, con origen en la obra de Hennig (1966). No incluye, necesariamente, la idea de aislamiento reproductivo. El FSC fue enunciado por Rosen (1978), Cracraft (1983, 1987, 1989), De Queiroz y Donoghue (1988, 1990), Nixon y Wheeler (1990), y discutido por Frost y Hillis (*op. cit.*) y Davis y Nixon (1992) en cuanto a sus alcances y posibilidades de aplicación. Nixon y Wheeler (*op. cit.*) enuncian el FSC como **la más pequeña agregación de poblaciones (sexual) o linajes (asexual) diagnosticable por una única combinación de estados de carácter en individuos comparables (semaforontes)**. Las especies son definidas filogenéticamente diciendo que son las poblaciones o muestras perceptibles más pequeñas con un conjunto único de caracteres (según Frost y Hillis, *op. cit.*). Rosen (*op. cit.*) restringió esta definición geográficamente, indicando que son poblaciones diagnosticadas por una o más apomorfias. Cracraft (1983) retuvo el FSC como **el grupo más pequeño de organismos individuales diagnosticables dentro del cual hay un modelo parental de ancestro-descendiente**. Pone énfasis en que las especies tienen que ser diagnosticables mediante metodologías claras y objetivas, y por estados de caracteres reales; además deben ser coherentes con hipótesis filogenéticas o con la historia evolutiva del grupo. Los seguidores de esta definición sostienen que muchas de las subespecies alopátricas son en realidad especies válidas, si son diagnosticables. Es una definición más operativa que el BSC, aunque como indican Frost y Hillis (*op. cit.*) cualquier concepto posee dificultades operacionales. La preocupación práctica que existe sobre la aplicación del FSC, es que se produciría un gran aumento en el número de especies (Cracraft, 1983, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*).

La principal crítica realizada al concepto filogenético por Frost y Hillis (*op. cit.*) es que su aplicación podría asignar el rango de especie a componentes o poblaciones extremadamente transitorias como los demes, si estas son diagnosticables por análisis de caracteres e investigaciones geográficas, lo que posiblemente sea muy reduccionista.

**El concepto evolutivo (ESC):** Tuvo origen en la definición de Simpson (1961) y fue puesto en vigencia y modificado por Wiley (1978a), quien enuncia: **Una especie es un linaje de poblaciones ancestro-descendiente de organismos particulares que mantiene su identidad de otros linajes**

**similares y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destinos históricos.** Wiley (1978a) considera que es aplicable a un amplio rango de situaciones, y que está en relación con los conocimientos evolutivos. Para este autor cualquier definición adoptada debería cumplir con los siguientes requisitos: a) Tener validez universal. Esto debería reflejarse en la aplicabilidad a las especies a través del tiempo (pasado y presente), a organismos sexuales o asexuales, a plantas o animales. b) Hacer posible la formulación de una hipótesis sobre si un grupo particular de organismos están comprendidos en una especie en particular. Esta hipótesis debe ser en principio, testable. c) Ser factible como una entidad espacial, temporal, genética, epigenética, ecológica, fisiológica, fenética y comportamental. d) Detallar claramente que tipos de orígenes son posibles y cuáles no. Este último rol es esencial para la testabilidad concepto en sí mismo, porque si lo permite, todo es científicamente inútil (Popper, *op.cit.*).

Wiley (1978a) brinda una opinión muy equilibrada sobre el *operacionalismo* y el concepto de especie. Algunos autores como Sokal y Crovello (*op. cit.*) y Sokal (*op. cit.*) argumentan que debe ser operacional dentro del contexto de las escuelas filosóficas expuestas por Bridgmann (1945). Sin embargo, Hull (1968) indica que el operacionalismo puro no es posible en ciencia y que los conceptos de especie no tienen que tener conformidad con esta filosofía para ser científicos. Según Wiley (1978a) es deficiente porque sus definiciones son circulares, o porque falla en cumplir su meta de conjunto de separador de las formas de conocimiento significativo del sin sentido. Si las definiciones se estropean de esta manera, entonces, puede haber poca justificación para criticar los conceptos porque no son operacionales.

El evolutivo tiene los siguientes corolarios (Wiley, 1978a): a) Todos los organismos pasados y presentes corresponden a alguna especie evolutiva. b) El aislamiento reproductivo debe ser lo suficientemente efectivo para permitir el mantenimiento de la identidad de otros linajes contemporáneos (incluye la premisa del BSC). c) La distinción morfológica de una especie no es necesaria (las gemelas o crípticas) (Mayr 1968) no se pueden distinguir morfológicamente, excepto mediante estudios muy minuciosos. Existen varios casos en las ranas argentinas como *Leptodactylus gracilis* y *L. geminus* (Scrocchi y Lavilla, 1986), o las del género *Physallaemus*. d) No presume que un linaje único puede subdividirse. Frost y Hillis (*op. cit.*) lo analizan e introducen algunas modificaciones, diciendo que cuando se aplica el ESC deben tenerse en cuenta las siguientes premisas: a) debería ser consistente con la historia filogenética. b) Ser lógicamente aplicable tanto a poblaciones uniparentales como biparentales. c) Ser lógicamente aplicable a poblaciones alopatridas, parapátridas y simpátridas.

Smith (1990) opina que el ESC expresado por Wiley (1978) sumado al análisis de Frost y Hillis (*op. cit.*) brinda un verdadero *concepto universal de especie* que incluye al BSC.

El ESC, en la actualidad, es aceptado por algunos evolucionistas por originarse en el concepto de Simpson (1961), y por seguidores de la escuela filogenética. No representa el extremo de la operacionalidad del FSC, ni posee los defectos por los que el BSC fue duramente criticado. Fundamentalmente, posibilita la generación de hipótesis evolutivas verificables sobre los organismos en estudio. El número de trabajos herpetológicos que utilizan el ESC es creciente, y a veces, ha llevado a controversias. Collins (1991) propone elevar a nivel específico a 55 subespecies de herpetozoos norteamericanos alopatridos, lo que es refutado por Van Devender *et al.* (1992) y Montanucci (1992), y defendido por Frost *et al.* (1992) y Collins (1992). La aplicación del ESC también provocaría un aumento en el número de especies (Cracraft, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*), aunque muchas subespecies definidas dentro de clines por la regla del 75 %, no serían aceptadas como unidades evolutivas por los seguidores del FSC y ESC, quienes las consideran monotípicas por su arbitrariedad de definición (Frost y Hillis, *op. cit.*). Este incremento no es visto como un problema o como un argumento científico válido que justifique la manutención de la taxonomía trinomial y del BSC (Cracraft, 1989; Frost y Hillis, *op. cit.*; Frost *et al.*, *op. cit.*). Estos últimos indican que el ESC brindaría estimaciones más precisas sobre la

biodiversidad ya que las unidades definidas serían, con alta probabilidad, linajes evolutivos.

**El concepto agámico:** Fue definido como un **conjunto de poblaciones con reproducción uniparental** (Cain, *op. cit.*). Según Crisci (*op. cit.*) es un complemento del BSC. Poco utilizado en la literatura, es una definición solo aplicable a una parte minoritaria de la biodiversidad, como lo son las poblaciones uniparentales.

**El concepto de selección:** Es un sistema de individuos y poblaciones genéticamente similares, que se mantienen como una unidad cohesiva, a causa de un conjunto de presiones de selección, que balancean las fuerzas desorganizadoras impuestas por los factores ambientales, mutación o recombinación génica (Slobodochikoff, 1976). Tiene evidentes problemas operacionales: como definir *unidad cohesiva*, por otra parte le da un rol preponderante a la selección en la definición y se conoce que los mecanismos de especiación, incluyen otros factores también importantes (Dobzhansky *et al.*).

**El concepto económico:** Ghiselin (1974) lo publicó en su trabajo *Una solución radical al problema de la especie*. No obstante, estuvo lejos de cumplir con los objetivos del título, ya que fue poco considerada y aplicada en biología. Se enuncia como **la más amplia unidad en la economía natural, en la cual existe competición reproductiva entre sus miembros**. Uno de sus aportes fue la idea de la especie como una entidad real. Tiene claras dificultades operativas, sobre como determinar la competencia reproductiva (Crisci, *op. cit.*), y todos los problemas adjudicados al BSC por dar desmedida relevancia a la compatibilidad reproductiva.

**El concepto ecológico:** Desarrollado por Van Valen (1976) se enuncia como: **un linaje o conjuntos de linajes que evoluciona separadamente de otros y ocupa una determinada zona adaptativa**. Crisci (*op. cit.*) lo define como: **una especie ocupa un determinado nicho ecológico, diferente al de las otras**. Posee dificultades de aplicación ya que no existen definiciones operativas de nicho ecológico o zona adaptativa. En general, pocos taxónomos y evolucionistas lo han aplicado.

**El concepto morfológico:** **Conjunto de individuos similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros por discontinuidades morfológicas** (Crisci, *op. cit.*). Cain (*op. cit.*) dice que incluye a todas las especies que están definidas solamente por evidencia morfológica. En realidad, muchos de los taxones actuales están establecidos por ésta, aunque se debe tener en cuenta cuando se evalúan las discontinuidades morfológicas los criterios evolutivos y teorías de especiación. Según Mayr (1968), dominó la taxonomía durante los siglos XIX hasta comienzos del XX, perdiendo terreno constantemente. Tiene relación con el concepto tipológico basado en el *eidós* de la filosofía platónica, y plantea que esa esencia es inmutable. La variación era explicada como imperfecciones en la copia del tipo. Fue profundamente criticado por la mayoría de los autores. Sin embargo, actualmente muchas son definidas con este criterio. Posee dificultades evidentes en cuanto a conocer que grado de diferencia determina una especie y por llevar implícita la idea de que no cambian en el tiempo. No es necesario considerar y conocer las relaciones evolutivas de los organismos estudiados, lo que puede ocasionar errores profundos, tales como, describir varias a partir de una sola polimórfica. Las especies gemelas o crípticas difícilmente pueden ser diferenciadas por su morfología, siendo su existencia una de las mayores limitantes del concepto.

**El concepto fenético:** Desarrollado por la escuela sistemática feneticista se expresa como: **Grupo de poblaciones fenéticamente similares (en muchos tipos de caracteres: morfológicos, etológicos, químicos, etc) cuyos límites se establecen por una evaluación numérica** (Sokal, *op. cit.*). Surgió con el auge de la taxonomía numérica. Es en esencia, morfológico y puede llevar a errores. Además, posee dificultades para establecer a que magnitud de discontinuidades se deben delimitar las especies y no se ha llegado a un acuerdo sobre que técnicas deben utilizarse (Crisci, *op. cit.*).

**El concepto paleontológico:** esta categoría incluye a **todas las especies conocidas en intergradación con series cronológicas** (Cain, *op. cit.*). Serían aquellos registros fósiles detallados, como *Micraster*. Tiene el inconveniente de que la delimitación es subjetiva en estas series.

**El concepto pragmático:** enunciado como **el grupo más pequeño de organismos consistentes y persistentes, distintos de otros y distinguibles por medios ordinarios** (Cronquist, 1978). Se critica su difícil aplicación por su ambigüedad.

## CONSIDERACIONES FINALES

Resulta este un tema apasionante y de síntesis, que debe ser observado desde diversas ópticas y disciplinas. Tanto la Epistemología como la Biología desde sus diversas ramas (Evolución, Ecología, Biogeografía, Sistemática, Genética, Biología Molecular y Etología) pueden aportar mucho a la resolución del problema de la realidad de la especie y a la obtención de un concepto adecuado que lleve a la construcción de un conocimiento más preciso sobre el complejo proceso evolutivo generador de la maravillosa diversidad biológica, que tantas posibilidades de asombro nos brinda.

## REFERENCIAS

- Bridgmann, P. W. 1945.** Some general principles of operational analysis. *Psychol. Rev.*, 52: 246-249.
- Cain, A. J. 1994.** Animal species and their evolution. *Princeton University Press*, Princeton, New Jersey.
- Cole, L. C. 1985.** Taxonomy of partenogenetic species of hybrid origin. *Syst. Zool.*, 34 (3): 359-363.
- Cole, L. C. 1990.** When is an individual not a species?. *Herpetologica*, 46 :104-108.
- Collins, J. T. 1991.** Viewpoint: A new taxonomic arrangement for some North American amphibians and reptiles. *Herpetol. Rev.*, 22: 42-43.
- Collins, J. T. 1992.** The evolutionary species concept: A reply to Van Devender *et al.* and Montanucci. *Herpetol. Rev.*, 23: 43-46.
- Cracraft, J. 1983.** Species concepts and speciation analysis. Pp. 159-187. En: R. F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology*, I. *Plenum Press*, New York.
- Cracraft, J. 1987.** Species concepts and the ontology of evolution. *Biol. Philos.*, 2: 329-346.
- Cracraft, J. 1989.** Species concepts and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28-59. En: D. Otte y J. A. Endler. *Speciation and its consequences*. *Sinauer, Assoc., Inc.*, Sunderland, Massachusetts.



- Crisci, J. V. 1981.** La especie: realidad y conceptos. *Symposia, VI Jornadas Argen. Zool.*, : 21-32.
- Cronsquitt, A. 1978.** Once again, what is a species?. *Symp. Agricult. Res.*, 2: 3-20.
- Darwin, C. 1859.** On the origin of Species by means of Natural Selection (6th ed., 1972). Murray, London.
- Davis, J. Y. y K. C. Nixon. 1992.** Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Zool.*, 41: 421-435.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue. 1988.** Phylogenetic systematic and species revisited. *Cladistic*, 4: 316-338.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue. 1990.** Phylogenetic systematic and species revisited. *Cladistic*, 6: 83-90.
- Dobzhansky, T. 1955.** Genética y el origen de las especies. *Ed. Ibys*. Madrid.
- Dobzhansky, T.; F. J. Ayala; G. L. Stebbins y J. W. Valentine. 1988.** Evolución. *Ed. Omega*. Barcelona.
- Ehrlich, P. R. 1961.** Has the biological species concept outlived its usefulness?. *Syst. Zool.*, 10: 167-176.
- Frost, D. R. y D. M. Hillis. 1990.** Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica*, 46: 87-104.
- Frost, D. R.; A. G. Kluge y D. M. Hillis. 1992.** Species in contemporary herpetology: Comments on phylogenetic inference and taxonomy. *Herpetol. Rev.*, 23: 46-54.
- Ghiselin, M. T. 1974.** A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.*, 23: 536-544.
- Gould, S. J. 1970.** Dollo on Dollo's Law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.*, 3: 189-212.
- Graybeal, A. 1995.** Naming species. *Syst. Zool.*, 44: 237-250.
- Hennig, W. 1966.** Elementos de una sistemática filogenética. *Eudeba*. 353 p.
- Hillis, D. M. 1988.** Systematic of the *Rana pipiens* complex: Puzzle and paradigm. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 39-63
- Hull, D. L. 1968.** The operational imperative sense and nonsense in operationalism. *Syst. Zool.*, 17: 438-457.
- Huxley, J. 1965.** La evolución. Síntesis moderna. *Ed. Losada*. 593 p.
- Laurent, R. F. 1972.** La especiación. *Miscelanea 44. Fundación Miguel Lillo*, Tucumán. 111 p.
- Mayr, E. 1940.** Speciation phenomena in birds. *Am. Nat.*, 74: 249-278.
- Mayr, E. 1942.** Systematic and the origin of species. *Columbia University Press*, New York.
- Mayr, E. 1969.** Principles of systematic zoology. *McGraw-Hill*. New York.
- Mayr, E. 1968.** Especies animales y evolución. *Ed. Universidad de Chile, Ed. Ariel*, S. A. 808 p.
- Mayr, E. 1992.** A local flora and the biological species concept. *Am. J. Bot.*, 79 (2): 222-238.
- Montanucci, R. R. 1992.** Commentary on a proposed taxonomic arrangement for some North American amphibians and reptiles. *Herpetol Rev.*, 23: 9-10.
- Nagel, E. 1953.** The logic of historical analysis. Pp. 688-700. En: H. Feigl y M. Brodbeck. Readings in the Philosophy of Science. *Appleton Century Crofts*. New York.
- Nixon, K. C. y Q. D. Wheeler. 1990.** An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistic*, 6. 211-223.
- Popper, K. R. 1968.** The logic of scientific discovery. *Herper Torch Brooks*. New York.



- Reig, O. A. 1983.** Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. *Informe final IX Congr. Latinoamer. Zool.* Perú: 37-57.
- Rosen, D. E. 1978.** Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 159-188.
- Scrocchi, G. J. y E. O. Lavilla. 1986.** Caracteres para la identificación de las especies crípticas *Leptodactylus gracilis* y *Leptodactylus geminus* (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 44: 93-95.
- Scrocchi, G. J. y E. Domínguez. 1992.** Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía. *Opera Lilloana* 40: 1-120.
- Slobodochikoff, C. N. (ed.). 1976.** Concepts of species. *Dowden, Hutchinson and Ross, Inc.* Stroudsburg.
- Simpson, G. G. 1961.** Principles of animal taxonomy. *Columbia University Press.* New York..
- Simpson, G. G. 1963.** Historical Science. Pp. 24-48. En: *C. Albritton (ed.) The fabric of geology.* Reading: Addison-Wesley.
- Simpson, G. G. 1964.** The view of life. *Columbia University Press.* New York.
- Smith, H. M. 1990.** The universal species concept. *Herpetologica*, 46: 122-124.
- Sokal, H. M. 1973.** The species problem reconsidered. *Syst. Zool.*, 22: 360-374.
- Sokal, R. R. y T. J. Crovello. 1970.** The biological species concepts: A critical evaluation. *Am. Nat.*, 104: 127-153.
- Van Devender, T. R., C. H. Lowe, H. K. McCrystal y H. E. Lawler. 1992.** Viewpoint: Reconsider suggested systematic arrangements for some North American amphibians and reptiles. *Herpetol. Rev.*, 23: 10-14.
- Van Valen, L. 1976.** Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon*, 25: 233-239.
- Wallace, C. C. y B. L. Willis. 1994.** Systematics of the coral genus *Acropora*: Implications of new biological findings for species concept. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 237-262.
- Wiley, E. O. 1978a.** The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27: 17-26.
- Wiley, E. O. 1978b. Is the evolutionary species fiction?. A consideration of classes, individuals, and historical entities. *Syst. Zool.*, 29: 76-80.
- Wiley, E. O. 1986.** La sistemática en la revolución darwiniana. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso*, 17: 25-31.

*Alejandro Raúl Giraudo*