

MARISOL AGUILERA M. y JUAN F. SILVA

En la última década del presente siglo, las ciencias biológicas han desarrollado, aceleradamente, un nuevo concepto que se puede calificar de revolucionario. Este concepto ha impulsado una renovación en el campo de su origen y ha impactado en otras ciencias como las ambientales. Su uso es cada vez más frecuente en diferentes escenarios políticos nacionales e internacionales. Nos referimos al concepto de biodiversidad o diversidad biológica.

En el "Convenio sobre la Diversidad Biológica" (NU, 1992), específicamente, se define a la diversidad biológica como "la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas". En dicho convenio, además de reconocerse el valor intrínseco de la diversidad biológica se reconocen otros valores (ecológicos, genéticos, sociales, económicos, científicos, educativos, culturales, recreativos y estéticos), y se declara la importancia de la

diversidad biológica para la evolución y para el mantenimiento de los sistemas necesarios para la vida de la biósfera.

La biodiversidad ha sido definida por Solbrig (1992), como la propiedad de los sistemas vivientes de ser variables. Este autor enfatiza este carácter de propiedad: "La biodiversidad, en consecuencia, no es una entidad o un recurso, sino más bien una propiedad, una característica de la naturaleza... Sin diversidad no se puede concebir la vida, al igual que sin redondez, no se puede concebir una bola..." En general la biodiversidad ha sido dividida en tres categorías (WRI, UICN y PNUMA, 1992): la diversidad genética, que se refiere a la variación heredable (de los genes) dentro y entre poblaciones de organismos; la diversidad de especies (que da cuenta de la variedad de organismos existentes en una región) y la diversidad de los ecosistemas (que incluye a comunidades y ecosistemas). Otros autores han caracterizado a la biodiversidad en forma más detallada. Así por ejemplo, Halffter y Ezcurra (1992) consideran tres niveles de organización biológica (población, comunidad y bioma) que expresan cuatro tipos de biodiversidad: la diversidad genética de las

poblaciones, la biodiversidad de las comunidades (dentro de hábitats (α) y entre hábitats (β)), y la biodiversidad geográfica (γ) (ver también Shmida y Wilson, 1985). Con un enfoque más sistémico y funcional, Gee (1992) interpreta la biodiversidad como "la suma de las interacciones entre las distintas especies" y considera que para que sea más global tendría que incluir las interacciones entre genes y entre ecosistemas en cada nivel de organización y el intercambio de información entre los distintos niveles. West (1993) desarrolla más aún este concepto incluyendo las partes y los procesos involucrados en cada componente de la biodiversidad. Recientemente Angermeier y Karr (1994) proponen que la diversidad biológica se puede clasificar en tres sistemas jerárquicos (taxonómico, genético y ecológico).

Estas definiciones de biodiversidad, además de dar cuenta de los variados niveles de organización involucrados, se refieren a procesos y propiedades de alta complejidad que no se consideran, de manera explícita en la definición incluida en el "Convenio sobre la Diversidad Biológica", y al mismo tiempo nos indican que estamos en una etapa

PALABRAS CLAVE / Especies / Biodiversidad /

Marisol Aguilera M., es Profesora del Departamento de Estudios Ambientales de la Universidad Simón Bolívar (Caracas) desde 1977. Lic. en Biología (UCV, 1971), Doctora en Ecología Tropical (ULA, 1995). Su campo de investigación es la biología evolutiva de roedores suramericanos. Ha publicado 30 trabajos científicos en diferentes revistas. Fué Secretaria Ejecutiva Nacional de AsoVAC y miembro fundador de diferentes Asociaciones Científicas. Actualmente es miembro del Consejo Nacional de la Fauna Silvestre (MARNR) y de la Comisión redactora de la Ley sobre Biodiversidad.

Juan F. Silva, es Profesor Titular de la Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes en Mérida, Venezuela. Investigador en Ecología de Poblaciones, es Lic. en Biología de la UCV y tiene un Ph.D. en Biología de la Universidad de Harvard. Ha publicado numerosos artículos en revistas especializadas, con énfasis en la ecología de las sabanas tropicales, área en la que es considerado un experto. Últimamente ha publicado varios ensayos sobre la biodiversidad y su papel en el funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas de sabanas.

de elaboración del pensamiento científico en donde diferentes definiciones tratan de reflejar una sola realidad compleja. Sin embargo, paralelamente a este debate teórico, y en parte como consecuencia de las campañas para concientizar a la población y a sus líderes sobre la necesidad de conservar la biodiversidad, este concepto se ha reducido en términos prácticos al número de especies presentes en la comunidad y eventualmente a la importancia relativa de cada una de ellas. Para Wilson (1992), las especies son la unidad pivotal de la diversidad biológica. Es probable que el origen mismo del concepto de diversidad biológica esté íntimamente vinculado con la riqueza y diversidad de especies (Ghilarov, 1996). En todo caso, aún cuando el concepto de biodiversidad abarca toda la extraordinaria dimensión de nuestro universo, real y pensante, se apoya en otro concepto revolucionario y polémico de las ciencias biológicas, el concepto de especie. Palabra ésta a la cual, siendo la más común en los libros sobre ciencias naturales, no se le puede atribuir un significado exacto.

La existencia de varios conceptos de biodiversidad, como ya hemos visto, y de muchos y diferentes conceptos de especie, como veremos más adelante, refleja la complejidad epistemológica del proceso científico (Reig, 1968). En relación a las características del conocimiento científico, Bunge (1981) señala que éste debe ser claro y preciso, y una de las maneras de obtener claridad y precisión es a través de la definición de sus conceptos. Otra característica de un concepto se refiere a su valor y éste vendrá dado por la coherencia que guarde con una teoría profunda y de gran poder explicativo y predictivo (Reig, 1968). En este contexto, de los conceptos y sus valores, se inscribe este trabajo, en el cual pretendemos transmitir algunas reflexiones que se plantean a la luz de la estrecha relación que guardan los conceptos de biodiversidad y de especie y sobre el valor de ambos. El énfasis fundamental será sobre el concepto de especie ya que consideramos que su valor, tanto para el sistema teórico al cual pertenece como para efectos prácticos, es crucial en la etapa actual de las ciencias naturales. En segundo lugar, y tomando en cuenta que el concepto biodiversidad es de reciente formulación, nos referiremos fundamentalmente a los diferentes valores que se le han asignado a la biodiversidad ya que este aspecto tiene carácter de conveniencia, al formar parte de argumentos y explicaciones cotidianas y a la vez por que es básico para la toma de decisiones políticas y económicas. A través del desarrollo de estas reflexiones, planteamos pre-

- 1) "Una especie es un grupo de poblaciones capaces de combinarse entre si pero no con otro grupo similar de poblaciones sobre la base de afinidad y co-dirección en cuanto a especialización ecológica" (Shaposhnikov, 1966).
- 2) "Una especie es un grupo de organismos separado de otros grupos mediante divisiones fenéticas resultantes de diferencias concordantes con el estado de los caracteres y no divisible mediante ninguna otra diferencia (excepto en aquellos morfos derivados del sexo, la casta o las diferencias etarias)" (Michener, 1970).
- 3) "Podemos llamar especies a: i) el menor y más homogéneo agrupamiento que puede reconocerse como distinto de otros similares basándose en algún criterio dado; ó ii) un grupo fenético de una diversidad menor que la categoría de subgénero, contenga o no subgrupos distintos" (Sneath y Sokal, 1973).
- 4) "Una especie se define como grupos de poblaciones fenéticamente similares que tienen la capacidad de entrecruzarse, y que comparten características ecológicas" (Doyen y Slobodchikoff, 1974).
- 5) "Las especies son las unidades más amplias en la economía natural de tal forma que permiten la competencia reproductiva entre sus partes" (Ghiselin, 1975).
- 6) "Una especie es un linaje (o un conjunto de linajes cercanos) que ocupa una región adaptativa mínimamente distinta a la de otros linajes en el mismo rango, y que evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de tal rango" (Van Valen, 1976).
- 7) "Las especies son los grupos más pequeños que son consistente y persistentemente distintos, y distinguibles mediante procedimientos comunes" (Cronquist, 1978).
- 8) "Una especie es un sólo linaje de poblaciones de organismos, descendientes desde tiempos ancestrales, que mantiene su identidad sobre cualquier otro linaje similar y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico" (Wiley, 1978).
- 9) "Una especie es simplemente una población o grupo de poblaciones definido por uno o más caracteres apomorfos, también es la agregación natural más pequeña con una integridad geográfica definible, que pueda ser especificada por cualquier juego de técnicas analíticas actuales" (Rosen, 1979).

guntas y tratamos de responder a algunas de ellas, a la par que pretendemos sembrar la inquietud por estos temas con el objeto de motivar en el lector (especializado o no) posibles y mejores respuestas.

El concepto de especie

Las especies son el resultado de procesos evolutivos. Por lo tanto, el concepto de especie debe ser consistente con la teoría evolutiva. Se considera que la evolución orgánica es el resultado de una serie de transformaciones parciales, o completas, e irreversibles de la composición genética de las poblaciones, debidas principalmente a las interacciones de los organismos con el ambiente. Consiste, básicamente, en radiaciones adaptativas en

nuevos ambientes y el origen de nuevas vías para explotar los hábitats existentes. Estos cambios adaptativos ocasionales, dan lugar a una mayor complejidad en los patrones de desarrollo, en las reacciones fisiológicas y en las interacciones entre las poblaciones y su ambiente (Dobzhansky *et al.*, 1977). En nuestra opinión, la gran mayoría de los naturalistas de este fin de siglo coincide con la premisa de que las especies se originan a través de la evolución y más aún con lo expresado en forma precisa por Bawa *et al.*, (1991): "la especiación produce las unidades fundamentales de la biodiversidad: las especies, las cuales son los pilares fundamentales en la construcción de las comunidades en un proceso evolutivo basado sobre la diversidad genética".

el término especie se refiere a tres conceptos diferentes: 1) un rango de la clasificación jerárquica, el cual se determina por la posición que ocupa en el sistema convencional clasificatorio y no posee referentes de la realidad; 2) un concepto particular que se refiere a grupos de organismos, es decir tiene referentes empíricos en la realidad y 3) la especie como concepto general, que se refiere a las características y relaciones que permiten la distinción de grupos de organismos, concepto que abarca los anteriores y que incorpora la dimensión evolutiva. Es este último concepto el que interesa en los debates sobre especie por cuanto es netamente teórico y en consecuencia depende del sistema de referencia que se utilice; de allí la existencia de diversas aproximaciones a una única realidad, originando innumerables discusiones (Häuser, 1987; King, 1993).

Recientemente, Grant (1994), realizó un análisis del desarrollo histórico del concepto de especie y reconoció varias etapas en los tres últimos siglos. De los primeros naturalistas (1° etapa), los cuales consideraban a las especies como unidades constantes y estáticas, se pasa al concepto Darwinista, que considera a las especies como poblaciones variables e interreproductivas (2° etapa). En el período post-Darwiniano (3° etapa), se realiza un verdadero desarrollo conceptual que, a juicio de Grant, incorpora los aspectos básicos y más importantes de lo que hoy se conoce como el concepto biológico de especie. La 4° etapa la constituye la formulación del concepto biológico de especie en las décadas de los 30 y los 40. En este lapso, los aportes de Dobzhansky y Mayr son vitales y, fundamentalmente, la incorporación de la genética de poblaciones. En la 5° etapa, desarrollada por Dobzhansky, cobran importancia las adaptaciones de cada especie, basadas en las combinaciones de genes adaptativos. Finalmente, la 6° etapa, a partir de la década de los 50, se puede considerar como la época de elaboración, consolidación y litigio. La controversia sobre el concepto de especie ha sido la característica fundamental de esta etapa, aún vigente.

A través del proceso de elaboración conceptual se han propuesto muchas definiciones de especie (Mayr, 1982; Häuser, 1987), las cuales hemos resumido en el Cuadro 1. Para los objetivos de esta reflexión nos referiremos a algunas de ellas, destacando sus alcances y atributos así como sus debilidades, inspirados en el análisis y la escogencia realizada por King (1993).

10) "Una especie es un grupo de animales o plantas lo suficientemente similares en cuanto a su forma como para ser considerados variaciones de un mismo organismo. Miembros de este grupo usualmente se entrecruzan y reproducen este tipo durante considerables períodos de tiempo" (Trueman, 1979).

11) "Una especie es un agrupamiento diagnosticable de individuos entre los cuales hay un patrón parental de ancestros y descendientes, más allá del cual no hay nada, y el cual exhibe un patrón filogenético de ancestros y descendientes entre unidades del mismo tipo" (Eldredge y Cracraft, 1980).

12) "Las especies son simplemente las muestras más pequeñas detectables de organismos auto-perpetuantes con un único juego de caracteres" (Nelson y Platnick, 1981).

13) "Cada especie es una parte internamente similar de un árbol filogenético" (Willis, 1981).

14) "Dos procesos sucesivos de clivaje de especies se asumen como la delimitación temporal de la existencia de una especie" (Concepto internodal de especies) (Henning, 1966; Kornet, 1993).

15) "Una especie es la agregación más pequeña posible de poblaciones (sexuales) o linajes (asexuales) definible mediante una única combinación de estados de caracteres encontrada en individuos comparables" (Nixon y Wheeler, 1990).

16) Definiciones de especies de virus (Ackermann et al., 1992)

a) "Un tipo de virus - o "especie"- es un grupo de individualidades distintas que se asemejan a un prototipo o modelo, más que un cierto número de cepas todas idénticas a un prototipo". (1961).

b) "Para propósitos pragmáticos se considera una especie a una colección de virus con caracteres iguales". (1966).

c) "La especie virus es un concepto que se representa normalmente mediante una agrupación de cepas provenientes de diversas fuentes, o una población de cepas de la misma fuente, que tienen en común un juego o patrón de propiedades correlativas estables que separan dicho grupo de cualquier otro grupo de cepas". (1982).

d) "Una especie de virus es una población de virus que comparten un acervo génico que se mantiene normalmente distinto del acervo génico de otros virus". (1985).

e) "Una especie virus es una clase politética de virus que constituyen un linaje replicante y ocupa un nicho ecológico específico". (1991).

Qué es una especie?

El concepto morfotípico de especie (morfoespecie).

La especie se define como el conjunto de individuos con morfología similar. Las críticas realizadas (Mayr, 1963) a la morfoespecie se basan fundamentalmente en la presencia de variación intraspecífica, es decir, la existencia de grandes diferencias entre individuos o poblaciones, y en la ausencia de diferencias morfológicas en especies gemelas ("sibling species").

A pesar de las debilidades que presenta este concepto, la descripción taxonómica de la fauna y la flora, en todo el planeta, se basa en gran parte en un referente morfológico: la

existencia de un ejemplar tipo que sirve como patrón de referencia.

El concepto biológico de especie (bioespecie)

En 1937 Dobzhansky reconoció que el aislamiento reproductivo es el mecanismo responsable de la formación de nuevas especies. Posteriormente, Mayr (1942, 1963) propuso el hoy llamado concepto biológico de especie (CBE): "las especies son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan, o potencialmente lo pueden hacer, y que están aislados reproductivamente de otros grupos". Las especies se delimitan por las características que le son propias más que por aquellas que las diferencian de las otras. Este concepto, aunque ha sido aceptado

ampliamente (Grant, 1963; Dobzhansky, 1970; White, 1978), continúa generando controversia (Mayr, 1992).

Diferentes han sido las críticas al CBE, pero quizás la más importante alude al criterio de aislamiento reproductivo, por cuanto han sido variadas las interpretaciones sobre este criterio y en especial sobre el entrecruzamiento. Algunos autores han considerado que el aislamiento reproductivo entre especies debe ser absoluto y permanente (ausencia de entrecruzamiento); otros aceptan la presencia de híbridos infértiles entre las especies (existencia de entrecruzamiento). Estos aparentes extremos de interpretación son reconciliables si se acepta que la ausencia de entrecruzamiento no es condición necesaria ni suficiente para el aislamiento reproductivo (Häuser, 1987; Templeton, 1989). Por otra parte, debe entenderse el aislamiento reproductivo como el resultado de un proceso dinámico que tiende a mantener unidades discretas y discontinuas.

Paterson (1985) ha sido el crítico que más ha insistido sobre la consideración del aislamiento reproductivo ya que, a su entender, los mecanismos de este aislamiento son un producto del aislamiento geográfico más que una causal responsable de la producción de nuevas especies. Las críticas de Paterson establecen una fuerte unión entre el concepto y el proceso y son un buen ejemplo para analizar los diferentes niveles de relación que existen entre el concepto de especie y el proceso de especiación (Chandler y Gromko, 1989). El aislamiento reproductivo y la especiación pueden ser evolutivamente independientes, tal como lo señala Templeton (1989). El aislamiento reproductivo debe ser considerado sólo el producto final del proceso de especiación y no su causa. Debe estar claro que el CBE descansa sobre el aislamiento reproductivo, pero no considera a éste como originado por un proceso particular.

Por otra parte, el CBE ha sido objetado por ser un concepto restringido a organismos sexuales y porque el criterio de aislamiento reproductivo es poco práctico y no aplicable a situaciones multidimensionales en el tiempo y en el espacio. En relación a la primera objeción, es de señalar que algunos autores consideran que el CBE se puede aplicar también al mundo bacterial debido al intercambio génico que ocurre en estos procariotas (Cohan, 1994a, 1994b; Dykhuizen y Green, 1991). No hay duda de que el mismo juega un papel mucho más limitado, como fuerza de cohesión, entre poblaciones de procariotas que en las de eucariotas. En consecuencia, una especie de bacteria puede ser delimitada como

grupo de líneas que se recombinan entre sí pero no con otras líneas de otros grupos, tal como lo concibe Wiley (1978, ver Cuadro 1, 8) en su definición de especie evolutiva. En el caso de los virus, también se ha propuesto una definición que se relaciona al CBE en tanto que se considera a la especie de virus como una población con un acervo genético común (Ackermann *et al.*, 1992; ver Cuadro 1, 16-d).

En 1982, Mayr redefine el CBE como una comunidad (reproductiva) de poblaciones, reproductivamente aislada de otras y que ocupa un nicho específico en la naturaleza. Se considera al nicho como la tolerancia intrínseca de los individuos a distintos factores ambientales, que determina el rango ambiental en el cual los individuos son potencialmente capaces de sobrevivir y reproducirse. Este nuevo CBE incorpora las especies asexuales al considerar que la especiación no se completa por la adquisición de aislamiento reproductivo sino que requiere además de la adquisición de adaptaciones que permiten la coexistencia con competidores potenciales. Esta nueva definición ha sido fuertemente cuestionada (Hengeveld, 1988) por varias razones, entre las que destacan: el hecho de que tanto la definición de nicho como de población tienen problemas y que la inclusión del concepto de nicho puede restringir aún más la definición de especie al reino animal.

El concepto de reconocimiento de especie

Este concepto fue propuesto por Paterson (1978, 1985) quien considera que la reproducción sexual es fundamental y que las especies son una consecuencia incidental en la evolución del sexo. Las especies se establecen por la adaptación de un sistema de fertilización para asegurar una fertilización efectiva en un nuevo hábitat. La especie queda definida como la más elemental población de organismos biparentales los cuales comparten un sistema de fertilización.

De acuerdo a este concepto, los miembros de una especie comparten un sistema específico de reconocimiento de la pareja, adaptado para funcionar eficientemente en los hábitats preferidos y asegurar un efectivo apareamiento. Una nueva especie se origina cuando todos los miembros de una pequeña y aislada subpoblación de una especie parental adquieren un nuevo sistema de reconocimiento.

Paterson argumenta que el aislamiento es una función irrelevante en el proceso de especiación y sostiene que cuando el sistema de reconocimiento

de pareja se alcanza, la hibridación no es posible; en consecuencia, especies que forman híbridos en las zonas de contacto no pueden ser separadas como especies. Esta deducción ha sido el aspecto más débil de la propuesta de Paterson. Las supuestas ventajas de este concepto (ver Masters y Spencer, 1989) han sido calificadas como ilusorias por Coyne *et al.*, (1988) al analizar diferentes debilidades que se le atribuyen al CBE frente al concepto de reconocimiento de especie.

El concepto de cohesión de especie.

Este concepto considera a la especie como la población más elemental de individuos que poseen el potencial para la cohesión fenotípica a través de mecanismos intrínsecos de cohesión (Templeton, 1989). Este concepto pone énfasis en los factores que originan grupos de organismos que mantienen similitud en la morfología, la biología, la ecología, el comportamiento y la genética.

El concepto de cohesión de especie (CCE) se puede relacionar fácilmente con los mecanismos estructurales de la genética de población y permite el entendimiento de la especiación como un proceso evolutivo; es decir, la especiación se considera como la evolución de los mecanismos de cohesión y no de los mecanismos de aislamiento. Templeton considera dos grandes mecanismos de cohesión: la intercambiabilidad genética y la intercambiabilidad demográfica. El primero se refiere a la difusión de nuevas variantes genéticas a través del flujo génico, por medio de: a) los mecanismos que promocionan la identidad genética a través del flujo génico (ej. sistema de fertilización y sistemas de desarrollo), y b) los mecanismos de aislamiento que preservan la identidad genética por ausencia de flujo génico con otros grupos. La intercambiabilidad demográfica toma en consideración los factores que definen el nicho fundamental y los límites de la dispersión de nuevas variantes genéticas a través de la deriva génica y la selección natural.

Con el CCE, una "buena" especie puede ser definida como aquella con un nivel propio de intercambiabilidad genética y demográfica, más que por el flujo de genes, el cual es el componente más importante de los modelos alternativos. Además, el concepto de cohesión puede ser aplicado a un rango de organismos con diversas estrategias reproductivas y estilos de vida.

King (1993) sostiene que el concepto de cohesión es una reescritura optimista del CBE, con un énfasis en aquellos factores que mantienen juntos

a los integrantes de una especie. El CCE considera que los mecanismos de intercambiabilidad genética (flujo génico) mantienen a las especies por homogeneización de las frecuencias alélicas y este hecho ha sido criticado por Endler (1989) quien sostiene que la homogeneización es un mecanismo poco frecuente; adicionalmente, este autor señala la dificultad de determinar los mecanismos de cohesión y en consecuencia la poca operabilidad que ofrece el concepto.

Conceptos "evolutivos" de especie.

La no aplicabilidad del CBE a las secuencias temporales de especies y a los organismos uniparentales dió paso a la proposición de los conceptos así llamados "evolutivos" de especie, que se discuten a continuación.

a) El primero de ellos fue propuesto por Simpson (1961): "Una especie evolutiva es un linaje (una secuencia de ancestro-descendiente), que evoluciona unitariamente en papeles y tendencias y separadamente de otros linajes". Este concepto considera la secuencia paleontológica, a las especies, como linajes temporales y cambiantes en el tiempo, de tal manera que el nombre de la especie puede ser asignado a formas fenotípicamente distintas dentro de un linaje. Algunos filogeneticistas actuales no aceptan este enfoque de la evolución filética de las especies porque consideran a la especiación como un proceso dicotómico. Este concepto evolutivo de especie ha sido considerado como una descripción tipológica que ignora la existencia de especies crípticas y politípicas y que por otra parte minimiza los factores responsables que causan y mantienen las discontinuidades entre las especies. Pero la crítica más importante se refiere a la existencia de múltiples especies en un simple linaje no ramificado.

b) En 1978, Wiley propuso otro concepto sobre la especie evolutiva: Una especie es un simple linaje de poblaciones de organismos los cuales mantienen su identidad compartiendo tendencias evolutivas y destino histórico diferentes a otros linajes. Se concibe la especie como la unidad más irreductible de la evolución, una entidad histórica, temporal y espacial que, más que cambiar, mantiene su identidad en el proceso de la evolución. La identidad no se refiere al estancamiento o ausencia de cambios en sus características. Que un grupo de organismos sea o no una especie, es una hipótesis a

ser evaluada. Las evidencias que pueden ser utilizadas para evaluarlo se extraen de diferentes fuentes: genética, fenética, espacial, temporal, ecológica, bioquímica y/o comportamental.

A pesar de que ambas definiciones de especie incluyen los complejos de especies asexuales, presentan algunas diferencias. Mientras que Wiley considera que la especie del pasado y la del presente son la misma especie evolutiva, Simpson sostiene que se pueden definir especies sucesivas dentro de un linaje.

Las debilidades de estos dos conceptos de especie evolutiva descanzan en los vacíos del registro fósil, que hacen imposible distinguir entre eventos cladogénicos (formación de estirpes diferenciadas) y la migración, y a la consideración de que las especies extintas son comparables a las morfoespecies existentes.

c) Otro de los conceptos evolutivos de especie es el denominado concepto ecológico de especie, el cual fue propuesto por Van Valen (1976) en los siguientes términos: "Una especie es un linaje (o un conjunto estrechamente relacionado de linajes) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente a la de otros linajes en ese rango y que evoluciona separadamente de otros linajes que están fuera de tal rango". Una zona adaptativa es una parte del conjunto de espacio y recursos y una especie puede ocupar más de una zona adaptativa. Los rangos a que se refiere Van Valen son tanto geográficos como temporales. Por considerarlo de poca importancia evolutiva, no se incluye el aislamiento reproductivo en este concepto.

Esta definición presenta dos grandes problemas: la dificultad de cuantificar los rangos y las zonas adaptativas y el hecho de que dos especies pueden estar ocupando el mismo nicho.

d) Otros conceptos se basan en la filogenia, y son llamados conceptos filogenéticos de especie. Se considera una especie filogenética a un irreductible grupo de organismos que poseen al menos un carácter diagnóstico no compartido con otro grupo (Baum, 1992). Los caracteres usados en la diagnosis de las especies pueden ser morfológicos, comportamentales o químicos, a condición de que se pueda inferir que tengan base genética. Por otra parte, los caracteres diagnósticos deben ser fijados en unidades reproductivamente cohesivas; esto significa que miembros de una simple pobla-

ción biológica (ej.: machos y hembras) no pueden ser asignados a dos especies diferentes.

De acuerdo a Cracraft (1983, 1989) una especie debe ser definida más bien a partir de la perspectiva de los resultados de la evolución, que del proceso que produce ese resultado. Este autor concibe a la especie filogenética como el más pequeño grupo de individuos que puede ser diagnosticable a partir de otras especies y dentro del cual hay un patrón parental de caracteres diagnósticos transferidos de ancestros a descendientes.

Entre las limitaciones al concepto filogenético de especie, se señalan el hecho de que diferentes caracteres diagnósticos pueden no coincidir con la especie morfológica y la dificultad de establecer el ancestro (ente hipotético). Este concepto tiene la potencialidad de crear un desbalance enorme entre los *taxa* si se reconoce cada una de las entidades detectadas.

¿Cuál es el concepto de especie que más conviene?

La proliferación de conceptos de especie (ver la reciente versión genética del CBE, propuesta por Mallet, 1995) evidencia que se continúa en la búsqueda de un concepto general que designe las entidades discretas que componen la naturaleza y que son producto de largos procesos de evolución, no muy bien conocidos. Si consideramos que el número real de "especies" del planeta se desconoce, habiéndose estimado entre 1,4 (Lévêque y Galchant, 1992) y 30 millones de especies (Wilson, 1992; May, 1992), debemos aceptar que estamos frente a un reto de inmensurables dimensiones. No es de extrañar entonces que existan autores que tienen planteamientos de tipo pesimista. Por ejemplo, Howard (1988) es de la opinión de que "el problema especie es perenne"; mientras que el propio Mayr (1992) al mismo tiempo que defiende el CBE, opina que "el problema especie es el más viejo y frustrante problema de la biología". Además, ciertos argumentos como el de la falta de unificación que sufre la teoría evolutiva en relación con los modos o procesos involucrados en el origen de las nuevas especies (Carson, 1985), contribuyen a crear una gran inquietud en torno al concepto de especie. Ante esta situación y desde el contexto optimista, surge de manera inmediata la siguiente pregunta: ¿qué atributos debe tener un concepto de especie para ser satisfactorio?

De acuerdo a Häuser (1987) los atributos generales del concepto

especie deben ser: universalidad, aplicabilidad práctica y criterio decisivo. Ninguno de los conceptos de especie, mencionados anteriormente, posee la totalidad de estos atributos. Hull (1995) evalúa varios conceptos de especie a través de cuatro criterios: generalidad, operacionalidad, significado teórico y sentido común. Los conceptos analizados por Hull fueron: a) el fenético (Sneath y Sokal, 1973; ver Cuadro 1); b) el biológico, en el cual incluye el de reconocimiento; c) el evolutivo (Simpson, 1961; Wiley, 1978); d) el monofilético (Rosen, 1979; ver Cuadro 1); y e) el de diagnóstico (Eldredge y Cracraft, 1980; Nixon y Wheeler, 1990; ver Cuadro 1). Este autor considera que, a excepción del CBE, todos los conceptos son generales, que sólo dos de ellos, el fenético y el de diagnóstico, son operativos y uno (monofilético) medianamente operativo y, en cuanto al significado teórico y al sentido común, se destacan el biológico y el evolutivo. Hull concluye que ninguna clasificación es la mejor para todo los propósitos e inevitablemente es conveniente el pluralismo. Esta posición es también compartida por Mishler y Donoghue (1982) quienes consideran que una variedad de conceptos de especies es necesaria a fin de abarcar la complejidad de los patrones de variación de la naturaleza. En otras palabras, si las "situaciones especies" son diversas, entonces una variedad de conceptos puede ser necesaria y deseable a fin de reflejar esa complejidad. La diversidad de conceptos de especie representa, a juicio de Reig (1968), distintos grados de aproximación al conocimiento de una realidad única, pero también es producto de las limitaciones e incoherencias de los postulados de la actual teoría evolutiva. Lo atractivo de una posición pluralista no resuelve los problemas de orden práctico ni evita los riesgos de discusiones estériles en la defensa de un concepto frente a otro.

En el contexto de la relación entre especie y biodiversidad, cabe plantearse ahora otra pregunta: ¿Qué concepto de especie debemos usar para hacer frente al reto de conocer, utilizar y conservar la biodiversidad del planeta? La mayoría de los biólogos que se ocupan de la sistemática de plantas y animales usan el CBE en conjunto con la descripción de la morfoespecie (King 1993). Si aceptamos el CBE, el aislamiento reproductivo y los mecanismos que lo originan constituirán elementos claves en el conocimiento de la biodiversidad de las especies. Si por el contrario aceptamos otro concepto, como por ejemplo el de cohesión de especie, serán entonces los mecanismos de intercambiabilidad genética y demográfica los elementos básicos para

la determinación de las especies y el conocimiento de su diversidad. Desde nuestra experiencia, en particular en el campo de la citogenética evolutiva, a través de la cual se ha podido evidenciar que cambios cromosómicos en roedores suramericanos pueden estar actuando como mecanismo de aislamiento reproductivo y, en consecuencia, delimitando especies (Aguilera *et al.*, 1995a,b), nos atrevemos a tomar partido por el CBE. Este concepto, a pesar de ser poco operativo (Hull, 1995), tiene la ventaja de ser ampliamente utilizado, hasta en el ámbito de los procariontes (Cohan, 1994a, 1994b; Dykhuizen y Green, 1991) y a juicio de varios autores permanece como la mejor definición de especie (Coyne *et al.*, 1988; Mayr, 1992; King, 1993).

En este momento de la reflexión podemos recapitular y enfatizar dos aspectos: uno, el de la importancia de lo que se concibe como especie y otro, el de las decisiones y acciones de tipo práctico que involucra adoptar un determinado concepto, así como la delimitación de las unidades de estudio. Con relación a lo primero se puede asegurar que este tema continuará siendo primordial en el desarrollo teórico de la biología evolutiva y básico para el desarrollo conceptual de la biodiversidad. Con respecto al segundo aspecto, señalamos que es el gran reto de la biodiversidad por cuanto su utilización impone su conocimiento. Catalogar la flora y la fauna del planeta (y el mundo microbiano: Baskin, 1994) se ha convertido en una necesidad impostergable, aunque el conteo de especies a través del espacio y del tiempo siempre tenga una cierta ambigüedad (O'Hara, 1994).

Valores de la biodiversidad

En el "Convenio sobre la Diversidad Biológica" (NU, 1992) se establece que: "la conservación de la diversidad biológica es de interés común para toda la humanidad"; y al lado de esta afirmación se manifiesta preocupación por la considerable reducción de la diversidad biológica, como consecuencia de determinadas actividades humanas y por la falta de información y conocimiento sobre la biodiversidad. Surge ahora una nueva inquietud: ¿Cómo podemos contribuir a evitar la pérdida de la diversidad de especies?

En primer lugar, consideramos que todos los esfuerzos tendientes al conocimiento de la diversidad biológica, tanto en el plano teórico (ej.: concepto de especie y de biodiversidad) como en la práctica (inventarios, monitoreos, definición de políticas, etc.), así como la conservación *in situ* de los ecosistemas y hábitats, son vitales. Sin em-

bargo, teniendo presente que la biodiversidad, además de ser un concepto teórico en pleno desarrollo conceptual (¿o un mito conveniente? ver Ghilarov, 1996), se ha convertido en un vocablo popular para científicos, políticos, celebridades y público en general, es conveniente optar como estrategia inmediata, y de acceso a la mayoría, el conocer y resaltar los valores de la biodiversidad.

Es por ello que incluimos algunas ideas sobre los denominados valores de la biodiversidad. Esta catalogación, a pesar de ser cuestionada (Norton, 1992; Ehrenfeld, 1992), es una aproximación válida en la búsqueda de un enfoque y lenguaje común que nos permita establecer diálogos y ofrecer conocimientos a un universo ajeno a discusiones específicas en el contexto del pensamiento científico.

El otorgarle diferentes valores a la biodiversidad como lo son: el ético, el estético, el económico (directo e indirecto) y el de servicio (West, 1993; Ehrlich y Ehrlich, 1992) o los asignados por Lévêque y Glachant (1992): valor de uso, valor ecológico, valor de opción y valor de existencia, no sólo representa una concepción multidimensional de la "riqueza" contenida en la naturaleza sino un reconocimiento a la complejidad de los retos que esta sociedad produce y enfrenta al mismo tiempo.

Los valores éticos y estéticos de la biodiversidad contribuyen a su defensa pero no son determinantes para lograr el uso adecuado de la misma por parte de la sociedad, mientras que el valor económico ha sido una de las causas del deterioro del planeta, con las consecuentes pérdidas de diversidad biológica (Perrings *et al.*, 1992; Ehrlich, 1992; Lévêque y Glachant, 1992; Lugo, 1992; Lugo *et al.*, 1993). Los valores económicos directos que se obtienen de la explotación de bosques, mares, tierras cultivadas, fauna silvestre y extracción de principios activos de medicamentos, entre otros, han sido pilares fundamentales en la construcción del mundo actual. Más recientemente, han cobrado importancia los llamados valores económicos indirectos que se refieren a los servicios que prestan los ecosistemas con relación al clima, agua, suelos, nutrientes, desechos, curso de los ciclos biogeoquímicos, control de plagas, procesos de polinización (Ehrlich y Ehrlich, 1992). Los análisis y las proposiciones sobre el valor económico de la biodiversidad son abundantes (Munasinghe, 1992; Bishop, 1993; Hanemann, 1992; Norton, 1992; Randall, 1992; Swanson, 1992; Perrings, *et al.*, 1992; Wells, 1992) y ellos serán insumos fundamentales en la toma de decisiones en el mercado internacional.

Existe un valor que, a nuestro juicio, tiene una gran importancia y que se corresponde con un nivel de organización de la diversidad biológica, complejo e inseparable de la teoría evolutiva. Nos referimos al valor ecológico de la diversidad. Como se señaló al inicio, el concepto de biodiversidad es indisoluble del concepto de especie y en el contexto de las reflexiones sobre una "utilización sostenible" de los componentes de la biodiversidad surgen muchas preguntas que están vinculadas a la dimensión de la diversidad ecológica, como, por ejemplo: ¿En qué medida la productividad de un ecosistema es dependiente de la biodiversidad? ¿Cuál es la importancia de la biodiversidad en los ciclos biogeoquímicos? ¿Es la biodiversidad responsable del funcionamiento eficiente y de la estabilidad de los ecosistemas? ¿Son las especies o conjuntos de especies mejores indicadores del "stress" del sistema que las propiedades funcionales del sistema? (di Castri y Younes, 1989). Estas preguntas están vigentes porque hasta ahora no existen evidencias concluyentes entre las relaciones de la biodiversidad y las propiedades de los ecosistemas. En las preguntas mencionadas, el actor fundamental sigue siendo la especie y, cualquiera sea su acepción, debemos estar conscientes de que de las especies, de su carácter único, depende el futuro de la biosfera.

Creemos que hay un valor que no queda expresado claramente y que debe ser reivindicado. Se trata del valor científico, el de ofrecer conocimiento sobre el origen de la diversidad biológica y el mantenimiento de los procesos y mecanismos evolutivos. Este valor es pieza fundamental en el proceso del desarrollo y bienestar de la sociedad. El hombre, en tanto que especie con atributo de racional y en su condición de especie dominante de la biosfera, tiene la responsabilidad de buscar información sobre su origen y el de las otras especies sobre el planeta, como una condición básica para poder utilizar racionalmente la biodiversidad. Estamos en una nueva etapa en el desarrollo de la teoría evolutiva, llamada Teoría Jerárquica de la Evolución o Teoría Integrativa de la Evolución (Reig, 1989). Esta nueva formulación deberá dar explicaciones de la interacción de los diferentes niveles de organización biológica y es por ello que la biodiversidad, como concepto, jugará un papel protagónico.

La biodiversidad en el futuro

Un último aspecto al que queremos referirnos es el de la toma de decisiones con relación a la conservación de la biodiversidad. La meta de esta con-

servación ha sido definida como la de respaldar un desarrollo sustentable protegiendo y usando los recursos biológicos sin reducir la variedad mundial de genes y especies, ni destruir hábitats y ecosistemas importantes (WRI, UICN y PNUMA, 1992). La estrategia básica pasa por estudiar la biodiversidad en sus diferentes niveles jerárquicos. En este contexto, todos los estudios revisten importancia, desde las proposiciones sobre los inventarios y monitoreos, tanto intensivos como extensivos (di Castri *et al.*, 1992), hasta la necesidad de tener una mejor comprensión del significado ecológico de los cambios que están ocurriendo en el planeta (di Castri y Younes, 1989).

Surge una última pregunta: ¿Quiénes van a llevar a cabo los estudios? A sabiendas de que la mayoría de las investigaciones sobre la diversidad de especies han sido acometidas por taxónomos de los países desarrollados en instituciones tales como: el Instituto Smithsonian, el Herbario y el Museo de la Universidad de Harvard, el Jardín Botánico de Missouri, el Museo de Historia Natural de París, el Instituto Komarov de Leningrado (Solbrig, 1991), es ineludible la concertación de colaboración entre investigadores de los países desarrollados y no desarrollados, con la ventaja de que la mayor diversidad de especies se encuentra en los segundos (países tropicales). Pero la decisión sobre lo que debemos estudiar en este momento se ha convertido en una decisión de Estado por cuanto, como reza el Convenio de la Diversidad Biológica "Los Estados tienen derechos soberanos sobre sus propios recursos biológicos". Nuestros países deben asumir el reto de invertir en la formación de personal técnico y profesional que se ocupe de estudiar la biodiversidad. Hoy, más que nunca, necesitamos preparar a nuestros taxónomos, geneticistas, ecólogos, geógrafos y, en general, a los investigadores para que contribuyan a responder a las preguntas, tanto teóricas como prácticas, que se están planteando.

En conclusión, la respuesta a ¿qué es una especie? debe contribuir a que la utilización de sus referentes reales satisfaga las necesidades de alimentos, de salud, así como de otros requerimientos de nuestros pueblos, y a ofrecer nos mayor conocimiento sobre la biodiversidad del planeta para poder contribuir al denominado desarrollo sostenible. El conocimiento científico, a través de la elaboración de conceptos, hipótesis, leyes y teorías, es muy valioso y sirve "como herramienta para domar la naturaleza y remodelar la sociedad" (Bunge, 1981).

Finalmente, consideramos que en este momento lo importante

y estratégico es utilizar el concepto que, teniendo significado teórico, ofrezca ventajas prácticas, a la par que se continúe en la búsqueda o la redefinición del concepto de especie y no perder de vista que la diversidad de especies, que hoy parcialmente conocemos, es el resultado de complejos procesos evolutivos, que en la mayoría de los casos ignoramos y que pocas veces podemos interpretar.

REFERENCIAS

- Ackermann, H. W.; DuBow, M. S., Jarvis, A. W.; Jones, L. A.; Krylov, V. N.; Maniloff, J.; Rocout, J.; Safferan, R. S.; Schneider, J.; Seldin, L.; Sozzi, T.; Stewart, P. R.; Werquin, M. and Wünsche, L. (1992): "The species and its application to tailed phages" *Archives of Virology*. 124: 69-82.
- Aguilera, M.; Pérez-Zapata, A. and Martino, A. (1995a): "Cytogenetics and karyosystematics of *Oryzomys albigularis* (Rodentia, Cricetidae) from Venezuela" *Cytogenetics and Cell Genetics*. 69: 44-49.
- Aguilera, M.; Reig, O. A. and Pérez-Zapata, A. (1995b): "G- and C-banding karyotypes of spiny-rats (*Proechimys*) of Venezuela" *Revista Chilena de Historia Natural*. 67:185-196.
- Angermeier, P. L. and Karr, J. R. (1994): "Biological integrity versus biological diversity as policy directives" *BioScience*. 44: 690-697.
- Baskin, Y. (1994). "Ecosystem function of biodiversity". (Regarding ideal levels of species richness, the data are few and unclear). *BioScience*. 44: 657-660.
- Baum, D. (1992). "Phylogenetic species concepts". *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 1-2.
- Bawa, K.; Schaal, B.; Solbrig, O., Stearns, S., Templeton, A and Vida, G. (1991). "Biodiversity from genes to the species" In: O. Solbrig (ed.): *From Genes to Ecosystems. A Research Agenda for Biodiversity*. International Union of Biological Sciences, Cambridge, Mass. pp. 15-36.
- Bishop, R. C. (1993). "Economic efficiency, sustainability and biodiversity". *Ambio*. 22: 69-73.
- Bunge, M. 1981. *La Ciencia, su método y su filosofía*. Ediciones Siglo Veinte, Buenos Aires.
- Carson, H. L. (1985). "Unification of speciation theory in plants and animals" *Systematic Botany*. 10: 380-390.
- Chandler, C. R. and Gromko, M. H. (1989). "On the relationship between species concepts and speciation processes". *Systematic Zoology*. 38: 116-125.
- Cohan, F. M. (1994a). "The effects of rare but promiscuous genetic exchange on evolutionary divergence in prokaryotes" *The American Naturalist* 143: 965-986.
- Cohan, F. M. (1994b). "Genetic exchange and evolutionary divergence in prokaryotes" *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 175-180.
- Coyne, J. A., Allen Orr, H. and Futuyma, D. J. (1988). "Do we need a new species concept?" *Systematic Zoology*. 37: 190-200.
- Cracraft, J. (1983). "Species concepts and speciation analysis" *Current Ornithology*. 1: 159-187.
- Cracraft, J. (1989). "Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation". In: D. Otte and J. A. Endler (eds.): *Speciation and its*

- consequences. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts: pp. 28-59.
- Cronquist, A. (1978). "Once again, what is a species?" In: J. A. Romberger (ed.) *Biosystematics in Agriculture*. Beltsville Symposia in Agricultural Research 2. Allanheld, Osmun and Co. Montclair, New Jersey: pp. 3-20.
- di Castri, F. and Younes, T. (1989). *Ecosystem Function of Biological Diversity*. Biology International, International Union of Biological Sciences. Special Issue 22.
- di Castri, F.; Vernhes, J. R. and Younes, T. (1992). *Inventoring and monitoring biodiversity. A proposal for an international network*. Biology International, International Union of Biological Sciences. Special Issue-27. Paris.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. First edition. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky T.; Ayala, F. J.; Stebbins, G. L. and Valentine, J. W. (1977). *Evolution*. W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- Doyen, J. T. and Slobodchikoff, C. N. (1974). "An operational approach to species classification". *Systematic Zoology*. 23: 239-247.
- Dykhuizen, D. E. and Green, L. (1991). "Recombination in *Escherichia coli* and the definition of biological species" *Journal of Bacteriology*. 73: 7257-7268
- Ehrenfeld, D. (1992). "Why put a value on biodiversity?" In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 212-216.
- Eldredge, N. and Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- Ender, J. A. (1989). "Conceptual and other problems in speciation". In D. Otte and J. A. Ender (eds.): *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts: pp. 625-648.
- Ehrlich, P. R. (1992). "The loss of diversity, causes and consequences". In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington. pp. 21-27
- Ehrlich, P. R. and Ehrlich, A. H. (1992). "The value of biodiversity" *Ambio*. 21: 219-226.
- Ghilarov, A. (1996) "What does 'biodiversity' mean - scientific problem or convenient myth" *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 304-306.
- Ghiselin, M. T. (1975). "A radical solution to the species problem" *Systematic Zoology*. 23: 536-544.
- Gez H. 1992 "The objective case for conservation" *Nature*. 357 (6380): 639
- Grant, V. (1963). *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. (1994). "Evolution of the species concept" *Biol. Zent. bl.* 113: 401-415.
- Halfiter, G. and Ezeurra, E. (1992). "¿Qué es la Biodiversidad?" In G. Halfiter (ed.): *La Diversidad Biológica de Iberoamerica. Acta Zoológica Mexicana*. Vol. Especial. México: pp. 4-24.
- Hanemann, W. M. (1992). "Economics and the preservation of biodiversity" In E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 193-199.
- Häuser, C. L. (1987). "The debate about the biological species concept - a review" *Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik. Evolutionsforschung*. 25: 241-257.
- Hengeveld, R. (1988). "Mayr's ecological species criterion". *Systematic Zoology*. 37: 47-55.
- Henning, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana, IL.
- Howard, D. J. (1988). "The species problem". *Evolution*. 42: 1111-1112.
- Hull, D. L. (1995). The ideal species definition and why we can't get it. *Manuscrito conferencia dictada en la Universidad Simón Bolívar*, Caracas, Venezuela.
- King, M. (1993). *Species Evolution. The role of chromosome change*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kornet, D. J. (1993). "Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept". *Journal of Theoretical Biology*. 164: 407-435.
- Lévêque, F. and Glachant, M. (1992). "Diversité génétique. La gestion mondiale des ressources vivantes". *La Recherche*. 23: 114-123
- Lugo, A. E. (1992). "Estimating diversity in coastal zones and oceans". In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 58-70.
- Lugo, A. E.; Parrota, J. A. and Brown, S. (1993). "Loss in species caused by tropical deforestation and their recovery through management". *Ambio*. 22: 106-109.
- Mallet, J. (1995). "A species definition for the modern synthesis". *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 294-299.
- Masters, J. C. and Spencer, H. G. (1989). "Why we need a new genetic species concept". *Systematic Zoology*. 38: 270-279.
- May, R. M. (1992). "Past efforts and future prospects towards understanding how many species there are". In O. T. Solbrig, H. M. van Emden and P. G. W. J. van Oordt (eds.): *Biodiversity and Global Change*. Monograph N° 8, International Union of Biological Sciences. Paris: pp. 71-81.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press. Cambridge.
- Mayr, E. (1982). "Processes of speciation in animals". In: C. Barigozzi (ed.): *Mechanisms of Speciation*. Alan R. Liss, New York: pp. 1-20.
- Mayr, E. (1992). "A local flora and the biological species concept" *American Journal of Botany*. 79: 222-238.
- Michener, C. D. (1970). "Diverse approaches to systematics". *Evolution and Biology*. 4: 1-38.
- Mishler, B. D. and Donoghue, M. J. (1982). Species concepts: a case of pluralism. *Systematic Zoology*. 31: 491-503.
- Munasinghe, M. (1992). "Biodiversity protection policy: environmental valuation and distribution issues". *Ambio*. 21: 227-236.
- Naciones Unidas. (1992). Convenio sobre Biodiversidad.
- Nelson, G. and Platnick, N. (1981). *Systematics and Biogeography*. Columbia University Press, New York.
- Nixon, K. C. and Wheeler, Q. D. (1990). "An amplification of the phylogenetic species concept". *Cladistics*. 6: 211-223.
- Norton, B. (1992). "Commodity, amenity and morality: the limits of quantification in valuing biodiversity". In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 200-205.
- O'Hara, R. J. (1994). "Evolutionary history and the species problem". *American Zoology*. 34: 12-22.
- Paterson, H. E. H. (1978). "More evidence against speciation by reinforcement". *South African Journal of Science*. 74: 369-71.
- Paterson, H. E. H. (1985). "The recognition concept of species" In: E. S. Vrba (ed.): *Species and speciation*. Transvaal Museum Monograph No. 4. Transvaal Museum, Pretoria: pp. 21-29.
- Perrings, Ch.; Folke, C. and Karl-Göran, M. (1992). "The ecology and economics of biodiversity loss: the research agenda". *Ambio*. 21: 201-211.
- Randall, A. 1992. "What mainstream economists have to say about the value of biodiversity". In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 217-223.
- Reig, O. A. (1968). *Los conceptos de especie en la Biología*. Ediciones de la Biblioteca, Colección Las Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Reig, O. A. (1989). *De fósiles a genes y cromosomas. Itinerario de una indagación en la biología evolutiva*. Universitat Autònoma de Barcelona. España.
- Rosen, D. E. (1979). "Fishes from the upland and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography". *Bulletin American Museum of Natural History*. 162: 267-376.
- Shaposhnikov, G. Ch. (1966). "The origin and the breakdown of reproductive isolation and the species criterion". *Entomology Review*. 45: 1-18.
- Shmida, A. and M.V. Wilson. 1985. "Biological Determinants of species diversity". *Journal of Biogeography*. 12:1-20.
- Simpson, G. G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy. The Species and Lower Categories*. Columbia University Press, New York.
- Sneath, P. H. A. and Sokal, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy*. W. F. Freeman and Company, San Francisco.
- Solbrig, O. T. (1991). *Biodiversity*. Scientific issues and collaborative research proposals. Mab Digest 9, Unesco. Paris.
- Solbrig, O. T. (1992). "Biodiversity: An introduction" In: O. T. Solbrig, H. M. van Emden and P. G. W. J. van Oordt (eds.): *Biodiversity and Global Change*. Monograph N° 8, International Union of Biological Sciences. Paris: pp. 13-20.
- Swanson, T. M. (1992). "Economics of a biodiversity convention". *Ambio*. 21: 250-257.
- Templeton, A. R. (1989). "The meaning of species and speciation: A genetic perspective". In: D. Otte and J. A. Ender (eds.): *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts: pp. 3-27.
- Trueman, E. R. (1979). "Species concept". In: R. W. Fairbridge, D. Jablonski and P. Stroupsburg (eds.): *The Encyclopedia of Paleontology*. Hutchinson y Ross, Dowden: pp. 764-767.
- Van Valen, L. (1976) "Ecological species, multi-species, and oaks" *Taxon*. 25: 223-239.
- Wells, M. (1992). "Biodiversity conservation, affluence and poverty: Mismatched cost and benefits and efforts to remedy them". *Ambio*. 21: 237-243.
- West, N. E. (1993). "Biodiversity of rangelands". *Journal of Range Management*. 46: 2-13.
- White, M. J. D. (1978). *Modes of Speciation*. W. F. Freeman and Company. San Francisco.
- Wiley, E. O. (1978). "The evolutionary species concept reconsidered". *Systematic Zoology*. 27: 17-26.
- Willis, E. O. (1981). "Is a species an interbreeding unit, or an internally similar part of a phylogenetic tree?" *Systematic Zoology*. 30: 84-85.
- Wilson, E. O. (1992). "The current state of biological diversity" In: E. O. Wilson (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washington: pp. 3-18.
- WRI, IUCN and PNUMA. (1992) *Estrategia Global para la Biodiversidad. Guía para quienes toman las decisiones*. Washington.