



Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia

ISSN: 0124-4620

ISSN: 2463-1159

revistafilosofiaciencia@unbosque.edu.co

Universidad El Bosque

Colombia

Caponi, Gustavo

El concepto evolucionario de linaje*

Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia, vol. 20, núm. 41, 2020, Julio, pp. 11-39

Universidad El Bosque

Bogotá, Colombia

DOI: <https://doi.org/10.18270/rcfc.v20i41.3380>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=41468657001>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

EL CONCEPTO EVOLUCIONARIO DE LINAJE*

The Evolutionary Concept of Lineage

GUSTAVO CAPONI
Universidad Federal de Santa Catarina
Florianópolis, Brasil.
gustavoandrescaponi@gmail.com



RESUMEN

Los linajes evolutivos son poblaciones darwinianas o grupos monofiléticos compuestos de poblaciones darwinianas, o demes, que se derivan de una población darwiniana fundacional o de la fracción de una población darwiniana. El hecho de que esas poblaciones y fracciones de poblaciones sean consideradas como demes implica que en ellas puedan registrarse procesos microevolutivos tales como selección natural, selección sexual, deriva genética, migración y mutaciones genéticas. La derivación que va de una población ancestral a una población que de ella se origine es algo real, porque los individuos del stock inicial de la población derivada guardan vínculos de filiación con los individuos de la población primitiva.

Palabras clave: evolución; filiación; monofiletismo; población; taxón; reproducción.

* Este artículo se debe citar: Caponi, Gustavo. "El concepto evolucionario de linaje". *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia* 20.41 (2020): 11-39. <https://doi.org/10.18270/rcfc.v20i41.3380>

ABSTRACT

Evolutionary lineages are, either Darwinian populations, or monophyletic group composed of Darwinian populations, or *demes*, that are derived from a foundational Darwinian population, or from a portion of a Darwinian population. That these populations, and portions of populations, are considered as demes implies that they can register microevolutionary processes such as natural selection, sexual selection, genetic drift, migration and genetic mutation. The derivation that goes from an ancestral population to a population that originates from it, is something real; because the individuals of the initial stock of the derived population have material links of filiation with the individuals of the primitive population.

Keywords: evolution; filiation; monophyly; population; taxon; reproduction.

1. INTRODUCCIÓN

Con Darwin (1859)¹ la taxonomía biológica comenzó a ser entendida, por lo general, y con mayor o menos rigor, como filogenia.² En ese marco, los diferentes taxones pasaron a ser considerados como linajes y no ya como clases, naturales o artificiales, que pudiesen delinarse en virtud de afinidades morfológicas, organizacionales o de alguna otra naturaleza. Asumiendo esa perspectiva filogenética, expresiones como *Felis leo* y *Vertebrata* ya no designarían clases a la cual pertenecerían todos los

¹ Sobre este punto la literatura secundaria es unánime. Como ejemplos, véase: Hennig (1968), Eldredge y Cracraft (1980), Mayr (1998), Tassy (1998), Llorente (1998), Le Guyader (2003) y Richards (2009).

² Con esto quiero aludir a la sistemática filogenética (Hennig 1968; Eldredge y Cracraft 1980), pero también a la clasificación darwiniana tradicional propugnada por Simpson (1945, 1961) y Mayr (1998). Lo mismo se aplica, además, para los enfoques que los evolucionistas del siglo XIX, como Haeckel (1947), Gaudry (1878) y Ameghino (1915), le dieron a las clasificaciones que ellos desarrollaron (Tassy 1998; Caponi 2017).

animales que comparten ciertas características particulares. En lugar de eso, ambos términos, al igual que todos los nombres de subespecies o de especies, y que todos los nombres de taxones superiores, pasarían a ser pensados como designaciones de entidades concretas producidas por la evolución y sujetas, ellas mismas, a cambios evolutivos, e incluso a la extinción. Puede decirse incluso que el linaje es el locus, o el paciente, privilegiado del cambio evolutivo: son ellos los que evolucionan. Anagénesis, cladogénesis, evolución del área geográfica y extinción son cosas que les ocurren a los linajes. Sin embargo, a pesar de su centralidad ontológica para la biología evolucionaria, la noción de linaje está lejos de tener contornos bien delimitados.

Esto es así porque esta noción es una especificación de otra más general, precientífica y no claramente delimitada, que puede usarse para referirse a entidades muy diferentes de aquellas a las que esta alude dentro de la biología evolucionaria. Además, aún dentro de las propias ciencias de la vida, el término puede emplearse de una manera diferente de aquella que se da en la biología evolucionaria. Por eso, para que la noción evolucionaria de linaje quede bien delimitada, es necesario que pueda ser claramente distinguida de otros posibles significados que el término “linaje” puede adoptar. Mi objetivo, por lo tanto, es caracterizar los linajes evolutivos como poblaciones darwinianas (demes) o como grupos monofiléticos de tales poblaciones, considerando que dichas poblaciones, al igual que las especies, también pueden pensarse como grupos monofiléticos. Luego, para delimitar la noción de población darwiniana, y la propia noción evolucionaria de linaje, apelaré a la distinción entre reproducción ontogenética y reproducción malthusiana. Por último, me referiré a la relación progenitor-progenie, que es el vínculo constitutivo de los linajes.

2. PRIMERA APROXIMACIÓN A LA NOCIÓN EVOLUCIONARIA DE *LINAJE*

Las diferentes definiciones de la noción evolucionaria de *linaje* indican que esta carece de contornos bien delimitados. Douglas Futuyma, por ejemplo, la caracteriza como una “serie temporal de poblaciones que guardan relaciones de ancestro-des-

endencia” (2005 549) y dice que la palabra “usualmente alude a única especie en evolución”, pero que también puede referirse a “múltiples especies que descienden de un ancestro común”. Por su parte, Alan Templeton la asocia a una única población. Para él, un *linaje evolutivo* es “una población que mantiene una continuidad genética y una unidad durante muchas generaciones debido a que hay muy poco o ningún intercambio reproductivo con otras poblaciones” (2018 448). Mientras tanto, Stanley Salthe considera que el término es equivalente de grupo monofilético. Para él, en el contexto de la biología evolucionaria, un linaje es “la extensión en el tiempo de una serie de especies que han descendido de una única forma ancestral” (Salthe 1985 296). Así, mientras Salthe entiende que la noción de linaje es solo aplicable a taxones supraespecíficos. Templeton se posiciona en el otro extremo y afirma que solo es aplicable a una única población con la condición, incluso, de que ella evolucione de forma preponderantemente aislada. Futuyma, por su parte, entiende que la noción de linaje se aplica tanto en el nivel supraespecífico como en el subespecífico.

Podría decirse, por eso, que la definición de Futuyma se adecuaba más al uso que la mayor parte de los biólogos evolucionarios efectivamente hacen de ese término. En lo que a eso atañe, las definiciones de Salthe y Templeton son, ambas, demasiado restrictivas; mientras que la de Futuyma parece abarcarlas. Sin embargo, aunque creo que efectivamente es así, también hay que decir que esta última es demasiado equivoca y confusa. Lo es porque si por “serie temporal de poblaciones que guardan relaciones de ancestro-descendencia” se entiende una “única especie en evolución”, entonces, por debajo de la especie no cabría distinguir sublinajes, como podrían ser las subespecies. Además de eso, en lo atinente al propio nivel de la especie, la definición de Futuyma parece dar entender que, considerada en su evolución, una especie es una serie lineal de poblaciones. Eso nos llevaría a pensar que, entendida diacrónicamente, a lo largo de su evolución, una especie sería una sucesión de poblaciones, una línea sin bifurcaciones en la que dados cualesquiera dos eslabones *X* y *Z*, *X* es ancestro, mediató o inmediato de *Z*, y este es su descendiente o *Z* es ancestro de *X*, y este es su descendiente mediató o inmediato. El correlato sincrónico de esta situación sería una especie compuesta por una única población que va cambiando a lo largo de las generaciones.

Eso, claro, podría ocurrir, pero por lo general una especie, sincrónicamente considerada, se compone de varias poblaciones. Por ese motivo, es más fácil entender las especies como colectivos de poblaciones que están insertas en diferentes comunidades ecológicas (Eldredge 1985, 1996). Pero además de que eso ya supondría hablar de varias poblaciones que coexisten, también podríamos estar forzando el modo en que el término metapoblación es usado. En el diccionario de Lincoln et ál., este se define como “grupo de poblaciones parcialmente aisladas pertenecientes a la misma especie” (2009 388). No se excluye, por lo tanto, que una especie se componga de varias metapoblaciones; y, si proyectamos diacrónicamente ese colectivo de poblaciones, y de metapoblaciones, nos encontramos con una situación en la que se rompe la transitividad y linealidad de la relación ancestro-descendiente, que está implícita en la formulación de Futuyma, que es, por otra parte, la situación que todos reconoceríamos como la más frecuente.

Allí, dos poblaciones, *X* y *Y*, pueden haber derivado de una misma población ancestral *W* sin guardar relaciones de ancestro-descendencia entre ellas, lo cual es válido para todas las poblaciones que pudiesen escindirse de *X* y *Y*: no guardarían relaciones de descendencia entre ellas, aunque todas compartirían ese ancestro común que es *W*. Como ocurre entre las especies *Homo sapiens* y *Pan troglodytes*, que comparten un ancestro común, pero no tienen relaciones de ancestro-descendencia entre ellas. Nosotros no somos ni ancestros, ni descendientes de los chimpancés, pero consideramos que somos parte del mismo linaje. Lo que contradice la definición de linaje que Griffiths y Sterelny proponen en el glosario de *Sex and Death*, según la cual este es “una secuencia de ancestros y descendientes” o de “progenitores y progenie” (1999 387). Esta incurre en el mismo error que estamos señalando en la definición de Futuyma. Lo que es incompatible con la idea de que, en la taxonomía biológica actual, los taxones son pensados como linajes.

Es claro, sin embargo, que Futuyma no ignora nada de eso. Pero es por eso mismo que cabe preguntarse por qué su delimitación de la noción de *linaje* acaba siendo tan confusa; y creo que hay una respuesta para eso: él está intentando esquivar una cuestión que quizá no precisaba discutir, pero que aquí no podemos dejar de enfrentar. Aludo a la posibilidad de proyectar la noción de monofiletismo en las

especies. Futuyma se vale de dicha noción para definir los linajes supraespecíficos, caracterizándolos como “múltiples especies que descienden de un ancestro común”, pero no dice nada semejante en el caso de las propias especies: no dice que estas últimas puedan ser entendidas como linajes compuestos por múltiples poblaciones que derivan, mediata o inmediatamente, de una única población, o metapoblación, que sería el ancestro común de todas las demás. Y no lo hace, me atrevo a decirlo, porque sabe que eso sería problemático.

Rectificando cierta imprecisión en una definición de monofiletismo previamente ofrecida por Ernst Mayr (1942), Hennig estableció que el calificativo “monofilético” debía predicarse de “un grupo de especies que descienden de una única especie (original), y en el cual aparecen a la vez reunidas todas las especies que son descendientes de esta especie original” (1968: 98). Mucha de la más reputada literatura especializada, incluyendo ahí al propio Futuyma (2005), ratifica esa delimitación del concepto (Brandon & Mishler 1996).³ Entretanto, esta parece imponernos una restricción: la noción de *monofiletismo* solo debe aplicarse a taxones supraespecíficos (Hennig 1968), y por eso no puede utilizarse en el caso de la propia especie (Eldredge & Cracraft 1980). Si Futuyma hubiese dicho que las especies podían ser entendidas como linajes compuestos por múltiples poblaciones que derivan, mediata o inmediatamente, de una única población, o metapoblación, él hubiese tenido que desacatar esa restricción, y posiblemente no le interesaba entrar en la polémica que eso suscitaría.

Hennig (1968) no ignoraba que las especies podían constituirse por hibridación de especies diferentes. Aunque aún ponía en duda de que eso pudiese ser así en el caso de los animales, lo asumía como establecido en el caso de las plantas. Y eso podía considerarse como una forma de polifiletismo, quizá de difiletismo⁴ (Brandon & Mishler 1996). Un polifiletismo que, de todos modos, no menoscabaría el mo-

³ Véase también Tassy (1998), Griffiths y Sterelny (1999), Le Guyader y Lecointre (2001), y Wiley y Lieberman (2011).

⁴ “Difilético: que se deriva de dos linajes ancestrales comunes” (Lincoln *et al.*, 2009).

nofiletismo de los grupos al que esas especies pertenecen y que tampoco sería óbice para poder considerar como monofilético al grupo de especies que pudiese resultar de dicha especie (supuestamente) “polifilética” (Hennig 1968). Al fin y al cabo, mono o polifilética, esa especie sería una, y eso determinaría el carácter monofilético del grupo que pudiese generarse a partir de ella. Hoy, además, es sabido que la especiación por hibridación también puede ocurrir en animales, como suele darse entre los pinzones de Galápagos (Grant & Grant 2008), e incluso habría que considerar ese fenómeno que, siguiendo a Lynn Margulis (1992), podría caracterizarse como especiación por simbiogénesis.⁵ Por eso, si se tienen en cuenta esos fenómenos, puede parecer conveniente definir el monofiletismo como una condición solo válida para delimitar linajes supraespecíficos, dejando que las especies se delimiten en virtud de otras consideraciones.

3. EL PROBLEMA DEL MONOFILETISMO

También es importante subrayar que, en el momento de redactar sus *Elementos de sistemática filogenética*, Hennig operaba con un concepto de polifiletismo no muy bien delimitado. Fue esa imprecisión, que de hecho no se despejó inmediatamente (Eldredge & Cracraft 1980; Panchen 1992), lo que permitió que él estableciese esa equivalencia entre polifiletismo y ancestralidad doble, la misma que hoy, conforme lo veremos un poco más abajo, ya no se aceptaría como definición de polifiletismo. En la sistemática filogenética actual, esa noción ganó contornos un poco más claros. Conforme su entendimiento más corriente, los grupos polifiléticos se componen de descendientes de uno o más ancestros no incluidos en ellos,⁶ siendo que, por

⁵ El origen de los eucariontes a partir de simbiosis entre procariontes es el ejemplo clásico de simbiogénesis (Margulis & Sagan 2008; Salgado & Arcucci 2016).

⁶ Véase Ghiselin (1997), Le Guyader y Lecointre (2001), Mai *et al.* (2001), y Wiley y Lieberman (2011).

lo general, se considera que esos ancestros se encuentran a más de dos eventos de especiación del grupo en cuestión (Griffiths & Sterelny 1999). Ese sería el caso de un agrupamiento (no natural) como el que reuniría a todos los animales homeotermos: el ancestro común de mamíferos y aves fue un ignoto y humilde lagarto poiquilotermo que también es ancestro de otros lagartos poiquilotermos (Wiley & Lieberman 2011). El ancestro común de todo ese grupo no se incluye en este último y se encuentra a una distancia de más de dos eventos de especiación de cualquier homeotermo que queramos considerar, condición, esta última, que no es satisfecha en el caso de las especies surgidas por hibridación o simbiogénesis.

Si solo se considera el requisito relativo de la exclusión de los ancestros del grupo, las especies resultantes de esos procesos parecen poder ser catalogables como grupos polifiléticos, pero, si se considera la relación inmediata que ellas guardan con esos ancestros, ese rótulo parece no caber. Entiendo, de todos modos, que hay otras razones más importantes para no considerar como grupo polifiléticos a las especies surgidas por hibridación o simbiogénesis. La primera de ellas es que, en la sistemática filogenética, un grupo polifilético se considera un grupo no natural, no real (Griffiths & Sterelny 1999; Wiley & Lieberman 2011), y no creo que nadie quiera atribuirle esa condición a una especie, sea cual sea el proceso que la originó.

La segunda, y la más fuerte de las razones para negar el polifiletismo de las especies surgidas por hibridación o simbiogénesis, reside en la simple posibilidad de sostener su monofiletismo. Dada una especie Z surgida de la hibridación de individuos de dos especies diferentes, X y Y, se puede afirmar que el ancestro común de todas las poblaciones de Z no es otro que la primera población, o metapoblación, resultante de esa hibridación, siendo a partir de ahí que las demás poblaciones de Z se habrían originado. Esto también es válido para el caso de la simbiogénesis y para cualquier otra forma de especiación.

De hecho, las reservas y las vacilaciones de Hennig, y de algunos seguidores suyos, en lo atinente al carácter monofilético de las especies no siempre fueron tenidas en cuenta. Piénsese, por ejemplo, en el concepto filogenético de especie conforme es entendido por Brent Mishler y Edward Theriot (2000). Según estos autores, la especie sería el menor grupo monofilético diagnosticable y el ancestro común

exclusivo de ese grupo sería la hipotética población fundadora de la especie (Mishler & Theriot 2000). Idea, esta última, que Mario Zunino y Claudia Palestrini (1991) ya habían enunciado, aunque suscribiendo otro concepto de especie. Según ellos:

Cuando una fracción de un conjunto poblacional unitario empieza a evolucionar independientemente de las demás poblaciones del mismo conjunto, se convierte en el ancestro tan solo de sus propios descendientes filogenéticos, y no de los descendientes de la restante parte del conjunto original (87).

Sin embargo, es claro que afirmar ese monofiletismo de la especie supone ampliar las definiciones más estrictas del monofiletismo. Esta ya no se atribuiría en virtud de la referencia a una especie, sino de la referencia a una población. Lo que no parece ser muy difícil de entender, o de concebir: en la literatura vigente no faltan definiciones de monofiletismo que aluden a un ancestro hipotético común exclusivo, sin especificar su rango taxonómico.⁷

Sabemos que no podría tratarse de un taxón supraespecífico, porque entonces ya estaríamos hablando de polifiletismo,⁸ pero eso no ocurre si, a la manera de Zunino y Palestrini, localizamos dicho ancestro en la población, o metapoblación, fundadora de una especie. Y aún podría caber la posibilidad de ir hasta un nivel inferior, al de la población, tal como lo hacen Robert Brandon y Brent Mishler (1996) cuando, al afirmar el carácter monofilético de las especies, definen un *taxón monofilético* diciendo que se trata de “un grupo que contiene todos, y solamente, los descendientes de un ancestro común, originado en un evento único”. Para ellos, ese ancestro puede ser un único ser vivo individual que se reproduce de forma asexual;

⁷ Así lo hacen Abercrombie *et ál.* (1957), Grande y Rieppel (1994), Ghiselin (1997), Le Guyader y Lecointre (2001), Le Guyader (2003) y Mai *et ál.* (2005).

⁸ La definición de grupo monofilético que da el diccionario de Lincoln *et ál.* (2009) no contempla esa restricción. Se refiere al mismo “taxón ancestral”, y eso es compatible con el polifiletismo: los tatús y los pangolines derivan de un mismo taxón, pero no existe un ancestro común exclusivo de ambos grupos.

también puede ser una familia o una población local (Brandon & Mishler 1996). No obstante, en lo que atañe al monofiletismo de las especies, no creo que se gane mucho llevando las cosas hasta ahí. La aparición de algo que pueda ser registrado como una especie supone la previa generación de una población. Por eso, en lo que concierne a la especie, la caracterización del monofiletismo propuesta por Zunino y Palestrini me parece más adecuada. Sin embargo, conforme lo veremos un poco más adelante, esa forma de definir el monofiletismo que Brandon y Mishler proponen puede servirnos para la propia población. Ahora, de todos modos, solo nos interesa la población, o metapoblación, fundadora de una especie.

Dicha población puede generarse por la fusión de otras poblaciones, o manadas, o familias, o individuos, de orígenes diversos, e incluso, en algunos casos, hasta provenientes de especies diferentes. Pero, si el monofiletismo se establece por referencia a esa población o metapoblación, y no por referencia a sus componentes, eso no trae ninguna dificultad. Por eso, la forma en que Leonardo Zunino y Claudia Palestrini pensaron este asunto me parece más adecuada, y menos problemática, que la propuesta por Robert Brandon y Brent Mishler. A partir de ahí, se puede dar una definición de grupo monofilético que sea aplicable a las especies y todos los grupos taxonómicos que se deriven de ellas. Según dicha definición, un grupo monofilético estaría compuesto por una población originaria, o fundadora de dicho grupo, y por todas las poblaciones que se hayan derivado de ella, y solo de ella, directa o indirectamente. En esa definición, además, nada va en contra de la posibilidad de que, en dicha derivación, se hayan ido produciendo diferentes procesos de especiación. Por eso, vale tanto para la especie como para los taxones supraespecíficos. La condición es que las especiaciones siempre sean entendidas a la manera de Zunino y Palestrini: teniendo su punto de partida en una única población, o metapoblación, fundadora.

Por otra parte, si recurrimos al modo de entender el monofiletismo de Brandon y Mishler, también podemos reconocer el carácter monofilético de cada una de las diferentes poblaciones de una misma especie. Se puede decir que cuando una fracción de una población se separa, formando una nueva población relativamente aislada de la primera, dicha fracción poblacional se convierte en el *stock* fundacional que define el acervo genético inicial de toda la población que se origine a partir de

allí. Lo mismo sucede en el caso de que ese stock inicial se forme por el aporte de individuos oriundos de diferentes poblaciones. Si consideramos que, a partir de un momento, ese *stock* comienza a dar lugar a una población independiente, es porque también estamos aceptando que este ya goza de una mínima autonomía evolutiva con relación a las poblaciones de las que inicialmente provinieron la mayor parte de sus efectivos.

Por supuesto, y dado que hablamos de una escisión poblacional que no envuelve especiación es de esperar que entre la nueva población y aquella, o aquellas, de la cual ella se separó continúe habiendo flujo genético. Pero si se habla de dos poblaciones independientes es porque se supone que el entrecruzamiento reproductivo entre ellas es significativamente menos intenso que el que existe entre los diferentes grupos que componen cada una de esas poblaciones. Si no fuese así, continuaríamos hablando de una misma población. Además, si se reconoce ese relativo aislamiento, también se acepta que los miembros de cada una de esas poblaciones tienden a tener más vínculos filiales entre sí que con los miembros de la otra. Admitir eso equivale a afirmar que cada una de esas poblaciones constituye un linaje relativamente independiente. Aunque esa independencia no sea tan pronunciada como la que Templeton parecía suponer en su antes mencionada definición de linaje.

Se trata, además, de una independencia menor de la que existe cuando nos referimos a especies diferentes, pero no debe olvidarse que hay poblaciones de especies distintas entre las que también puede existir un flujo genético limitado.⁹ De hecho, y como es obvio, la idea de especiación por hibridación supone esa posibilidad (Chapman & Burke 2007). Con todo, y conforme el concepto evolucionista de especie lo exige,¹⁰ ese eventual flujo genético entre dos especies diferentes no es óbice para que

⁹ Al respecto, consúltese: Templeton (1992), Coyne y Orr (2004), Grant y Grant (2008), Allano y Clamens (2010), y Samadi y Barberousse (2011).

¹⁰ El concepto evolucionario de especie, que es el que aquí estoy suponiendo, fue originalmente propuesto por George Gaylord Simpson (1951, 1961). Sin embargo, en la literatura contemporánea, la presentación de ese concepto más considerada, es la enunciada por Edward Wiley (Mayden 2002; De Queiroz 2011). Según dicha formulación, “una especie evolucionaria es un linaje único

se considere que ambas evolucionan independientemente, y es en el mismo sentido que puede decirse que dos poblaciones diferentes de una misma especie evolucionan con alguna independencia, mayor o menor, entre sí. En la medida en que sea dable verificar algún proceso microevolutivo que ocurre en una población de una especie, sin que el mismo se verifique, o tenga impacto, en las demás poblaciones de dicha especie, también se podrá decir que esa independencia se inscribe en el orden de los hechos constatables e incluso medibles. Se trata, por supuesto, de una independencia siempre reversible: si puede haber confluencia de poblaciones de distintas especies que se hibridan formando una nueva especie, es obvio que también puede haber confluencia de poblaciones de una misma especie. Y eso equivaldrá a la constitución de un del stock fundacional que determinará el acervo genético inicial de toda la población que a partir de allí se origine. Estaremos, en tal caso, ante un nuevo grupo monofilético.

Puede decirse, entonces, que el monofiletismo es predicable no solo de los grupos supraespecíficos, que eran los que Stanley Salthe contemplaba en su definición de linaje, sino también de las propias especies, que eran los ejemplos de linaje más claramente aludidos por la definición de esa noción que fue propuesta por Futuyma. Además de eso, la noción de monofiletismo también puede aplicarse a las poblaciones, flexibilizando incluso esas exigencias de marcado aislamiento reproductivo que Templeton enfatizaba. Por eso mismo, es dable decir que ella incluye todo lo que Futuyma trató de abarcar, sin demasiada claridad, en su tentativa de dar una definición que contemplara todos los usos a los que la noción de linaje se presta cuando opera en el marco de la biología evolucionaria. En ese espacio disciplinar, podemos entonces concluir que los linajes son entendidos como grupos monofiléticos, que pueden estar compuestos tanto de una población inicial, o fundacional, y de todas las poblaciones que allí se deriven, como de una única población derivada

de poblaciones ancestro-descendientes que mantiene su identidad en relación a otros linajes semejantes y que tiene sus propias tendencias evolutivas y su propio destino histórico” (Wiley 1981, 1992). En un trabajo previo me permití ensayar una mejor delimitación de ese concepto de especie (Caponi 2013).

de un stock inicial, desgajado de una población preexistente. Estas terminalidades de linajes mayores serían los menores grupos monofiléticos a ser considerados, lo que no quiere decir que se trate de especies, pues para que esto sea así dependerá de otros factores.

Sin embargo, esta última cuestión es menos importante que subrayar algo que, de no ser recordado y tenido en cuenta, puede hacernos pensar en la inviabilidad de concebir las especies y las poblaciones como grupos monofiléticos. Me refiero concretamente al hecho de que, por una exigencia conceptual que aquí asumo como válida (Amorim 1997), debemos suponer que la especiación resulta en el surgimiento de dos especies hermanas y en la extinción del ancestro de ambas, y no en la aparición de una especie a partir de otra que continúa existiendo y que puede ser considerada como ancestro de la nueva especie (Grande & Rieppel 1994; Griffiths & Sterelny 1999). Esto ya lo había establecido Hennig (1968 78) cuando afirmó que “los límites de la especie, a lo largo de la dimensión temporal”, están “indicados por dos procesos bifurcantes o divisores de especie; el primero, es aquel por el cual la especie se originó como comunidad reproductiva independiente, y el segundo, aquel mediante el cual los descendientes de esta población original dejaron de pertenecer a una comunidad reproductiva uniforme” (78).¹¹

“Desde el punto de vista de Hennig”, conforme lo explica Rieppel (2016 313), “si una especie madre (stem-species) se parte para dar origen a dos especies hijas, la propia especie madre deja de existir como especie separada”. Esa última forma de extinción se llamaría filética, y no extinción terminal (Lincoln et ál., 2009 245).

Entiendo, además, que lo que es válido para la especie también lo es para la población. Podemos aceptar que la escisión de una población en dos resulta en la aparición de dos nuevas poblaciones y en la extinción de la población inicial, y no en el surgimiento de una población a partir de otra que continúa existiendo. Es dable decir que los límites temporales de una población están indicados por dos procesos bifurcantes: aquel en el cual la población se originó y aquel en el cual cesa de existir,

¹¹ Véase también: Panchen 1992 338.

dando lugar a dos nuevos linajes. La población P que se fisiona se extingue filéticamente, originando dos poblaciones, p_1 y p_2 , que pueden ser consideradas, cada una de ellas, como grupos monofiléticos o como sublinajes integrados en un grupo monofilético mayor cuyo ancestro común privativo es P. Si no pensásemos así, si fuésemos a considerar que P continúa existiendo, tendríamos que, o bien negar su carácter monofilético, o bien concluir que ella continúa incorporar a todas las poblaciones que de ellas se escinden. Un grupo monofilético, recordémoslo, incorporar a su stock, población o especie fundadora, y a todos los linajes que de ahí deriven. Por eso, si no pensamos que ese stock, población, o especie fundadora se extingue en la cladogénesis, tendremos que aceptar que este continúa incorporar a todo lo que de él se derive.

4. LINAJES EVOLUCIONARIOS y LINAJES CELULARES

Las poblaciones son los linajes más simples, y los linajes mayores, que constituyen las unidades taxonómicas que van de la subespecie al reino, son grupos monofiléticos compuestos por una o más de tales poblaciones. De forma tal que nada puede cambiar en los linajes de orden superior, sin que algo se modifique en las poblaciones. En lo que atañe a eso, es importante subrayar que estamos hablando de poblaciones en sentido evolutivo, no en sentido meramente ecológico. Nos referimos a lo que en la literatura actual suele llamarse *deme*:¹² la población entendida como una secuencia de generaciones a lo largo de la cual pueden registrarse procesos microevolutivos como selección natural, selección sexual, deriva genética, migración y mutación genética, procesos todos, cuya ocurrencia supone que esas poblaciones están compuestas de unidades capaces de tener algún grado de éxito reproductivo independiente. Señalar esto último es muy importante para poder distinguir el concepto evolutivo-

¹² La distinción entre *deme* y población en sentido ecológico fue muy claramente establecida por Niles Eldredge (1985, 1996, 2016). La discutí en un trabajo anterior (Caponi 2016).

nario de linaje, que es el que aquí nos interesa, del concepto que suele operarse en biología del desarrollo (Chisholm 2001). Allí, en ese otro capítulo de las ciencias de la vida, que estudia la ontogenia y no la filogenia, la idea de linaje también tiene un lugar plenamente legítimo (Papaioannou 2016).

Dado que todas las células de un organismo pluricelular derivan de una única primera célula, el proceso de desarrollo de un ser vivo individual puede ser representado como un árbol cuyas ramas se van bifurcando, conforme se diferencian y especializan los diversos tipos de células que están llamados a formar los distintos tipos de tejidos y órganos de dicho individuo. Así, de la misma forma en que se habla de un árbol filogenético en el cual todas las especies, extantes y extintas, son representadas como divergencias a partir de un único ancestro común, también podríamos hablar de un árbol ontogenético en el cual los diferentes tipos de células de cualquier organismo son representados como divergencias a partir de ese ancestro común a todas ellas, al que se denomina cigoto (Wasserstrom et ál. 2008). Es más, esas divergencias entre linajes de células pueden representarse de manera análoga a como se representan las divergencias filogenéticas (Buckingham & Meilhac 2011). Del mismo en que puede discutirse si, filogenéticamente hablando, los cocodrilos son más próximos a las aves o a los lagartos, también puede analizarse si, ontogenéticamente hablando, las células adiposas son más próximas a las células epiteliales o a las nerviosas. Y, en ambos casos, las hipótesis alternativas que se formulen podrán ser representadas como cladogramas: como árboles, o grafos, de divergencias sucesivas en los cuales cada punto de bifurcación es considerado como el ancestro común de los linajes de ahí derivados.

No obstante, sin menoscabar esas analogías, también es menester apuntar una diferencia radical entre ambos tipos de linajes: nadie reconocería los linajes de células que se van diversificando en la ontogenia de un organismo multicelular como si ellos fuesen taxones merecedores de un lugar propio en el árbol de la vida. Nadie pensaría que en esos linajes de células puedan verificarse procesos microevolutivos, porque esas células no pueden tener ningún destino evolutivo que sea mínimamente distinto del destino evolutivo del organismo que ellas componen. En este sentido, la relación que Bucéfalo guarda con sus células epiteliales no tiene nada que ver con la

relación que él, el propio Bucéfalo, guarda con su especie; ni tampoco con la relación que esa especie tiene con el género al que la adscribimos. Las células de un caballo no son sublinajes suyos. Esto es así porque los linajes de células de los organismos pluricelulares no son poblaciones y, menos, gavillas de poblaciones: las células que los componen no pueden tener más éxito reproductivo que los organismos que ellas integran. Algunas de las células epiteliales de un caballo podrán ser más prolíficas que otras de sus semejantes, pero eso no los brindará mayor descendencia en la próxima generación.

En realidad, la clave para caracterizar a los linajes a los que alude la taxonomía biológica actual reside en la idea de “individualidad darwiniana”, expresión acuñada por Peter Godfrey-Smith (2009) en *Darwinian Populations and Natural Selection*. Lo hizo a partir de su definición de *población darwiniana*, entendida como “una población –una colección de cosas particulares– que tiene capacidad de someterse a selección natural” (Godfrey-Smith 2009 6). Tácitamente, yo aludí a ella cuando dije que los demes deben pensarse como compuestos de unidades capaces de tener algún grado de éxito reproductivo independiente. Es claro que lo que delimita esa clase natural es la noción de *selección natural*: no cualquier colección de cosas particulares puede experimentarla. Una montaña de granos de arena no puede tener selección natural, tampoco una manada de mulas abandonada en el desierto; aunque estas sí puedan luchar muy bravíamente por su vida. Un individuo darwiniano, dice entonces Godfrey-Smith, “es cualquier miembro de una población darwiniana” (2009 6). Aunque, atendiendo a lo aquí dicho sobre la noción de deme, también podríamos afirmar que un individuo darwiniano es cualquier miembro de una población entendida como una secuencia de generaciones a lo largo de la cual pueden registrarse procesos microevolutivos como selección natural, selección sexual, deriva genética, migración y mutación genética.

El problema, sin embargo, reside en que hasta ahí ambas definiciones de *individuo darwiniano*, la de Godfrey-Smith y la mía, adolecen de cierta circularidad. Digo esto porque es obvio que la delimitación de la clase de las poblaciones darwinianas supone saber qué cosas particulares pueden ser objeto de selección natural; y creo que puede decirse que, en lo que atañe a eso, el primer requisito a ser satisfecho

es el de tener cierta capacidad de reproducirse. Sin embargo, para que esa determinación no nos obstaculice en nuestro análisis, es necesario tener en cuenta lo que acabamos de decir sobre los linajes celulares. La noción de *reproducción* que precisamos en este momento de nuestra argumentación debe poder aplicarse a la multiplicación de las bacterias de una cierta cepa, pero no a la multiplicación de células que se da en los tejidos de un organismo pluricelular. Por eso, llamaré a esta última forma de multiplicación “reproducción ontogénica”. Mientras tanto, a lo que se da en las bacterias, y nos sirve para delimitar las nociones de individuo darwiniano y de población darwiniana, o deme, la denominaré “reproducción malthusiana”, sin olvidar que se trata de dos formas de reproducción.

Señalo esto por dos motivos. Uno de ellos es que, más adelante, voy a aludir a la noción general de *reproducción* en general, sin introducir la diferencia entre la *reproducción ontogénica* y *reproducción malthusiana*. Pero aquí el más importante es el segundo motivo: la noción de reproducción en general conlleva una exigencia que, aunque también es parte de la noción de *reproducción ontogénica*, es particularmente importante para entender las nociones de *reproducción malthusiana* y de *individuo darwiniano*. Esa exigencia, presente en ambas nociones de reproducción, alude a la posibilidad de éxito reproductivo intransferible a su progenitor que debe tener la estructura resultante de un proceso reproductivo; y aquí la presento como el tercer requisito de esta definición de reproducción:

Se puede decir que un sistema *X* se reproduce cuando, usando recursos del ambiente, genera, en virtud de procesos que no podrían ocurrir sin su mediación, otro sistema *Y* tal que:

1. *Y* es estructural y funcionalmente semejante a *X*; y eso se explica por la intervención de *X*.
2. En algún momento de su ontogenia, *Y* puede sobrevivir con independencia de *X*, o de cualquier otra estructura que sustituya las funciones que *X* desempeñaría en el sostenimiento de *Y*.

3. Si *Y* puede generar un sistema *Z*, tal que *Z*, en relación a *Y*, cumpla con los requisitos (1) y (2) que *Y* cumple en relación a *X*, eso no será reproducción de *X*.

El requisito (1) alude al hecho de que la semejanza entre la estructura progenitora *X* y su progenie *Y* no se origina, por lo menos no exclusivamente, en una mera legalidad física o química. En todo caso, dicha semejanza debe obedecer, por lo menos en parte, a los recursos ontogenéticos facilitados por *X* y a las constricciones que su organización haya ejercido en la ontogenia de *Y*. El requisito (2), por su parte, se refiere a que, en algún momento de su ontogenia, *Y* debe dejar de ser una parte o apéndice de *X*. Nótese, en este sentido, que las células que se derivan del cigoto que da lugar a un organismo multicelular son partes de dicho organismo, y de algún subsistema de ese organismo, pero ellas no son partes del cigoto que dio origen a ese organismo, ni tampoco de aquellas células, también descendientes de él, que hayan sido sus progenitoras. Por último, tenemos el requisito (3) que atañe a la capacidad de éxito reproductivo independiente. Este se da en la reproducción ontogenética y en la malthusiana, y tenerlo en cuenta es muy útil para no creer ver individuos darwinianos en los recursos que permiten la reproducción de dichos individuos. Un espermatozoide no es un individuo darwiniano sino un recurso reproductivo de ese individuo, porque él no puede reproducirse sin reproducir, ipso facto, el sistema biológico que le dio origen.

Es de subrayarse, por otra parte, que la distinción entre reproducción ontogenética y reproducción malthusiana está estrechamente relacionada con la diferencia entre crecimiento y reproducción sobre la que Godfrey-Smith (2014) ha llamado nuestra atención. Sin embargo, lo que él denomina simplemente “reproducción” es lo que yo estoy denominando “reproducción malthusiana”. Lo que él llama “crecimiento” sería o bien reproducción ontogénica simple, mera multiplicación celular, o bien reproducción ontogénica con diferenciación morfológica y funcional, que siempre supone la conformación de linajes celulares diferenciados. Puedo decir, por eso, que acepto la distinción propuesta por Godfrey-Smith, siempre y cuando se asuma que, al decir “reproducción” se está queriendo decir “reproducción malthu-

siana”. Lo que me parece inadecuado, sin embargo, es el criterio que él propone para justificar dicha distinción.

Según Godfrey-Smith (2009, 2013, 2014), la reproducción (malthusiana) puede distinguirse del crecimiento en la medida que en ese proceso puedan detectarse, con mayor o menor claridad, estos tres elementos: la existencia de un cuello de botella en donde la multiplicación celular deba reiniciarse a partir de una única célula, la intervención de células germinales especializadas y alguna coordinación funcional en la estructura resultante de todo el proceso. No creo, sin embargo, que esa yuxtaposición de notas aclare demasiado. Me parece mejor decir que hablamos de reproducción (malthusiana), y no de crecimiento, cuando estamos ante una propagación y proliferación de estructuras biológicas cuya viabilidad ecológica y fisiológica tiende a tornarse independiente de su vínculo con la estructura de la cual se originan. Esa independencia se verifica por la posibilidad de que la nueva estructura puede competir con aquella estructura de la cual ella deriva, y no solo con las otras estructuras que de ahí también se deriven; condición, esta última, que también es un elemento que siempre está presente en la reproducción (malthusiana).

La multiplicación de las ramas de un olmo, que compiten entre sí por la luz, no es un fenómeno reproductivo (malthusiano), porque esas ramas dependen, a lo largo de toda su existencia, de las mismas raíces de ese árbol del cual se originaron. Si este muere, las ramas se mueren. Algo semejante ocurre con las células de cualquiera de los tejidos de un organismo pluricelular. Ya en el caso de un pastizal de trébol blanco que se propaga de forma predominantemente vegetativa por estolones que van generando sus propias raíces, estamos ante un caso de reproducción (malthusiana), y algo parecido se podría decir de un juncal que se multiplica por rizomas (Bonvissuto, 2011). Al desarrollar sus propias raíces y hojas, los estolones del trébol van generando estructuras que compiten entre sí por luz y por suelo, y esa competencia no deja de afectar la estructura de la cual cada nuevo estolón se originó. Esa primera estructura, claro, podría perecer sin que eso afecte negativamente a las que de ella se originaron, pues ya desarrollaron sus hojas y raíces. Así, cada nodo de esa red que se va extendiendo por el terreno podrá ser considerado como un individuo darwiniano, si desarrolla las condiciones morfológicas y funcionales para poder independizarse

de la estructura de la cual se originó y también es capaz de generar otras, sea por vía vegetativa o sexual.

Por otro lado, aunque un mamífero siempre precise de algún cuidado maternal sin el cual podría morir, esa dependencia no tiene nada que ver con lo que ocurre entre el olmo y sus ramas. En algún momento, ese mamífero será ecológicamente independiente de su madre y la muerte de esta le significará la desaparición de un competidor: así es de fea y de malthusiana la cosa. Como también podría ocurrir con algún gajo de ese olmo que alguien corte y plante cerca de él. En este caso, lo que era rama, si “prende”, si desarrolla raíces, devendrá un competidor no ya de otra rama, sino del propio árbol del cual antes era parte. Y la selección natural supone la ocurrencia de algunas de esas formas de propagación de las estructuras vivas que pueden ser caracterizadas como formas de reproducción (malthusiana), no como formas de crecimiento. La clave de esa diferencia, como acabamos de ver, está en la competencia. Hay reproducción (malthusiana) cuando las estructuras que surgen pueden encarar la lucha por la vida con independencia de la estructura de la cual se originaron, al punto de poder beneficiarse por su desaparición.

Ser miembro de una manada numerosa es beneficioso para los búfalos individuales, pues para los leones no es tan fácil meterse con ellos cuando pastorean en grupo. En la sabana, un búfalo solitario no dura mucho tiempo sin ser abatido por esos predadores, pero, una vez que la manada es atacada, lo mejor que le puede ocurrir a un búfalo individual es que sea otro el que caiga primero en las garras de los leones. Eso los mantendrá quietos durante todo el día, y cada búfalo tendrá un poco más de hierba para comer. El crecimiento de una manada es, por eso, un fenómeno que se inscribe en el registro de la reproducción malthusiana. No obstante, para que pueda haber selección natural, no solo debe existir reproducción malthusiana. También es necesario que el mayor o menor éxito relativo que los individuos darwinianos puedan tener en la lucha por la existencia dependa de sus configuraciones y capacidades, y que, además, ambas sean transmisibles a la descendencia de cada uno de ellos, y solo a esa propia descendencia.

5. HERENCIA, REPRODUCCIÓN y FILIACIÓN

Si una parte significativa de las configuraciones y capacidades que confieren mayor eficacia en la lucha por la existencia no pudiese transmitirse a las generaciones siguientes, estas no se preservarían, ni se acumularían. Pero, si esa transmisión no se restringe a la descendencia del propio individuo, la selección natural no podría ocurrir. Es decir: la selección natural, y la propia noción de población darwiniana, o deme, supone que la mayor o menor eficacia ecológica de los individuos en pugna obedece, por lo menos parcialmente, a características heredables, y eso es extensivo a todos los factores capaces de producir cambios evolutivos en una población. Sin embargo, el reconocimiento de que la herencia es condición de posibilidad de los procesos evolutivos no debe hacernos perder de vista que, en lo que atañe a la definición de la naturaleza de los linajes biológicos, que son las entidades sujetas al cambio evolutivo, la noción de lo hereditario no tiene el mismo nivel de importancia que la propia idea de reproducción. Esto es así porque esta última es más primitiva que la noción de herencia: la idea de reproducción forma parte del *definiens* de la noción de herencia (Merlin 2014, 2017). Y en lo que a eso se refiere, ni siquiera es necesario citar la distinción entre reproducción ontogenética y reproducción malthusiana, porque la transmisión hereditaria está presente en ambos procesos y solo puede darse la mediación de uno o de otro.

La herencia, conforme Francesca Merlin (2017) ha sabido subrayar, es una transmisión de recursos ontogenéticos que ocurre por la mediación de la reproducción; y es importante subrayar que, al admitir esto, se está rechazando la inflación de la noción de herencia que han propugnado Eva Jablonka y Marion Lamb (2005). Aceptando esa vinculación indisoluble entre reproducción y herencia se está suponiendo que no toda transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos constituye un proceso hereditario (Merlin 2014). En este sentido, y contra de lo dicho por Jablonka y Lamb (2005), el legado cultural que una generación deja a la subsiguiente, y que puede ser imprescindible para la adquisición de capacidades biológicamente fundamentales (como pueden serlo la de comunicarse con los otros miembros del grupo o la de distinguir fuentes disponibles de alimento) no puede ser

considerado como hereditario. Ese legado de recursos ontogenéticos no puede ser entenderse como “herencia”, porque, aunque la ontogenia de los nuevos individuos de cada generación dependa de dichos recursos, estos pueden ser transmitidos con independencia del vínculo entre progenitor y proge. Piénsese, por ejemplo, en el aprendizaje de un idioma.

En el contexto de lo que aquí se está discutiendo, lo más importante no es la limitación de la noción de herencia, sino su subordinación a la noción de reproducción. Eso permite identificar cuál es el verdadero nexo vertical por el que se establece un linaje. La relación entre progenitor y proge, podemos decir, no viene dada por la herencia: ella viene dada por el hecho de que el nuevo individuo comienza a existir a partir de materiales (celulares o simplemente moleculares) producidos por sus progenitores, y que son condición necesaria para el surgimiento de ese nuevo individuo (Merlin 2014). La herencia, en todo caso, es resultado, o el efecto, de esa vinculación material fundamental (Merlin 2017), pero no debe confundirse con ella. Y es por intermedio de ese vínculo material entre progenitor y proge que se establece la relación de filiación que es constitutiva de los linajes. Los eventos de reproducción son los eslabones de ese vínculo material que va desde los descendientes hasta sus ancestros más remotos, y la herencia ocurre por la mediación de ese vínculo.

Para que la noción de linaje quede debidamente especificada, debemos ir un poco más allá de la noción de reproducción y ensayar, con base en ella, una delimitación lo más clara posible del vínculo progenitor-proge. Con tal fin, propongo esta definición:

Se puede decir que el sistema biológico M es progenitor del sistema biológico H , si y solo si:

1. El surgimiento H puede considerarse reproducción de M .
2. La ontogenia de H supone, en su inicio y como condición necesaria, un grupo de recursos ontogenéticos R tales que:

- A. Fueron producidos por M , o fueron partes suyas; y
- B. No pueden tener ningún éxito reproductivo que no sea éxito reproductivo de M .

Lo más importante de esta definición está en (2), que es la cláusula que establece las características que deben tener los recursos ontogenéticos R que el progenitor produce, o que estuvieron subordinados a su organización, y que son condición necesaria, aunque no suficiente, para la ontogenia de H , lo crucial es la subcláusula (B). M puede legarle o facilitarle a H muchos y muy diversos recursos ontogenéticos, es decir, recursos cuya disponibilidad es necesaria para el desarrollo de H . Algunos de esos recursos solo pueden ser producidos por M , o solo pueden entrar en el proceso reproductivo si antes fueron partes de él. Pero, de entre ellos, los que definen el vínculo progenie-progenitor son aquellos que son incapaces de tener cualquier éxito reproductivo independiente de H . Si una estructura N lega recursos ontogenéticos (S) que son imprescindibles para la ontogenia de H , pero todos ellos pueden tener algún mínimo éxito reproductivo independiente de H ; entonces, N no podrá ser considerado como progenitor de H .

Puede parecer ocioso detenerse tanto en esa definición, pero la relación de filiación entre progenitor y progenie es crucial para delimitar las nociones de herencia y linaje. La primera es el conjunto de recursos ontogenéticos que caben dentro de lo delimitado por R y la segunda tiene su elemento más fundamental en esa relación entre progenitor y progenie que se entabla por la transmisión de esos recursos ontogenéticos R . En este sentido, la pregunta a la que responde la reconstrucción de nuestra filiación no es aquella sobre qué genes tenemos, sino la pregunta por nuestros progenitores y ancestros. Un linaje, es preciso decirlo de forma tajante, no es un canal de transmisión de genes, un multígrafo cuyos nodos son individuos unidos por aristas que nos muestran relaciones de filiación: vínculos entre progenitor-progenie. No somos nietos de nuestros abuelos porque tengamos sus genes, sino que tenemos sus genes porque somos sus nietos. Es decir: tenemos sus genes porque ellos engendraron a nuestros progenitores directos, y estos últimos nos engendraron a nosotros. Por lo mismo, si en un embrión se injertan genes de un organismo distinto de sus

progenitores, eso no transformará a ese embrión en progeñe de ese otro organismo. Aunque sea posible, inclusive, que la presencia de ese gen en las células del individuo así formado nos confunda respecto de su filiación.

Lo importante, como siempre, es no tomar el indicador por lo indicado. Un gen puede ser un índice muy confiable, aunque nunca infalible, de filiación, y por eso puede servirnos para reconstruir linajes y filiaciones. Pero él no establece, ni determina, la filiación. Es decir: los genes pueden servir para diagnosticar filiaciones, pero no las definen: solo las denuncian. Y esto también puede usarse para mostrar que la transferencia lateral de genes –que es frecuente entre procariotas, pero también puede acontecer de procariotas a eucariotas (Heams 2009)– no conlleva problemas para la noción de linaje, aunque sí pueda complicar su identificación y reconstrucción, como ocurre en el reino de los procariontes. Si no se confunde filiación con herencia, la existencia de esa transmisión lateral de genes no puede considerarse como una evidencia contraria a la imagen arborescente, darwiniana, de la evolución. En realidad, la propia facilidad con la que se habla de “transferencia lateral” ya presupone la referencia a linajes divergentes que continúan evolucionando sin confluir. Asumiendo eso, la ocurrencia de transferencia lateral de genes puede considerarse como un fenómeno semejante a la mutación, y la alarma lanzada por Doolittle (1999, 2000, 2010) sobre el destino del árbol de la vida podría desestimarse. Quizá esa alarma no sea más que otro avatar de esa, periódicamente anunciada, “muerte de Darwin”.

CONCLUSIONES

Los linajes evolucionarios son grupos monofiléticos compuestos de una o de múltiples poblaciones darwinianas, o *demes*. Afirmamos que son grupos monofiléticos porque se derivan de una población darwiniana fundacional, o de la fracción de una población darwiniana. El hecho de que esas poblaciones y fracciones de poblaciones sean consideradas como *demes* implica que en ellas pueden registrarse procesos microevolutivos tales como selección natural, selección sexual, deriva genética, migra-

ción y mutación genética. Para eso, tales poblaciones, o fracciones de poblaciones, deben estar compuestas por individuos darwinianos capaces de transmitir hereditariamente parte de sus características.

Las relaciones de filiación que estos individuos guardan con sus progenitores y con su propia descendencia, y que están indisolublemente asociadas a la reproducción, son el cemento que da consistencia, o cohesión (Caponi 2018), a los diferentes linajes, cualquiera sea su amplitud. La derivación que va de una población ancestral a una población que de ella se origine existe, es algo real, porque los individuos del stock inicial de la población derivada tienen vínculos de filiación, que son vínculos materiales, con los individuos de la población primitiva. Es en esta última que deben buscarse los progenitores de los integrantes del *stock* con el que se inicia la población derivada.

Así, por el hecho de que ellos se componen a partir de un vínculo material, real, como es la filiación, y también porque tienen procesos evolutivos reales, podemos decir que los linajes son entidades reales. Dichos procesos evolutivos abarcan la selección natural, la selección sexual, la deriva genética, la migración y la mutación genética, pero también la cladogénesis en los diferentes niveles en lo que ella puede darse, la evolución en las áreas de distribución, las extinciones, y otras cosas como la hibridación o la transferencia lateral de genes.

TRABAJOS CITADOS

- Abercrombie, Michael et ál. *A Dictionary of Biology*. London: Penguin, 1977
- Allano, Louis y Alex Clamens. *Faits et mécanismes de l'évolution biologique*. Paris: Ellipses, 2010.
- Ameghino, Florentino. *Filogenia*. Buenos Aires: La Cultura Argentina, 1915.
- Amorim, Dalton. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Ribeirão Preto: Holos, 1997.
- Bonvissutto, Griselda. "Propagación de pastizales naturales: rizomas y estolones vs semillas". *Presencia* 58 (2011): 32-34.

- Brandon, Robert y Brent Mishler. "Individuality, Pluralism and the Phylogenetic Species Concept". *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. Ed. Robert Brandon. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 106-123.
- Buckingham, Margaret y Sigolène Meilhac. "Tracing Cells for Tracking Cell Lineage and Clonal Behavior". *Developmental Cell* 21 (2011): 394-409.
- Caponi, Gustavo. "Las especies son linajes de poblaciones microevolutivamente interconectadas: una mejor delimitación del concepto evolucionario de especie". *Principia* 17 (2013): 395-418.
- . "Lineages and systems: a conceptual discontinuity in biological hierarchies". *Evolutionary theory: a hierarchical perspective*. Eds. Niles Eldredge et ál. Chicago: Chicago University Press, 2016. 47-62.
- . *El darwinismo de Ameghino: una lectura de Filogenia*. Florianópolis: NEL-UFSC, 2017.
- . "Coesão sistêmica e coesão genealógica: mais uma precisão sobre a individualidade dos táxons". *Filosofia & História da Biologia* 13 (2018): 41-60.
- Chapman, Mark y John Burke. "Genetic Divergence and Hybrid Speciation". *Evolution* 61 (2007): 1773-1780.
- Chisholm, Andrew. "Cell Lineage". *Encyclopedia of Genetics*. Eds. Sidney Brenner y Jeffrey Miller. Amsterdam: Academic Press, 2001. 302-312.
- Coyne, Jerry y Allen Orr. *Speciation*. Sunderland: Sinauer, 2004.
- Darwin, Charles. *On the Origin of Species*. London: Murray, 1859.
- De Queiroz, Kevin. "Branches in the Lines of Descent: Charles Darwin and the Evolution of the Species Concept". *Biological Journal of the Linnean Society* 103.1 (2011): 19-35.
- Doolittle, W. Ford. "Phylogenetic Classification and the Universal Tree". *Science* 284 (1999): 2124-2128.
- . "Uprooting the Tree of Life". *Scientific American* 282 (2000): 90-95.
- . "The Attempt on the Life of the Tree of Life: Science, Philosophy and Politics". *Biology & Philosophy* 25 (2010): 455-473.
- Eldredge, Niles. *Unfinished Synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 1985.
- . *Reinventing Darwin*. London: Phoenix, 1996.

- . “The Checkered Career of Hierarchical Thinking in Evolutionary Biology”. *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*. Eds. Niles Eldredge et ál. Chicago: Chicago University Press, 2016. 1-16.
- Eldredge, Niles y John Cracraft. *Phylogenetics Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press, 1980.
- Futuyma, Douglas. *Evolution*. London: Sinauer, 2005.
- Gaudry, Albert. *Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques: mammifères tertiaires*. Paris: Hachette, 1878.
- Ghiselin, Michael. *Metaphysics and the Origin of Species*. Albany: SUNY Press, 1997.
- Godfrey-Smith, Peter. *Darwinian Population and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- . “Darwinian Individual”. *From Groups to Individuals*. Eds. Frédéric Bouchard y Philippe Huneman. Cambridge: MIT Press, 2013. 17-38.
- . *Philosophy of Biology*. Princeton: Princeton University Press, 2014.
- Grande, Lance y Olivier Rieppel. *Interpreting the Hierarchy of Nature*. London: Academic Press, 1994.
- Grant, Peter y Rosemary Grant. *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin’s Finches*. Princeton: Princeton University Press, 2008.
- Griffiths, Paul y Kim Sterelny. *Sex and Death*. Chicago: Chicago University Press, 1999.
- Haeckel, Ernst. *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*. 1868. Buenos Aires: Americana, 1947.
- Heams, Thomas. “Hérédité”. *Les mondes darwiniens*. Eds. Thomas Heams et ál. Paris: Editions Matériologiques, 2009. 71-92.
- Hennig, Willi. *Elementos de sistemática filogenética*. Buenos Aires: Eudeba, 1968.
- Jablonka Eva y Lamb Marion. *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- Le Guyader, Hervé. *Classification et évolution*. Paris: Le Pommier, 2003.
- Le Guyader, Hervé y Lecointre, Guillaume. *Classification phylogénétique du vivant*. Paris: Belin, 2001.

- Lincoln, Roger, Geoffrey Boxshall y Paul Clarck. *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía*. México: Fondo de Cultura Económica, 2009.
- Llorente, Jorge. *La búsqueda del método natural*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998.
- Mai, Larry. Owl, Marcus. y Kersting, Patricia. *The Cambridge Dictionary of Human Biology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- Mai, Larry et ál. *The Cambridge Dictionary of Human Biology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- Margulis, Lynn. “Symbiosis theory: cells as microbial communities”. *Environmental Evolution*. Eds. Lynn Margulis y Lorraine Olendzenski. Cambridge: MIT Press, 1992. 150-170.
- Margulis Lynn y Dorian Sagan. *Microcosmos*. Barcelona: Tusquets, 2008.
- Mayden, Richard. “On biological Species, Species Concepts and Individuals in the Nature World”. *Fish & Fisheries* 3 (2002): 171-196.
- Mayr, Ernst. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. New York: Columbia University Press, 1942.
- . *Así es la biología*. Madrid: Debate, 1998.
- Merlin, Francesca. “L’hérédité au-delà du tout génétique: problèmes et enjeux”. *Précis de Philosophie de la Biologie*. Eds. Francesca Merlin y Thierry Hoquet. Paris: Vuibert (2014): 237-250
- . “Limited Extended Inheritance”. *Challenges in Evolutionary Theory*. Eds. Philippe Huneman y Denis Walsh. Oxford: Oxford University Press, 2017. 285-301.
- Mishler, Brent y Edward Theriot, “The Phylogenetic Species Concept”. *Species Concept and Phylogenetic Theory*. Eds. Quentin Wheeler y Rudolf Meier. New York: Columbia University Press, 2000. 44-54.
- Papaioannou, Virginia. Concepts of Cell Lineage in Mammalian Embryos. *Current Topics in Developmental Biology* 117 (2016): 185-197.
- Panchen, Alan. *Classification, Evolution and the Nature of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

- Richards, Richard. "Classification in Darwin's Origin". *The Cambridge Companion to the Origin of Species*. Eds. Michael Ruse y Robert Richards. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 173-193.
- Rieppel, Oliver. *Phylogenetics Systematics*. Boca Ratón: CRC Press, 2016.
- Salgado, Leonardo y Andrea Arcucci. *Teorías de la evolución*. Viedma: Universidad Nacional de Rio Negro, 2016.
- Salthe, Stanley. *Evolving Hierarchical Systems*. New York: Columbia University Press, 1985.
- Samadi, Sarah y Anouk Barberousse. *Les mondes darwiniens*. Eds. Thomas Heams et ál. Paris: Editions Matériologiques, 2009. 243-270.
- Simpson, George. *The Principles of Classification and a Classification of Mammals*. New York: American Museum of Natural History, 1945.
- . "The Species Concept". *Evolution* 5 (1951): 285-298.
- . *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press, 1961.
- Tassy, Pascal. *L'arbre à remonter le temps*. Paris: Diderot, 1998.
- Templeton, Alan. "The meaning of species and speciation: a genetic perspective". *The Units of Evolution*. Ed. Mark Ereshefsky. Cambridge: MIT Press, 1992. 159-183.
- . "La evolución y el concepto de raza humana". *Cómo la evolución configura nuestras vidas*. Eds. Jonathan Losos y Richard Lensky. Barcelona: Buridán (2018): 447-465.
- Wasserstrom, Adam et ál. "Reconstruction of Cell Lineage Trees in Mice". *Plos One* 3 (2008): e1939.
- Wiley, Edward. *Phylogenetics*. New York: Wiley, 1981.
- . "The Evolutionary Species Concept Reconsidered". *The Units of Evolution*. Ed. Mark Ereshefsky. Cambridge: MIT Press, 1992. 79-92.
- Wiley, Edward y Bruce Lieberman. *Phylogenetics*. New Jersey: Wiley-Blackwell, 2011.
- Zunino, Mario y Claudia Palestrini. "El concepto de especie y la biogeografía". *Anales de Biología* 17 (1991): 85-88.