

teorema

Vol. XXXVIII/1, 2019, pp. 5-23

ISSN 0210-1602

[BIBLID 0210-1602 (2019) 38:1; pp. 5-23]

Especiación y esencialismo biológico intrínseco

Julio Torres Meléndez

ABSTRACT

I argue that Devitt's thesis according to which the Biological Species Concept requires an essentialist answer to the problem of identity is inconsistent with current models of speciation. These models refute intrinsic biological essentialism (IBE), because they split the causal explanation of the structural properties of a species from the criterion of identity. IBE can also be empirically contrasted. There are cases of parallel speciation that refute the prediction that can be obtained from IBE according to which there should always be an inversely proportional relationship between genetic closeness and reproductive isolation.

KEYWORDS: *Essentialism, Biological Species Concept, Genetic Species Concept, Mayr, Devitt.*

RESUMEN

Argumento que la tesis de Devitt, según la cual el Concepto Biológico de Especie requiere una respuesta esencialista al problema de la identidad, es inconsistente con los actuales modelos de especiación. Estos modelos refutan al esencialismo biológico intrínseco (EBI), pues escinden la explicación causal de las propiedades estructurales de una especie de su criterio de identidad. El EBI puede ser también contrastado empíricamente. Existen fenómenos de especiación paralela que refutan la predicción que se puede obtener del EBI según la cual debería existir siempre una relación inversamente proporcional entre cercanía genética y aislamiento reproductivo.

PALABRAS CLAVE: *esencialismo, concepto biológico de especie, concepto genético de especie, Mayr, Devitt.*

I. INTRODUCCIÓN

La discusión acerca de si la teoría darwiniana es consistente con el pensamiento esencialista se ha centrado en la cuestión acerca de cómo los distintos conceptos de especie excluyen o no una interpretación esencialista [Griffiths (1999), Okasha (2002), Ereshefsky (2010b), Dupré (2012)] y también, aunque con menor frecuencia, en la lógica poblacional de la explicación evolucionista [Mayr (1966), Sober (1980), Ereshefsky y Matthen (2005)]. Ernst Mayr, al parecer, orientó originalmente esta dis-

cusión en esa dirección cuando mostró que el concepto tipológico de especie, un concepto esencialista basado en el grado de divergencia morfológica entre las especies, era incompatible con la teoría evolucionista y que por esto debía ser desplazado por el concepto de las especies como “grupos de poblaciones naturales real o potencialmente intercruzables, aisladas reproductivamente [...]” [Mayr (1966), p. 19; cf. Mayr (1940) y Dobzhansky (1935)]. Este es el Concepto Biológico de Especie (CBE) que Theodosius Dobzhansky y el mismo Mayr contribuyeron a fundamentar teóricamente. Sin embargo, el argumento anti-esencialista de Mayr supuso no solo un nuevo concepto de especie, sino también una nueva explicación del origen de las especies. Ignorar esto ha conducido a Michael Devitt a atribuir, sorprendentemente, al mismo Mayr un cierto grado de compromiso esencialista respecto de la naturaleza de las poblaciones que son identificadas por medio del CBE [Devitt (2008), p. 371]. Devitt ha desarrollado una argumentación para sostener que el CBE puede responder a la cuestión acerca de qué hace que un determinado taxón sea identificado como una especie y no, por ejemplo, como una subespecie o un género (*el problema de la categoría*), aunque no puede responder por qué un determinado individuo tiene los rasgos que tiene y por qué pertenece a un determinado taxón (*el problema del taxón*) [Devitt (2008), p. 357]. En este último caso se trata de una cuestión acerca de las propiedades de esos organismos que determinan, en gran medida, sus propiedades fenotípicas intrínsecas y relacionales; mientras que en el primer caso se trata de una cuestión acerca de la naturaleza de estas propiedades relacionales. De acuerdo con Devitt un concepto relacional de especie, como el CBE, requiere ser suplementado con una concepción esencialista que se comprometa con la existencia de propiedades intrínsecas, de naturaleza genética, que proporcione no solo una explicación micro-estructural de los rasgos de los organismos, sino que proporcione también una respuesta a la pregunta por la identidad de la especie [Devitt (2008), p. 363]. La estrategia del nuevo esencialismo intrínseco en biología no consiste entonces, al menos para Devitt, en proponer, o en apoyarse, en un concepto alternativo de especie en base a propiedades genéticas, sino más bien en mostrar una supuesta precariedad de los conceptos relacionales de especie para proporcionar criterios de identidad a partir de propiedades tales como el aislamiento reproductivo o la relación ancestro-descendiente [Devitt (2005), Devitt (2008), Dumsday (2012)]. Pero ese concepto genético de especie (CGE) se ha propuesto efectivamente y Devitt se compromete con él aunque no pretenda formularlo de manera explícita. Mostraré que su posición se clarifica si se

examina también la viabilidad de ese concepto. Confrontaré la tesis de Devitt exclusivamente con el CBE por razones de espacio pero también porque Devitt le dedica especial atención. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que los otros conceptos relacionales de especie también requerirían apoyarse en esencias intrínsecas desde el punto de vista del esencialismo biológico intrínseco (EBI).

Argumentaré que la tesis de Devitt acerca de la necesidad de suplementar el CBE con una respuesta esencialista al problema de los *taxa* se funda tanto en una incomprensión de la tesis histórica de Mayr acerca de los procesos de especiación como también de los actuales modelos de especiación que, en general, rechazan el modelo de Mayr pero que, sin embargo, aceptan versiones corregidas del CBE. No se ha advertido que la misma naturaleza de la gran mayoría de los procesos de especiación hasta ahora conocidos refuta el EBI, pues escinden la explicación causal de los rasgos estructurales de una especie de su criterio de identidad proporcionado por los mecanismos o barreras de aislamiento en la reproducción [Mayr (1966), Coyne y Orr (2004), Nosil (2012), Pincheira-Donoso (2012)]. Quienes se han ocupado de responder al desafío de Devitt han ignorado esta dimensión del problema [Barker (2010), Ereshefsky (2010b), Magnus (2012), Slater (2013)]. En general estos críticos han apoyado sus argumentos en la variabilidad genética intrapoblacional. Pero de hecho esta variabilidad no ha sido obstáculo para que los biólogos puedan discernir, en el genoma de las poblaciones, secciones de ADN que permiten identificar a un organismo individual y también a una especie. Por mi parte, sobre la base del concepto de distancia genética, usado para establecer justamente el grado de diferencia genética entre especies, argumento que la propiedad relacional del aislamiento reproductivo no es metafísicamente dependiente como cree Devitt de las propiedades intrínsecas de naturaleza genética y que, por tanto, la identidad de la especie no es proporcionada por esas propiedades genéticas aunque ellas puedan servir para *detectarla* en muchos casos.

II. DOS PRINCIPIOS QUE DEFINEN AL EBI

La razón principal que proporciona Devitt para sostener que tanto los organismos como las especies poseen esencias micro-estructurales tiene relación con la identificación de un fundamento apropiado para nuestras generalizaciones acerca de la morfología, la fisiología y el comportamiento de individuos que forman parte de grupos biológicos [Devitt

(2008), p. 352]. Devitt asume que esas propiedades intrínsecas no solo explican las diferencias fenotípicas entre individuos, sino que explican también la identidad de la especie. Independientemente de cómo esas propiedades micro-estructurales se hayan adquirido en la historia de la especie, ellas cumplen de hecho esa doble función. Los conceptos relacionales de especie, como el CBE, nos pueden decir qué tipo de propiedad relacional hace de un organismo parte de una especie, pero no nos dice qué hace que ese organismo, por ejemplo, sea un tigre o sea un león [Devitt (2008), p. 364]. La situación explicativa del CBE, dice Devitt, es análoga a una explicación de qué es para un grupo de objetos ser, por ejemplo, herramientas y no juguetes. Esta explicación, sin embargo, no nos dice qué es para un objeto de este tipo ser, por ejemplo, un martillo y no un serrucho [Devitt (2008), p. 360]. Suponemos que, aunque no existan propiedades intrínsecas que distingan herramientas de juguetes, sí hay una explicación relacional que hace esta distinción. La explicación intrínseca o estructural sería, sin embargo, ineludible en la distinción entre un martillo y un serrucho. Si la analogía de Devitt es apropiada y el CBE, al igual que los otros conceptos relacionales de especie, no proporciona ninguna explicación estructural semejante, ¿de dónde surge entonces la respuesta a la pregunta acerca de la identidad biológica tanto individual como específica? La respuesta es que surge de una explicación micro-estructural, genética básicamente, de los rasgos de los individuos involucrados. Los conceptos relacionales de especie deben ser suplementados, según Devitt, con un compromiso con esencias intrínsecas de naturaleza genética. La tesis del esencialismo biológico intrínseco podría entonces sintetizarse en dos principios que Devitt aceptaría, de acuerdo con mi punto de vista, de manera explícita. Me propongo mostrar la falsedad de ambos principios. Se trata de los siguientes:

PRINCIPIO EPISTÉMICO: De la identificación de los rasgos micro-estructurales de una especie *S* se sigue analíticamente la determinación de la identidad de *S*.

PRINCIPIO METAFÍSICO: Necesariamente, los rasgos micro-estructurales de un organismo *a* determinan que posea la propiedad relacional que lo hace parte de *S* y no de otra especie distinta.

Dado que Devitt no se cuestiona la posibilidad de la separación entre rasgos micro-estructurales e identidad biológica, y dado que la determinación de esos rasgos micro-estructurales es exactamente la determinación de la identidad, asumo que la relación que establece el Principio

Epistémico es una relación meramente analítica: la proposición de que determinados rasgos micro-estructurales pertenecen a S es solo una manera de expresar la identidad de S. De esto se seguiría, sorprendentemente, que la determinación de las propiedades genómicas de un ejemplar biológico podría producir por sí misma el *descubrimiento* de una nueva especie. En el pensamiento biológico podría encontrarse algún respaldo para este principio cuando se ha hecho una interpretación fuerte de la imagen del *código de barras* de ADN que se ha usado para hacer referencia a una secuencia de ADN mitocondrial, el gen citocromo oxidasa subunidad 1 (CO1), que en los animales constituye un indicador estandarizado de distancia genética interespecífica [cf. Blaxter (2004)]. Supuestamente el gen CO1 (u otra pequeña sección del genoma que sea apropiada) podría cumplir una función análoga a la que cumplen los códigos de barras de los productos en un supermercado. El código de barras de ADN es una codificación que contendría la identidad de una especie como el código de barras universal contiene la identidad de una mercancía [Hebert *et al.* (2003), p. 313]. No examinaré aquí esta analogía pero evidentemente si el Principio Epistémico es falso como argumentaré, entonces la interpretación fuerte de la imagen del código de barras de ADN no puede ser correcta.

El Principio Metafísico, en cambio, captura la conexión que quiere establecer Devitt entre la *cuestión de los taxa* y la *cuestión de la categoría*, es decir, entre el hecho de que un individuo tenga determinados rasgos micro-estructurales que determinan su identidad y el hecho de que ese individuo tenga las propiedades relacionales por medio de las cuales los conceptos de especie lo atribuyen a una determinada categoría. Esta conexión puede quedar oscurecida por la afirmación que hace Devitt según la cual el EBI tiene que ver con el problema de los *taxa* y, en cambio, los conceptos relacionales de especie tienen que ver con el problema de la categoría [Devitt (2008), p. 358]. Pero Devitt no afirma esto porque piense que no hay una relación de dependencia causal entre propiedades intrínsecas y propiedades relacionales, sino porque, de acuerdo con su punto de vista, el CBE no dice nada acerca de qué es lo que identifica a una determinada especie, pues “no dice nada acerca de lo que constituye su esencia” [Devitt (2008), p. 361]. Pero una vez que sabemos qué constituye su esencia obtenemos una explicación causal de la propiedad relacional mediante la cual el CBE, y otros conceptos relacionales, hacen las identificaciones categoriales correspondientes. Devitt asume como una tesis general que las propiedades relacionales carecen de poder explicativo y, específicamente, respecto de las propiedades relacionales en las que se apoyan los conceptos de especie, como el CBE, sostiene que son “me-

tafísicamente inútiles” [Devitt (2008), p. 362]. Tienen “utilidad epistémica”, sirven para la clasificación, pero la explicación de la naturaleza de los grupos que identifican la proporcionan propiedades intrínsecas de carácter genético. De ahí que sostenga Devitt que el EBI “tiene que ver con la naturaleza de un grupo cualquiera sea la categoría bajo la que cae” [Devitt (2008), p. 360]. El Principio Metafísico pretende capturar sintéticamente esta relación de dependencia metafísica que establece Devitt entre las propiedades relacionales de una especie y las propiedades intrínsecas.

¿Qué tipo de conexión puede establecerse entre los principios epistémico y metafísico? Mi propuesta es que se requieren de ambos principios para tener una genuina concepción esencialista acerca de la naturaleza de las especies. De la conjunción de ambos principios surge la tesis según la cual causalidad genética e identidad estarían atadas metafísicamente tal como lo estarían las propiedades microestructurales de un elemento químico y su identidad. Devitt asume correctamente que una tesis verdaderamente esencialista debe sostener que las propiedades esenciales proporcionan no solo una explicación de las propiedades estructurales de un género natural, sino que también deben constituir su criterio de identidad [cf. Tahko (2015) y Ereshefsky (2010b)]. Una tesis alternativa, aunque respecto del esencialismo relacional acerca de las especies, la sostiene Samir Okasha. De acuerdo con Okasha no hay razones *a priori* para que una propiedad esencial relacional tenga tanto una función causal como una función *semántica* (es decir, que determine identidad) [Okasha (2002), p. 203]. En la sistemática filogenética esas propiedades relacionales cumplen, según Okasha, la función semántica pero no la causal. No discutiré aquí esta tesis, pero sostendré que las propiedades intrínsecas de las especies se comportan asimétricamente: cumplen la función causal, pero no la semántica.

III. PRINCIPIO METAFÍSICO Y MODELOS DE ESPECIACIÓN

Mayr argumentó, en contra del pensamiento tipológico, que las diferencias morfológicas no pueden constituir la esencia de una especie, pues ellas son un subproducto de la diferencia genética entre poblaciones, diferencia que, a su vez, se explica por el aislamiento en la reproducción que permite que las *fuerzas* evolutivas actúen de manera independiente en poblaciones hermanas (es decir, poblaciones escindidas a partir de un ancestro común inmediato) [Mayr (1966), p. 31]. Las diferencias morfológicas no son la causa de aislamiento reproductivo, sino su efecto. De manera si-

métrica, exceptuando los singulares casos de especiación por poliploidía o duplicación cromosómica, los rasgos genéticos característicos de una especie no son la causa de la división de la especie parental, pues constituyen, más bien, el efecto de esta división. Es muy cierto, dice Mayr, “que las diferencias entre especies se deben a mutación y selección, pero esto no explica el desdoblamiento [*splitting*]” [Mayr (1966), p. 518; cf. Mayr (1968), p. 528]. El hecho de que ni la diferencia morfológica ni la diferencia genética sean la causa de la especiación, tiene como consecuencia que estas propiedades intrínsecas no pueden constituir el criterio de identidad de una especie. Mayr dirá más tarde que:

La palabra *especie* ha llegado así a ser una palabra que expresa una relación, tal como la palabra *hermano* no describe ninguna característica intrínseca de un individuo, sino solo la relación con otros individuos, esto es, con los que son descendientes de los mismos padres [Mayr (1992), p. 223].

El problema que deben resolver las teorías de la especiación es dar una explicación del rompimiento de la cohesión del complejo de genes [Mayr (1963), p. 518]. En el modelo de Mayr el único medio que puede hacer esto es la contingencia del aislamiento geográfico, dado que los mecanismos de aislamiento reproductivo que constituyen el criterio de especie surgen como un “subproducto incidental” de los efectos de ese aislamiento geográfico sobre el acervo de genes. Existen mecanismos de distinto tipo: algunos impiden el cruzamiento interespecífico (aislamiento estacional, de hábitat y etológico); otros reducen el éxito de este tipo de cruzamientos (mortalidad gamética, mortalidad cigótica, inviabilidad del híbrido y esterilidad híbrida) [Mayr (1963), p. 92; Coyne y Orr (2004), pp. 28-29]. Estos mecanismos no tienen valor selectivo, son meramente una consecuencia poligénica, aunque inevitable, cree Mayr, de la reorganización genética que se produce cuando una población fundadora, es decir, una pequeña población aislada geográficamente de su población ancestral, pasa por el *cuello de botella* que constituye la pérdida de variabilidad genética y la ruptura de la homeostasis que caracteriza a las grandes poblaciones bien adaptadas [Mayr (1963), pp. 538, 581]. Si la población fundadora sobrevive a este proceso de *revolución genética* , no surgirá una nueva especie, si junto con el aislamiento geográfico no evoluciona el aislamiento reproductivo. No es posible establecer de antemano qué nivel de sustitución genética haría imposible que una población ancestral se fundiera nuevamente con la población fundadora si colapsara la barrera geográfica, solo la adquisición de dispositivos protectores del nuevo acervo de genes armoniosamente coadaptado podría evitar su “destrucción por genotipos

de otros acervos de genes” [Mayr (1963), p. 547; cf. Dobzhansky (1955), p. 214]. Algunos de estos dispositivos ni siquiera tienen base genética, pero lo más importante aquí, es que, aunque la tengan, de ninguna manera se identifican con propiedades micro-estructurales que puedan realizar la doble función de explicar causalmente las propiedades fenotípicas o estructurales de una especie y dar cuenta de su identidad, ¿cómo podrían hacerlo si estos caracteres son meramente una consecuencia colateral, un accidente poligénico, de la reorganización del complejo de genes?¹. Por definición, en este modelo, los mecanismos de aislamiento son la causa de la diferencia específica, pero al mismo tiempo son un efecto incidental del mismo complejo de genes que el esencialista biológico intrínseco identificaría con la esencia de la especie [cf. Mayr (1963), p. 551].

El modelo geográfico de especiación ha sido, por cierto, sometido a revisiones. Han surgido nuevas propuestas que introducen correcciones tanto al CBE como al modelo de especiación que defendió tenazmente Mayr. Varias críticas coinciden sorprendentemente en una revalorización del concepto histórico de Darwin acerca de las especies y del modelo de especiación que esbozó a través de lo que llamó ‘principio de divergencia’ [Darwin (1859), p. 111; cf. Nosil (2012), p. 13]. Esto puede resultar paradójico, dado que Mayr insistió justamente en que Darwin no comprendió la naturaleza biológica de las especies y que, por esta razón, no pudo proporcionar una explicación científica del origen de las especies [cf. Mayr (1959), p. 222]. A pesar de la influencia que ha tenido esta última opinión sobre el pensamiento biológico, la realidad histórica parece ser distinta [Mallet (2008)]. Darwin admite la posibilidad de la especiación simpátrica y, a diferencia de Mayr, otorga una función central al mecanismo de selección disruptiva en la especiación [Darwin (1859), pp. 111-113]. Aunque no se ha rechazado de manera generalizada la tesis de Mayr del surgimiento incidental de los mecanismos de aislamiento reproductivo en situación de aislamiento geográfico, sí se ha mostrado que en condiciones de simpatría la selección natural puede causar la evolución de esos mecanismos. Este es el proceso que se ha llamado ‘especiación ecológica’. Lo que se entiende aquí por mecanismos genéticos o genes de especiación son genes “*sujetos a selección divergente* cuya diferenciación entre poblaciones hace una contribución a la evolución del aislamiento reproductivo” [Nosil (2012), p. 130]. Pero, nuevamente, estos genes no constituyen lo que pudiera reconocerse como una diferencia esencial entre las especies. Se trata de genes que controlan rasgos que en determinadas condiciones medioambientales no constituyen más que variabilidad intraespecífica, pero que, bajo otras condiciones, empujados

por la selección divergente, generan adaptación y, al mismo tiempo, por efecto pleiotrópico, un mecanismo de aislamiento reproductivo. Algunos de estos rasgos son llamados ‘rasgos mágicos’ [*magic traits*] para representar el hecho de que un solo rasgo cumple las funciones que normalmente se atribuyen a dos rasgos: “en otras palabras, el rasgo bajo selección divergente y el rasgo que causa cruzamiento no-aleatorio son uno y el mismo” [Servedio *et al.* (2011), p. 389]. Se trata aquí de dos funciones (una ecológica y otra sexual) que coinciden extensionalmente en un solo rasgo controlado por un solo conjunto de genes [Nosil (2012), p. 34; Gavrilets (2004), p. 368]. La existencia de este tipo de rasgos se ha considerado improbable [Maynard-Smith (1966), p. 643], pero actualmente hay una creciente evidencia empírica de que, por ejemplo, el tamaño, los patrones de color, la dieta o la morfología pueden constituir efectivamente rasgos mágicos si ellos producen simultáneamente adaptación y segregación reproductiva en determinadas especies [cf. Servedio *et al.* (2011), p. 392]. La existencia de los rasgos mágicos daña profundamente las pretensiones explicativas del EBI. Si la variación poblacional intrínseca sobre la que actúa la selección disruptiva debe existir previamente para que determinados rasgos de la población resulten ser adaptativos en determinado ambiente produciendo, simultáneamente, aislamiento reproductivo, entonces la causa de la identidad específica no puede radicar intrínsecamente en esos genes que controlan ese rasgo mágico, pues ellos ya existían en la población ancestral y no provocaron por sí mismos segregación reproductiva. La segregación ocurre solo cuando la selección divide la población en dos grupos al eliminar los fenotipos intermedios como veremos en el ejemplo de especiación ecológica de *Gasterosteus aculeatus* en la sección V. Este fenómeno contradice la tesis de Devitt según la cual una propiedad intrínseca determina necesariamente que los miembros de una especie tengan el rasgo relacional que hacen de ellos una especie, es decir, muestra la falsedad del Principio Metafísico. Los genes en la especiación ecológica no explican intrínsecamente la evolución de la propiedad relacional del aislamiento reproductivo, la explica la *fuerza* de la selección disruptiva.

IV. EL CONCEPTO GENÉTICO DE ESPECIE

¿Es el cambio genético una condición necesaria para la especiación, tal como supone el esencialismo biológico intrínseco? En el contexto del CBE, esto equivale a preguntar si la barrera que produce el aislamiento

reproductivo debe tener siempre un carácter intrínseco. La evidencia empírica muestra que la respuesta a esta cuestión debe ser negativa, ya que diversas especies se han originado por mecanismos no genéticos. Este es el proceso de especiación de las llamadas ‘especies culturales’. En estas especies la barrera de aislamiento no radica en ninguna propiedad intrínseca, sino que en determinadas conductas de reconocimiento que son transmitidas por aprendizaje o, incluso, por *imprinting* en casos extraordinarios de especiación por parasitismo, como puede ocurrir en ciertas aves que ponen huevos en nidos de otras especies [Coyne y Orr (2004), p. 221; Price (2008), p. 293]. Mayr observó estos mecanismos no genéticos en las aves de la familia *Anatidae* que contiene especies simpátricas no estériles entre sí pero que, sin embargo, no produce híbridos en la naturaleza, debido a la “perfección de las barreras etológicas” [Mayr (1963), p. 552]. A este respecto, el mismo Mayr insistió en que el aislamiento reproductivo que supone el CBE no equivale a una barrera de esterilidad y, con ello, se establece que la especiación no produce de manera necesaria discontinuidad genética.

¿Cómo podría responder a esto el esencialismo biológico intrínseco? Podría considerarse, en el contexto del modelo simpátrico de especiación, que la barrera etológica tiene una función semejante a la que tiene el aislamiento geográfico en el modelo alopátrico, en el sentido de que esta barrera no produce por sí misma la especiación, sino que simplemente establece las condiciones para que este proceso ocurra. De esta manera, las especies culturales constituirían especies incipientes, es decir, poblaciones que eventualmente llegarán a presentar una diferencia genética que establezca una diferencia esencial entre ellas. Pero esto conduce a la aceptación explícita de que el desencadenante de la especiación no lo constituye el cambio genético y, por ello, dudosamente esta nueva propiedad genética puede constituir una propiedad esencial. Quizás una respuesta más adecuada sea negar el carácter de especies genuinas a aquellas poblaciones que carecen de mecanismos de aislamiento con base genética. Esto conduciría a abandonar el CBE, para asumir un concepto basado en la diferencia genética que pudiera servir para apoyar la tesis del EBI. Un concepto semejante, el Concepto Genético de Especie (CGE), ha sido propuesto, entre otros, por los biólogos Robert Baker y Robert Bradley, siguiendo una línea de pensamiento que se remonta al surgimiento de la teoría genética. Ellos afirman:

Definimos las especies genéticas como un grupo de poblaciones naturales cruzables entre sí y genéticamente compatibles que está aislado genéticamente de otros grupos. Bajo nuestra definición del Concepto Genético de

Especie, la especiación es la acumulación de cambios genéticos en dos linajes [...] que producen aislamiento genético y protección de la integridad de los dos acervos genéticos respectivos que tienen destinos evolutivos independientes. Por consiguiente, el proceso de especiación depende de la divergencia en los genes, el genoma, y la estructura cromosómica [...], y la especie existe cuando la integridad de dos acervos genéticos está protegida como una consecuencia de las diferencias genéticas en sus respectivos genomas [Baker y Bradley (2006), p. 645].

Los CGE y CBE coinciden en que las poblaciones aisladas reproductivamente por barreras intrínsecas constituyen especies legítimas, pero la diferencia radica en que la identidad de la especie para el CGE no se explica por la desaparición de la hibridación marginal entre dos grupos de poblaciones hermanas, sino más bien por el surgimiento y la estabilización de ciertas propiedades genéticas distintivas. Si esas propiedades permanecen a pesar de la hibridación, entonces hay dos grupos que constituyen dos especies. Ahora bien, esta diferencia no es relevante para la versión revisada del CBE, como la defendida por Jerry Coyne y H. Allen Orr, que acepta cierto grado de hibridación y que permite la posibilidad de la diferencia específica sin diferencia genética relevante (como ocurre en las especies culturales). Por esta razón, parece ser más determinante como criterio para distinguir el CBE y el CGE el presupuesto tras la acusación hecha por Mallet según la cual el concepto de especie no puede ser definido por el aislamiento reproductivo “sin confundir causa y efecto” [Mallet (1995), p. 295; cf. Coyne y Orr (2004), p. 448]. Mallet no se extiende en esto y tampoco lo enfrentan directamente Coyne y Orr, pero se trata aquí de una inversión de la forma argumental que debemos a Mayr. De acuerdo con Mayr la diferencia fenotípica o genotípica no puede constituir la identidad de una especie, pues ella es el efecto del aislamiento reproductivo y no su causa (ver sección III). Mallet sostiene, en cambio, que es la diferencia genotípica la que explica el aislamiento reproductivo y no al revés; y es por ello por lo que el aislamiento reproductivo no puede constituir la identidad de la especie, pues más bien es el efecto de una nueva configuración genética. Esta es exactamente la respuesta al problema de los *taxa* que, de acuerdo con Devitt, solo es posible en términos de propiedades micro-estructurales [Devitt (2008), p. 365]. Por esta razón se compromete Mallet aquí con el Principio Metafísico según el cual, necesariamente, los rasgos micro-estructurales de un organismo explican que posea la propiedad relacional que lo hace parte de su especie. Ese compromiso lo conduce, consecuentemente, a una desvalorización de la investigación empírica acerca de los mecanismos de aislamiento que se

convierte, según Mallet, en una cuestión vacía y anacrónica [Mallet (1995), p. 298; cf. Mallet (2008), p. 12]. Todo se juega en la selección disruptiva y el cambio genético, en un continuo en donde el aislamiento reproductivo, si existe, hace una contribución semejante a la que hace la selección estabilizadora y la inercia histórica para la conservación de la identidad genética de la especie. El límite entre las especies puede llegar así a ser “arbitrario”, especialmente si se trata de poblaciones geográficamente separadas, una afirmación que Mallet identifica con la tesis de Darwin al respecto [Mallet (1995), p. 296].

Lo anterior parece destruir al EBI, pero esta *arbitrariedad* a la que alude Mallet debe ser entendida como la expresión de una imposibilidad puramente epistémica. En efecto, hay casos en donde no es posible conocer si la diferencia genética es suficiente para determinar que se trata de dos especies distintas y no meramente de una variación geográfica de la misma especie. No obstante, la realidad genética de esas poblaciones determinaría por sí misma, independientemente de nuestro conocimiento de ella, su identidad. Que Mallet está pensando en una imposibilidad epistémica, se muestra en lo que identifica como una hipótesis nula: “si no hay evidencia para discernir especies a partir del solapamiento simpátrico, formas alopátricas estrechamente relacionadas deben ser consideradas conespecíficas” [Mallet (1995), p. 296]. No hay aquí, agrega Mallet, “ningún problema con la definición” del CGE, sino más bien con la evidencia disponible. Así las cosas, es dudoso que se trate de una *arbitrariedad*, en relación al establecimiento de los límites entre especies y variedades, en el mismo sentido en que la entendió Darwin, quien sostuvo un relativismo más bien ontológico respecto de la referencia del concepto de especie como categoría, cuando sostuvo que la diferencia entre especies y variedades es arbitraria [Ereshefsky (2010a), (2011); cf. Darwin (1859), p. 52]. Esto, por un lado, refuerza la pretensión del EBI de encontrar un trasfondo en la investigación empírica en la cual apoyarse, dado que el CGE sin duda le está proporcionando ese trasfondo; pero, por otro lado, muestra la debilidad explicativa del CGE. Mallet pretende que el CGE tiene las mismas dificultades epistémicas que el CBE, pero se trata realmente de situaciones muy distintas. Desde el punto de vista del CBE, las dudas acerca de si poblaciones alopátricas constituyen las mismas especies es una duda acerca de si determinada correlación fenotípica o genotípica está realmente asociada con la existencia de una comunidad reproductiva [cf. Futuyma (2009), p. 458]. Aunque no haya evidencia empírica para responder a esta cuestión y para determinar qué rasgo podría constituir una barrera reproductiva, la situación conceptual es clara: el

grado de aislamiento en la reproducción determina si se trata aquí de una o de dos especies. En cambio, dado solo el CGE, para responder a esta misma duda, no hay evidencia posible y conceptualmente independiente a la cual recurrir. Si, de acuerdo con Mallet, el flujo génico, la selección y la historia solo afectan la estructura genética pero no son parte de la definición del CGE, entonces la verificación de la configuración genética por sí misma debería ser suficiente para la determinación de la identidad de la especie, pero esto no ocurre. Y las razones no son propiamente empíricas, sino más bien conceptuales: las propiedades intrínsecas por sí mismas no nos dicen nada acerca de la identidad de la especie si previamente ellas no han sido correlacionadas con alguna propiedad relacional. Al igual que el esencialismo biológico intrínseco, el CGE se compromete con el principio según el cual de la identificación de los rasgos micro-estructurales de una especie se sigue analíticamente la determinación de su identidad (el Principio Epistémico). Pero, como se muestra en la interpretación que hace el propio Mallet del problema epistémico para el cual se formula la hipótesis nula, el Principio Epistémico, que supone el EBI, es falso: si no hay evidencia empírica independiente que establezca que determinados rasgos micro-estructurales están asociados a determinada identidad específica, entonces estos rasgos no pueden por sí mismos determinar esa identidad. Como hemos visto, Devitt cree que el CBE y los otros conceptos relacionales de especie son deficitarios y requieren comprometerse con la existencia de propiedades intrínsecas que respondan al problema de los *taxa*. Pero la situación parece ser exactamente al revés: el CGE solo puede responder el problema epistémico si se compromete con propiedades no intrínsecas que definan la especie, como las que proporciona el CBE, es decir, rechazando el Principio Metafísico.

V. EVIDENCIAS EMPÍRICAS EN CONTRA DEL EBI

Si el EBI fuese correcto, entonces se esperaría que las especies que están más cercanas filogenéticamente tuvieran siempre un menor grado de aislamiento reproductivo y que, a su vez, las especies que estén más alejadas filogenéticamente estén fuertemente aisladas reproductivamente. Esto debería ocurrir dado que una evidencia de la cercanía filogenética entre dos poblaciones la constituye la existencia de una menor distancia genética entre ellas [cf. Futuyma (2009), p. 458], lo que supone, por cierto, un concepto de especie que acepte cierta gradualidad en el aislamiento reproductivo. El EBI podría asimilar esta gradualidad en términos de una especiación en proceso. De hecho, Devitt sostiene que el EBI es

compatible con la tesis darwiniana de la evolución gradual [Devitt (2008), p. 372]. EBI asume, además, que hay una relación directa entre incremento de divergencia genética y especiación, de ahí su defensa de la anagénesis (especiación sin división filética debida al cambio genético gradual) [Devitt (2008), p. 369]. Asimismo, rechaza la tesis según la cual puede haber especiación cuando se produce una división filética sin diferenciación genética.

De la conjunción de estas tres tesis (gradualismo, anagénesis y rechazo a la posibilidad de especiación sin cambio genético) se sigue plausiblemente que, si las propiedades intrínsecas explican la propiedad de aislamiento reproductivo, entonces ese aislamiento puede evolucionar gradualmente. La evidencia empírica muestra que esto efectivamente ocurre y el EBI puede dar cuenta de este fenómeno. Lo que no es compatible con EBI es que ese aislamiento evolucione de tal manera que existan casos en donde haya mayor aislamiento reproductivo cuando hay menor distancia genética. Un fenómeno como este debería ser un contraejemplo para el EBI. Esto contradice la tesis según la cual el EBI es un complemento metafísico del CBE, pues determina causalmente la propiedad relacional que este concepto invoca. Si el grado de aislamiento reproductivo evolucionara de manera independiente del grado de diferenciación genética, entonces el EBI no podría ser correcto.

¿Pueden existir pares de especies que refuten la predicción de que las especies que están más cercanas filogenéticamente tengan un menor grado de aislamiento reproductivo y que, a su vez, las especies que estén más alejadas filogenéticamente estén fuertemente aisladas reproductivamente? La evidencia empírica muestra que existen. Hay un fenómeno que se ha usado como prueba de la fortaleza explicativa de la selección natural, por sobre la explicación de la especiación por factores no deterministas como la deriva genética o el mismo modelo geográfico de especiación de Mayr, que también puede usarse para refutar el esencialismo biológico intrínseco. Se trata de la especiación paralela. De acuerdo con Nosil, la especiación paralela “es una forma particular de evolución paralela en la cual los rasgos que determinan el aislamiento reproductivo evolucionan repetidamente, en poblaciones estrechamente relacionadas, como subproducto de la adaptación a las condiciones ecológicas” [Nosil (2012), p. 26]. Los casos de especiación paralela muestran que no siempre la cercanía genética está acompañada de menor aislamiento reproductivo:

La consecuencia de tal evolución paralela es que pares de poblaciones ecológicamente divergentes exhiben mayores niveles de aislamiento reproductivo que pares de poblaciones ecológicamente similares de similar edad [...]. En

otras palabras, el aislamiento reproductivo entre similares formas ecológicas es bajo, a pesar de su distante relación filogenética. En contraste, el aislamiento reproductivo entre formas ecológicamente divergentes a pesar de su cercana relación filogenética, es fuerte [Nosil (2012), p. 26].

Hay casos experimentales y también naturales de especiación paralela. Nosil describe el caso bien estudiado del pez espinoso de agua dulce que existe en una forma grácil limnética y una forma robusta, de mayor tamaño, bentónica. Estas poblaciones adaptadas a distintos medios están fuertemente aisladas reproductivamente, presumiblemente, debido a la selección disruptiva sobre el rasgo del tamaño corporal de estos peces que ofrece ventajas diferenciales para la alimentación en ambientes limnético o bentónico; el rasgo también explica el aislamiento reproductivo, por lo que constituye un caso de *rasgo mágico*. Ambas formas son especies hermanas que tienen como ancestro común a *Gasterosteus aculeatus* que llegó desde el mar, hacia fines del Pleistoceno, a pequeños lagos de la Columbia Británica [Rundle *et al.* (2000)]. Formas similares, o los mismos ecomorfos, evolucionaron repetidas veces en distintos lagos en respuesta a similares presiones evolutivas [Schluter y Nagel (1995), p. 294], produciendo ausencia de aislamiento reproductivo en los peces que se adaptaron a los mismos tipos de ambientes (limnético o bentónico), independientemente de su distancia relativa desde el punto de vista filogenético. Los estudios filogenéticos basados en la comparación de ADN mitocondrial y de ADN microsatélite han sido realizados para excluir la influencia del origen común, o de la filogenia, en el bajo grado de aislamiento reproductivo entre los mismos ecomorfos en distintos lagos y probar así la fortaleza del modelo ecológico de especiación [Rundle *et al.* (2000)]. Estos estudios muestran, indirectamente, para el presente propósito, que la distancia genética entre ecomorfos no aislados reproductivamente puede ser mayor que la que hay entre distintos ecomorfos con un origen común, pero que están aislados reproductivamente. La cercanía genética no es aquí, como supone el esencialista biológico intrínseco, un buen predictor de la ausencia de aislamiento reproductivo y, por tanto, no es un predictor de la identidad de la especie.

VI. CONCLUSIONES

La pretensión de Devitt de que el CBE requiere de la existencia de propiedades genéticas que proporcionen no solo una explicación estructural de los rasgos de los organismos, sino que proporcionen también

una respuesta a la pregunta por la identidad de la especie, si bien es consecuente con la demanda de una concepción efectivamente esencialista de naturaleza micro-estructural, como lo ha sostenido Tuomas Tahko (2015), resulta completamente equivocada a la luz de los modelos de especiación disponibles. Los modelos de especiación escinden conceptualmente la explicación genética, o micro-estructural, de los rasgos de una especie de su criterio de identidad proporcionado por los mecanismos de aislamiento en la reproducción. Tanto la tesis de Mayr, que sostiene que los mecanismos de aislamiento surgen incidentalmente por deriva genética, como los modelos ecológicos de especiación, que asumen que la selección natural tiene un papel fundamental en el origen de las especies, distinguen entre rasgos micro-estructurales y rasgos que constituyen mecanismos de aislamiento reproductivo. Estos rasgos pueden llegar a coincidir extensionalmente como en los singulares casos de especiación por poliploidía, pero en general esto no ocurre [cf. Mayr (1963), p. 449]. Rasgos que tienen control genético, como la diferencia de tamaño de peces que, en determinado ambiente, constituyen solo una variación intraespecífica, pueden constituir una barrera reproductiva cuando una especie se divide en dos poblaciones en dos medios distintos y son objeto de la selección disruptiva que elimina los fenotipos intermedios. Esto muestra que la variación intrínseca puede ser anterior al surgimiento de los mecanismos de aislamiento y que, por tanto, no es la causa de la identidad específica como cree el esencialista biológico intrínseco. Esto ocurre, por ejemplo, en los casos de especiación paralela. Estos casos demuestran no solo la acción de la selección natural para el surgimiento de mecanismos de aislamiento, sino que proporcionan también evidencia empírica que refuta la predicción que se puede obtener del EBI, según la cual el aumento de coincidencia genética está correlacionado siempre con un mayor grado de compatibilidad reproductiva. Los intentos de los proponentes de CGE de defender la tesis de que el aislamiento reproductivo es una consecuencia de la diferencia genética, permiten mostrar no solo la debilidad explicativa del mismo CGE, sino que también muestran la falsedad de lo que he identificado como el Principio Epistémico y el Principio Metafísico, con los cuales se compromete el EBI.

*Departamento de Filosofía
Universidad de Concepción
Beltrán Mathieu 15A, Barrio Universitario
Concepción, Chile
E-mail: jtorres@udec.cl*

AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos a las observaciones de los evaluadores anónimos de *Teorema* que me han permitido mejorar la versión original de este artículo.

NOTAS

¹. A veces se dice que para Mayr estos rasgos se explican por un *efecto pleiotrópico* [Futuyma (2009), p. 472; Funk (1998), p. 1744 y Paterson (1992), p. 150], pero Mayr no sostiene esto. La pleiotropía supondría que la selección natural tendría al menos una función indirecta (de arrastre) en la *adquisición* de los mecanismos de aislamiento, una función que efectivamente le dan los modelos ecológicos de especiación pero que Mayr le niega. Considérese la explicación que ofrece Mayr del polimorfismo neutro en términos del efecto pleiotrópico: “Se pretendía que tal polimorfismo se mantenía ‘accidentalmente’. Ahora que se han descubierto los efectos fisiológicos crípticos de los genes ‘neutros’, resulta evidente que tales genes son cualquier cosa menos selectivamente neutros” [Mayr (1968), p. 176; cf. Mayr (1963), p. 162]. Lo que afirma Mayr es que los caracteres de aislamiento son *compuestos y poligénicos*, es decir, dependientes de la contingencia de la interacción de una multiplicidad de genes reorganizados por deriva genética básicamente (el momento de la revolución genética de Mayr) y por selección natural de manera secundaria [cf. Coyne y Orr (2004), p. 384].

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

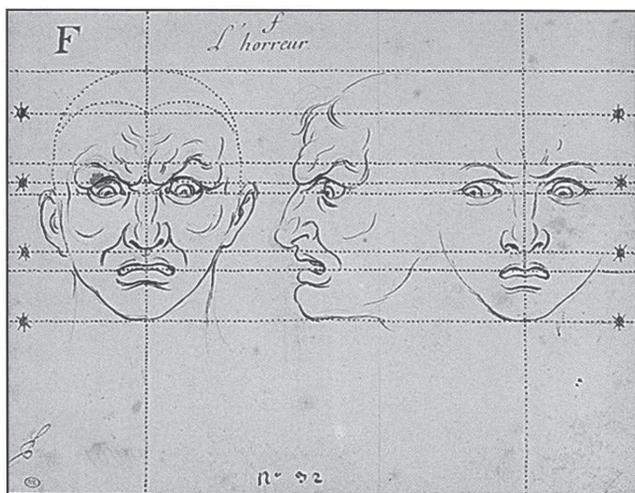
- BAKER, R. J. y BRADLEY, R. D. (2006), ‘Speciation in Mammals and the Genetic Species Concept’, *Journal of Mammalogy*, 87(4), pp. 643-662.
- BLAXTER, M. (2004), ‘The Promise of a DNA Taxonomy’. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, pp. 769-779.
- COYNE, J. A. y ORR, H. A. (2004), *Speciation*, Sunderland, Mass., Sinauer Associates.
- DARWIN, C. (1859), *On the Origin of Species*, Londres, John Murray.
- DEVITT, M. (2005), ‘Rigid Application’, *Philosophical Studies*, 125, pp. 139-165.
- (2008), ‘Resurrecting Biological Essentialism’, *Philosophy of Science*, 75, pp. 344-382.
- DOBZHANSKY, T. (1935), ‘A Critique of the Species Concept in Biology’, *Philosophy of Science*, Vol. 2 N° 3, pp. 344-355.
- (1955), *Genética y el origen de las especies*, Madrid, Revista de Occidente.
- DUMSDAY, T. (2012), ‘A New Argument for Intrinsic Biological Essentialism’, *Philosophical Quarterly*, 62, pp. 486-504.
- DUPRÉ, J. (2002), *Humans and Other Animals*, Oxford, Oxford University Press.
- ERESHEFSKY, M. (2010a), ‘Darwin’s Solution to the Species Problem’, *Synthese*, 175, pp. 405-425.
- (2010b), ‘What’s Wrong with the New Biological Essentialism’, *Philosophy of Science*, 77, pp. 674-685.

- (2011), ‘Mystery of Mysteries: Darwin and the Species Problem’, *Cladistics*, 27, pp. 67-79.
- ERESHEFSKY, M. y MATTHEN, M. (2005), ‘Taxonomy, Polymorphism, and History: An Introduction to Population Structure Theory’, *Philosophy of Science*, 72, pp. 1-21.
- FUNK, D. J. (1998), ‘Isolating a Role for Natural Selection in Speciation: Host Adaptation and Sexual Isolation in *Neochlamisus Bebbianae* Leaf Beetles’, *Evolution*, Vol. 52, No. 6, pp. 1744-1759.
- FUTUYMA, D. (2009), *Evolution*, Mass., Sunderland.
- GAVRILETS, S. (2004), *Fitness Landscapes and the Origin of Species*, Princeton, Princeton University Press.
- GRIFFITHS, P. (1999), ‘Squaring the Circle: Natural Kinds with Historical Essences’, en Robert Wilson (ed.), *Species. New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, Mass., The MIT Press, pp. 209-228.
- HEBERT, P.D.; CYWINSKA, A.; BALL, S.; y DE WAARD, J. (2003), ‘Biological Identifications Through DNA Barcodes’, *Proc. Biol. Sci.*, Feb 7; 270(1512): 313-321.
- MAGNUS, P.D. (2012), *Scientific Enquiry and Natural Kinds: From Planets to Mallards*, New York, Palgrave Macmillan.
- MALLET, J. (1995), ‘A species Definition for the Modern Synthesis’, *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 294-299.
- (2008), ‘A Century of Evolution: Ernst Mayr (1904–2005). Mayr’s view of Darwin: was Darwin Wrong About Speciation?’, *Biological Journal of the Linnean Society*, 95, pp. 3-16.
- MAYNARD-SMITH, J. (1966), ‘Sympatric Speciation?’, *The American Naturalist*, vol. 100, N° 916, pp. 637-650.
- MAYR, E. (1940), ‘Speciation Phenomena in Birds’, *The American Naturalist*, vol. 74, N° 752, pp. 249-278.
- (1959), ‘Isolation as an Evolutionary Factor’, *Proceedings of the American Philosophical Society*, vol. 103, No. 2, pp. 231-230.
- (1968), *Especies animales y evolución*, Santiago de Chile-Barcelona, Universidad de Chile y Ariel.
- (1963), *Animals Species and Evolution*, Boston, Harvard University Press.
- (1992), ‘A Local Flora and the Biological Species Concept’, *American Journal of Botany*, Vol. 79, No. 2 (Feb.), pp. 222-238.
- NOSIL, P. (2012), *Ecological Speciation*, Oxford, Oxford University Press.
- OKASHA, S. (2002), ‘Darwinian Metaphysics: Species and The Question of Essentialism’, *Synthese*, 131, pp. 191-213.
- PATERSON, H. (1992), ‘The Recognition Concept of Species’, en M. Ereshefsky (ed.), *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, Cambridge, Mass., The MIT Press, pp. 139-158.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. (2012), *Selección y evolución adaptativa. Fundamentos teóricos y empíricos desde la perspectiva de los lagartos*, Santiago de Chile, Ediciones Universidad Católica de Chile.

- PRICE, T. (2008), *Speciation in Birds*, Colorado, Roberts and Company.
- RUNDLE, H.D.; NAGEL, L.; BOUGHMAN, J.W. y SCHLUTER, D. (2000), 'Natural Selection and Parallel Speciation in Sympatric Sticklebacks', *Science*, 14 Jan., vol. 287, Issue 5451, pp. 306-308.
- SERVEDIO, M.R; VAN DOORN, G.; KOPP, M.; FRAME, A.M. y NOSIL, P. (2011), 'Magic Traits in Speciation: 'Magic' but not Rare?', *Trends Ecol Evol.*, vol. 26, Issue 8, pp. 389-397.
- SOBER, E. (1980), 'Evolution, Population Thinking, and Essentialism', *Philosophy of Science* 47, pp. 350-383.
- SCHLUTER, D. y NAGEL, L. (1995), 'Parallel Speciation by Natural Selection', *The American Naturalist*, Vol. 146, No. 2 (Aug.), pp. 292-301
- SLATER, M. H. (2013), *Are Species Real? An Essay on the Metaphysics of Species*, New York, Palgrave Macmillan.
- TAHKO, T. (2015), 'Natural Kind Essentialism Revisited', *Mind*, vol. 124 (495), pp. 475-822.

SOBRE LAS EMOCIONES

David Pineda Oliva



CÁTEDRA