

PUBLICACIONES DE LA JUNTA DE CIENCIAS
NATURALS DE BARCELONA - 1917.

Musei Barcinonensis
Scientiarum Naturalium Opera

SERIES ZOOLOGICA

VI

Consideraciones sobre los medios y fines
de la investigación zoogeográfica

POR EL

DR. FR. HAAS

del Senckenberg Museum de Frankfort a/M. actualmente en Flix.



MUSEO MARTORELL
PASEO DE LA INDUSTRIA
BARCELONA

CONSIDERACIONES SOBRE LOS MEDIOS Y FINES DE LA INVESTIGACIÓN ZOOGEOGRÁFICA

LOS PRIMEROS SISTEMAS ZOOGEOGRÁFICOS

Si bien es cierto que los zoólogos de la Edad media sabían que en los diferentes continentes no viven los mismos animales, quedó sin embargo reservado a los últimos decenios, el elevar el estudio de la propagación y distribución del mundo animal a la categoría de una rama especial de la zoología. La *zoogeografía*, como se llama a esta rama de la zoología, podría también, por las múltiples relaciones que la unen a la geología, paleontología y geografía, ser considerada como una parte de cada una de dichas ciencias. Por lo tanto, es ella en cierto sentido un lazo intermedio entre las ciencias naturales descriptivas, lo cual no impide que le sean también útiles las demostraciones de la biología experimental. Los más recientes estudios han demostrado que, sin el auxilio de las otras mencionadas ramas de las ciencias naturales, es imposible llegar a una zoogeografía que descanse sobre fundamentos sólidos.

La manera como al principio se trataba el estudio de la propagación geográfica de los animales debía llevar a conclusiones

falsas o ambiguas. El verdadero fundador de la zoogeografía, Wallace (1), se basaba, lo mismo que Selater, en su división de la tierra en regiones geográficas, exclusivamente en la distribución de los mamíferos y de las aves, tal como ella se nos presenta en la actualidad geológica. No tenía, pues, para nada en cuenta la fauna marítima; procedimiento que, según luego veremos, está perfectamente justificado. La superficie de la tierra se compone, según Wallace y Selater, fundándose en la distribución de los mamíferos y de las aves, de las seis regiones siguientes:

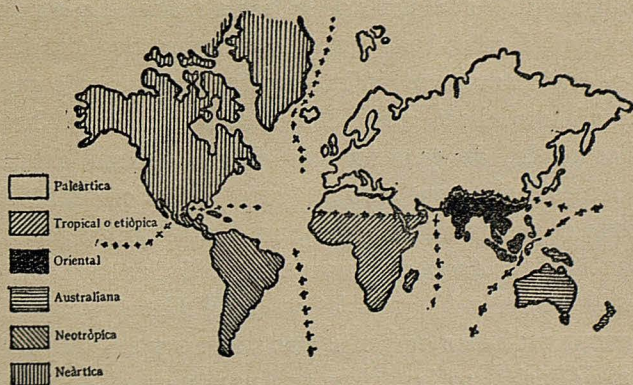
1. *Región paleártica*. — Europa, Africa septentrional al Norte del desierto y Asia, excluyendo la India inglesa y la Indochina.
2. *Región etiópica*. — Africa, al Sur del desierto, y Madagascar.
3. *Región oriental*. — India inglesa e Indochina, y, siguiendo hacia el Este, las islas de la Sonda, hasta Bali inclusive.
4. *Región australiana*. — Australia con Nueva Zelandia, Polinesia, Nueva Guinea y, siguiendo hacia el Oeste, las islas de la Sonda, hasta Lombok inclusive.
5. *Región neotropical*. — América del Sur y Central, Méjico y Antillas inclusive.
6. *Región neártica*. — América del Norte, sin Méjico ni las Antillas.

Si se estudian únicamente las aves, se debe, como hace Reichenow (2), reunir de una parte las regiones paleártica, etiópica y oriental y de otra las regiones neotropical y neártica para formar con cada uno de los dos grupos una de mayor extensión,

(1) Wallace, A. R., *The geographical distribution of animals*. London 1876.

(2) Reichenow, *Die Vögel*, Berlin, 1913.

dejando subsistente la región australiana y señalando además una región ártica y otra antártica. Esta división coincide, en cierto modo, con la que, fundándose también en estudios ornitológicos, propuso posteriormente Sclater y en la cual se opone



una región *Paleogea* (el mundo antiguo con inclusión del archipiélago malayo, Australia, Nueva Zelandia y Oceanía) a otra *Neogea* (América del Norte y del Sur).

La diversidad que resulta en la división por regiones, según que en la misma se tome por base uno u otro de los grandes grupos del reino animal, y que salta a la vista deduciéndose de lo dicho anteriormente, no debe por otra parte sorprender si se tiene en cuenta la enorme variedad de las condiciones de vida de los animales. Una división que se fundara en la distribución de los reptiles, peces, insectos o moluscos daría resultados todavía más diversos.

Por muy apreciables que, como estadística de la distribución de los diferentes grupos de animales, puedan ser los descritos ensayos de división de la superficie de la tierra en regiones zogeográficas, no pueden sin embargo servir de base para un agru-

pamiento natural de las faunas de los diversos países, puesto que ellos tienen por fundamento tan sólo la *actual* distribución del mundo animal. Si se prescinde por completo de las variaciones que en los tiempos pasados de la historia de la tierra hayan tenido lugar en su fauna, no se podrá nunca llegar al perfecto conocimiento de las regiones de la fauna actual. La comprensión de esta verdad movió a Huxley a ensayar una división de la tierra en regiones zoogeográficas, que se aparta por completo de todas las hasta ahora conocidas. Fundándose en el hecho por todos aceptado, de que durante el mesozoísmo existían dos grandes masas circumpolares de tierra, en las que tenía lugar el desarrollo de los mamíferos, propuso dividir zoogeográficamente la tierra en una *Arctogea* (que comprendía las regiones paleártica, etiópica, oriental y neártica de Wallace) y una *Notogea* (que comprendía las regiones australiana y neotrópica). Aunque esta división se funda especialmente en el desarrollo filogenético de los mamíferos, puede sin embargo aplicarse también a una gran parte de los restantes grupos de animales. Las investigaciones paleontológicas de von Jhering conducen a resultados que en parte coinciden con los de Huxley; von Jhering explica el fenómeno de la identidad de las faunas de Australia y Sudamérica por la existencia de una región mesozoica o prototerciaria terrestre que unía dichos continentes y a la cual llama *Archinotis*; cree, empero, al contrario que Huxley, poder también afirmar la existencia de una antigua comunicación entre Sudamérica y Africa por medio de la desaparecida región terrestre *Archhelenis*, cuyo único resto es hoy día la isla de Santa Helena.

Los sistemas zoogeográficos de Huxley y von Jhering representan, comparados con los más antiguos antes citados, el progreso de haber tenido en cuenta el elemento histórico en sus investigaciones, al fijar la distribución de los mamíferos en la

antigüedad. Los resultados por ellos obtenidos, se pueden ciertamente generalizar aplicando el método a otras clases de animales, cosa imposible en la división de Wallace y Reichenow; pero de todas maneras tienen, como en seguida demostraremos, su punto flaco, en el hecho de basarse exclusivamente, tan sólo en la distribución de los mamíferos.

CONSIDERACIONES QUE CONDUCEN A LA MODERNA ZOOGEOGRAFÍA

Es evidente que los animales que pueden fácilmente correr o volar, podrán, por la mayor facilidad que tienen para su esparcimiento, ocupar una extensa zona en menos tiempo que los que no poseen estas cualidades. Al formarse una comunicación o puente terrestre entre islas o continentes antes separados, claro es que los animales alados, como las aves e insectos, o buenos corredores, como una parte de los mamíferos y reptiles, conquistarán nuevas zonas con mayor rapidez que aquellos que sólo pueden andar pesadamente, como los gusanos, caracoles o arañas. Si transcurrido un corto espacio de tiempo se hunde dicho puente terrestre (como, según está geológicamente demostrado ha ocurrido en muchos puntos de la tierra), resulta entonces que los países que el citado puente unió, poseen los mismos mamíferos y aves y pertenecen por lo tanto, según el sistema de Wallace, a la misma región o subregión; pero como por otra parte presentan, con respecto a los caracoles y gusanos, una fauna completamente diversa, podrían formarse con ellos diferentes regiones zoológicas fundándose en una división malacológica o basada en la distribución de los gusanos. Y si la nueva

formación de un puente hace posible otra vez la comunicación entre los continentes o islas, pudiera suceder que todos los mamíferos se trasladaran de un extremo del puente al otro, mientras que los proverbialmente calmosos caracoles, o los perezosos gusanos, hubieran podido alcanzar únicamente en parte el extremo opuesto del puente pero sin haber todavía salido todos de su antigua patria. Al desaparecer de nuevo el puente sería un misterio el origen de los mamíferos trasladados, si los gusanos y caracoles existentes en ambos extremos del antiguo puente no señalaran el camino que los mamíferos siguieron.

Es cierto que los huesos y esqueletos de los mamíferos que se convirtieron en fósiles en la antigua patria, podrían demostrar la marcha por el puente hacia la nueva región, pero también es cierto que tan sólo ha llegado hasta nosotros una porción mínima de las partes del cuerpo animal que se podían fosilificar, de manera que sólo excepcionalmente puede la Paleontología contestar y resolver los problemas zoogeográficos esbozados.

En todo caso, los ejemplos teóricos explicados, demuestran que en ciertas circunstancias puede la Paleontología proporcionar importantes datos y que el estudio de la propagación de los animales que con mayor constancia permanecen en una región, nos ofrece la mayor garantía para una fundamentación natural de las investigaciones zoogeográficas. El célebre zoólogo y malacólogo Kobelt, fallecido en el mes de marzo de 1916, fué el primero que llegó a estas conclusiones. El fué más lejos en sus lógicas deducciones y sacó la consecuencia de que *tan sólo puede desarrollarse una zoogeografía seria fundándose en el estudio de la propagación de un grupo de animales que se muevan despacio, que permanezcan con mucha constancia en los mismos países y que además se caractericen por la posesión de una parte del cuerpo apta para petrificarse y conservarse a través de las edades*. Los moluscos testáceos, terrestres y de agua dulce, constituyen un

grupo de animales que posee dichas cualidades. Kobelt estudió primeramente la propagación de los caracoles y llegó a fundamentales conclusiones, que, más tarde e independientemente de sus estudios, fueron confirmadas por las observaciones sobre los gusanos y arañas. Antes empero de entrar en ellas, debemos tratar del método de investigación empleado por este zoólogo y compararlo con el antiguo de Wallace.

Aclaremos primeramente esta comparación con un ejemplo concreto, el de las islas de la Sonda, que, como puente entre Asia y Nueva Guinea-Australia, tienen una gran importancia zoogeográfica. Según el punto de vista de Wallace con respecto a las regiones zoogeográficas, el límite entre la oriental y la australiana debería atravesar la cadena que forman las islas de la Sonda. Para fijar con exactitud la línea divisoria, procede Wallace de la siguiente manera: compara entre sí las faunas ornitológicas de las diferentes islas, observando que en la parte occidental predominan las aves características de la India y en la oriental las de Nueva Guinea. Bali, es la isla situada más hacia el oriente de aquellas en que el mundo avícola indio representa más del 50 por 100 del total; la isla vecina de Lombok es el punto más occidental en que las aves características de la Nueva Guinea forman más de la mitad de la fauna total. Por otra parte, ha querido la casualidad que el último eslabón de los mamíferos falangístidos o *Kusus* del orden de los marsupiales, tan característica para Nueva Guinea, alcance occidentalmente hasta Lombok y que falte ya en la vecina isla de Bali. El predominio de las aves de Nueva Guinea y la existencia del *Kusus* al Este de la lengua de mar que separa Bali y Lombok y el predominio de las aves indias unido a la ausencia de canguros al Oeste de la misma, induce a Wallace a señalar dicha lengua de mar (más tarde llamada «línea de Wallace») como el límite de las regiones oriental y australiana.

Puede decirse, generalizando, que el criterio que se seguía para la separación de las regiones, era atender en primer lugar al predominio porcentual de unos u otros elementos de la fauna y en segundo lugar a los signos negativos, como la falta de alguna forma característica.

A este sistema, opuso Kobelt las objeciones siguientes: El predominio de elementos de la fauna pertenecientes a grupos de animales ligeros es un signo muy inseguro, puesto que depende de muchas casualidades. Pueden muy fácilmente ser por ejemplo incompletas las listas según las cuales se determine la relación numérica entre las faunas que se comparan y un plus de cinco o diez clases en un lado, puede modificar en miles de kilómetros el límite que se trace. Además, las conclusiones numéricas si se tiene en cuenta la gran afición al cambio de país de que están dotadas las clases ligeras, tienen tan sólo un valor temporal, por lo que, posteriormente a las investigaciones que en el séptimo decenio del siglo pasado hizo Wallace en las islas de la Sonda, podría muy bien haber tenido lugar en la isla de Bali una importante inmigración de especies de aves procedentes de Nueva Guinea, que originara el predominio de éstas en la isla. Con respecto a la utilización de los signos negativos, como la ausencia de tipos característicos, debe tenerse en cuenta que estos signos son generalmente ambiguos. Así podría por ejemplo darse el caso de que dicha ausencia fuera tan sólo aparente e imputable a lo incompleto de la investigación zoológica o al hecho de haberse extinguido el tipo en cuestión y no hallarse fósiles para poder demostrar su primitiva existencia.

Si se apoyan, en cambio, los ensayos para una división zogeográfica, en las investigaciones sobre animales que permanecen con constancia en los mismos países y que además son aptos para dejar restos fósiles (como por excelencia lo son los testáceos terrestres), entonces basta, en lugar del predominio numé-

rico de formas características una sola de ellas, para determinar la extensión y límites de una región zoogeográfica. En el caso concreto que citábamos y en el que se trataba de fijar el límite entre las regiones oriental y australiana, observamos que la existencia de los característicos caracoles orientales, o mejor dicho, *indomalayos*, no cesa en Bali sino que ellos existen, en siempre decreciente número de formas, hasta las islas de Kei, sin que presenten la menor característica australiana o mejor dicho *austromalaya*. Dicha característica empieza a presentarse, con algunas formas típicas del Norte de Nueva Guinea, en las islas de Aru, de modo que más justificadamente se podría trazar el límite entre estos dos archipiélagos de Kei y de Aru.

Otro ejemplo, presentado por C. Boettger, discípulo de Kobelt, demuestra las falsas conclusiones a que puede conducir la aplicación de los signos negativos. La colonia española Río de Oro está situada tan sólo a cinco grados al Norte del Senegal, por lo tanto muy cerca de la región etiópica de Wallace. Los mamíferos paleárticos que se presentan todavía en la parte más al Norte de Africa (Marruecos, Argelia, etc.), como el erizo, la marta, el murciélago, etc., faltan allí completamente y son substituídos por antílopes, hienas y leones. Según el método de Wallace estaría Río de Oro por consiguiente por completo en la región etiópica; pero, observamos que los dos únicos caracoles de tierra que allí se conocen, la *Eremina duroi* Hid. y la *Jacosta gautieri* Germ. pertenecen a la fauna paleártica y se encuentran hasta en Port-Etienne, cerca de la desembocadura del Senegal, en suelo francés. Contra la pronunciada fauna etiópica de mamíferos, demuestran dos formas de caracoles paleárticos que la región de la costa noroeste de África pertenecía primitivamente a la región paleártica y que sólo muy recientemente obtuvo sus mamíferos etiópicos.

Muchos otros ejemplos podríamos presentar en los que se

demostraría que los resultados zoogeográficos obtenidos por medio del estudio de los moluscos, o de las arañas y gusanos, son completamente diferentes de los obtenidos teniendo en cuenta la propagación y distribución de los mamíferos y aves. Propiamente nos harían ellos dudar de la posibilidad de poder obtener una división zoogeográfica de la tierra, puesto que el estudio de la propagación de las diversas clases de animales conduce a resultados completamente diversos. Desde luego se comprende que las razas de animales zoológicamente antiguas deben ofrecer en la superficie de la tierra un cuadro de propagación diferente del de aquellas que han aparecido hace poco en la historia de la misma. Uno de estos antiquísimos moradores de la tierra es la rama de los moluscos, la cual nos da noticia de sus antiguas formas y de su propagación por medio de sus conchas fósiles. Su actual propagación geográfica no ha variado fundamentalmente desde el final del período terciario y las pequeñas modificaciones se pueden fácilmente determinar, comparando los recientes resultados con los que nos dan los fósiles. Por el contrario los mamíferos, que no florecieron hasta mediados o fines de la época terciaria, han cambiado, después de este período, infinidad de veces su residencia, contribuyendo a ello su gran movilidad que les permitía utilizar las comunicaciones terrestres que sobre el océano varias veces se formaron. Su propagación y distribución actual es por lo tanto muy reciente, de modo que ella, aun combinada con el estudio de los restos fósiles, tan sólo puede darnos noticia de los últimos cambios en la superficie de la tierra. Sin embargo, el concienzudo estudio paleontológico de la propagación de los mamíferos, ha ofrecido también muy hermosos resultados, que fueron resumidos en forma magistralmente vulgar por W. Bölsche (1).

(1) W. Bölsche, *Tierwanderungen in der Vorwelt*, «Kosmos», Gesellschaft der Naturfreunde, Stuttgart, 1914.

EL MÉTODO ZOOGEOGRÁFICO MODERNO

En la imposibilidad de poder establecer, fundándose en la propagación de diversas clases antiguas de animales, un esquema de división en regiones zoogeográficas que fuera valedero para todas ellas, buscó Kobelt una substitución de dicho procedimiento. Partiendo de los territorios en que se encuentran restos fósiles de una fauna históricamente nueva y siguiendo a esta nueva fauna en sus diferentes peregrinaciones, pudo él constatar en unos casos su desaparición y en otros su vida ulterior en formas recientes, determinando en este último caso asimismo su actual propagación. En lugar de hablar de una región etiópica, en el sentido en que lo hacía Wallace, podía él caracterizar la fauna de la parte de Africa, a la misma correspondiente, como una mezcla de la antigua fauna *neogeática* (con el elefante, la Dugong y el hirax) y la fauna de la última época terciaria a la que nosotros, por razón del clásico lugar de su hallazgo llamamos fauna de *Pikermi* y que se caracteriza por la girafa, okapi, antílope, león, rinoceronte y zebra. De manera análoga pueden definirse las otras regiones zoológicas de la escuela de Wallace.

Este método de definición, fundado en la observación de los centros de desarrollo de las diversas faunas, da relieve a la variada antigüedad de los diferentes elementos de las faunas y a las peregrinaciones que desde su respectivo centro de desarrollo hasta el país de su actual residencia, hayan podido emprender. Es por lo tanto este método más natural que el de Wallace, aunque tiene el gran inconveniente de que sólo es y puede ser conocido el país de origen de una pequeña parte de las especies de animales vivientes. Por el contrario, ofrece la inapreciable ven-

taja de poder deducir de la antigüedad geológica de determinados grupos de animales y de sus peregrinaciones hasta llegar al lugar de su actual residencia, datos utilísimos sobre la distribución de la tierra y el agua en tiempos primitivos, haciendo posible una reconstrucción de la superficie terrestre en los diversos períodos de la época terciaria.

LA UTILIZACIÓN DE LA ZOOGEOGRAFÍA
EN LAS INVESTIGACIONES
SOBRE LA HISTORIA DE LA TIERRA

Esta utilización de las conclusiones zoogeográficas en apoyo de la Geología y Geografía, tenía para Kobelt mayor importancia que el asunto de la división de la tierra en regiones zoogeográficas y por ello se dedicó él más y más al estudio de tales problemas (1). A él se debe el haber introducido en la zoogeografía un más alto punto de vista y el haberla transformado, de una disciplina con fines propios tan sólo, en una ciencia que sirve de medio para otras más elevadas. Sus investigaciones paleogeográficas, basadas en la difusión de los moluscos, fósiles y actuales, han hecho comprender el acierto de sus puntos de vista y el valor de este nuevo método. La consecuencia de ello, fué, que una multitud de hombres de ciencia se preocupó de semejantes estudios, valiéndose algunos también de aquellos animales y empleando otros a animales inferiores como gusanos de lluvia y crustáceos fluviales; todos ellos ratificaron y ampliaron los conocimientos de Kobelt.

(1) W. Kobelt, *Studien zur Zoogeographie*, 2 Bände, Wiesbaden.

En los últimos decenios de su vida, estudió Kobelt principalmente las náyades, importante grupo de conchas de agua dulce al que atribuía un gran valor zoogeográfico. El acierto de esta elección apenas necesita probarse. Si los caracoles, pesados en sus movimientos y fácilmente fosilizables, son ya muy propios para ser utilizados al objeto de reconstruir los desaparecidos puentes de tierra y la imagen de la superficie terrestre en tiempos prehistóricos, mucho más lo deben ser los animales que tan sólo pueden vivir en estrechos arroyos de agua dulce del interior de los países y que se mueven con mayor dificultad y pueden escoger menos direcciones para sus movimientos. Un caracol de tierra puede libremente moverse y andar en forma radial, desde el punto en que reside, hacía todas direcciones; un animal de agua dulce, en cambio, debe necesariamente seguir la corriente de agua y no puede, por tanto, escoger su camino. Los animales de agua dulce puede decirse que viven como enclavados entre los terrenos ocupados por los animales terrestres y sólo pueden moverse dentro de las respectivas arterias de agua. Como por otra parte las condiciones de la vida en el agua dulce son generalmente mucho más constantes que en la tierra, la variación de su mundo animal es también más insensible, su fauna se conserva más y puede decirse que es casi la misma de la época terciaria. Su parte más utilizable son los moluscos, con sus cáscaras duras y fosilizables, y dentro de ellos especialmente, los prosobranquios entre los caracoles, y las náyades entre las conchas.

Antes de pasar al estudio de los resultados obtenidos con la ayuda de la observación de las náyades, debemos explicar el por qué, cuando se quieren reconstruir las antiguas masas continentales, no se utiliza la fauna marítima; es decir, el por qué, hasta ahora, tan sólo hemos hablado de una zoogeografía terrestre y fluviátil, sin mencionar para nada la marina.

De la misma manera que, fundándose en el hecho de la identidad de tipos animales en dos islas, deducimos su antigua comunicación, debiera también deducirse que, al quedar (después de desaparecido el puente que unía dichas islas) en comunicación dos porciones del mar con distinta fauna, esta diversidad de fauna se puede todavía demostrar y servir para confirmar nuestro aserto sobre la antigua comunicación de las dos islas. O al contrario, un puente de tierra de reciente origen que separe dos partes del mar que antes se comunicaban, debería ya demostrar su corta edad por el solo hecho de poseer las porciones de mar que separa idéntica fauna. Si bien este último caso se observa, hasta cierto punto, en el istmo de Panamá, se presenta él, sin embargo, raras veces claramente determinado; mientras que el antes mencionado es desconocido en la práctica. La zoogeografía marítima está todavía en la infancia y no se podrá apenas desarrollar mientras no se conozcan con exactitud las leyes biológicas que rigen en el mar. Por lo demás, ¿cómo es posible emplear para delicadas investigaciones zoogeográficas a animales marítimos de formas larvales planktónicas, como caracoles, equinodermos, gusanos y peces, pues continuamente pueden ser arrastrados por la corriente hacia todas partes? Mientras no se haya adelantado más en su estudio, no podremos nosotros emplear estos conocimientos para la solución de los problemas que nos interesan.

Este es el motivo por el que nosotros prescindimos de la zoogeografía marítima.

LOS MOLUSCOS DE TIERRA Y AGUA DULCE COMO INDICADORES ZOOGEOGRÁFICOS

Volvamos, pues, a la zoogeografía terrestre. Dijimos ya que los caracoles de tierra y las náyades son los mejores *indicadores*, como Kobelt llamaba a sus principales animales zoogeográficos.

Wallace había afirmado que los moluscos terrestres no eran apropiados para los estudios zoogeográficos, porque, a su entender, los mismos géneros *Helix*, *Bulimus* y *Pupa* se presentaban en todas partes de la tierra. Lo mismo podía decirse de las náyades, a todas las cuales se colocaba (salvo pocas, y por el lugar limitadas, excepciones) en los géneros cosmopolitas *Unio*, *Anodonta* y *Margaritana*.

Pero luego, por estudios anatómicos, encontraron H. A. Pilsbry en América y Moquin-Tandon, Wiegmann y P. Hesse en Europa, que el género *Helix*, antiguamente por tan uniforme tenido, no es más que una mezcla de los más diversos caracoles que tan sólo se parecen en la concha. El nombre *Helix* fué limitado al grupo de los *Hel. pomatia* L. de la Europa central y oriental y todas las otras formas, que antes al mismo se agregaban, pertenecen a una gran multitud de géneros bien definidos que geográficamente pueden agruparse del modo más satisfactorio. Una parte de los antiguos *Helix* no pertenece hoy día ni tan sólo a la parentela de los mismos, a la familia de los Helicidos, sino a otras familias completamente distintas. Después de esta división del género común *Helix*, basada en estudios anatómicos, constituyen las formas que a él primitivamente se agregaban, en sus géneros propios, un valioso material para las investigaciones zoogeográficas.

Lo mismo sucedió con las náyades. Antes se colocaba a todas las conchas de río con completa cerradura, esto es, con dientes cardinales y laterales, en el género *Unio*; a todas las de cerradura incompleta, con sólo dientes cardinales, en el *Margaritana*, y a todas las que carecen de cerradura, en el *Anodonta*. En todas las partes de la tierra (excepto en Australia, donde sólo se hallaron del género *Unio*), se encontraron formas parecidas de estos tres grandes géneros, los cuales, por lo tanto, eran zoogeográficamente inutilizables.

Las recientes investigaciones de C. T. Simpson demostraron que entre las formas agrupadas antes, por razón de la cerradura, bajo el género *Unio* existen las más grandes diferencias, por lo que dicho profesor, fundándose en signos anatómicos y biológicos, dividió este género en muchos otros nuevos, que igualmente se presentaron como geográficamente bien definidos. Posteriores estudios, principalmente anatómicos, iniciados por Ortmann y por el autor de esta disertación, confirmaron y ampliaron las conclusiones de Simpson. Actualmente vemos en las náyades (tal como, basándose en fundamentos anatómico-biológicos, las ha distribuído la sistemática moderna) uno de los más importantes *indicadores* para las investigaciones zoogeográficas.

EJEMPLOS DEL MÉTODO DE INVESTIGACIÓN ZOOGEOGRÁFICA EN PROBLEMAS DE LA HISTORIA DE LA TIERRA

Para empezar en grande, principiemos por mencionar que el continente australiano, con inclusión de la mitad sur de Nueva Guinea y de las islas Tasmania y Nueva Zelandia, posee

el mismo género *Diplodon* de náyades, que también vive en Sudamérica. La coincidencia va tan lejos, que las tres especies en que se pueden en Sudamérica agrupar las formas del género *Diplodon*, se presentan también en Australia. Esta propagación sólo se puede explicar por el hecho de que entre los dos continentes de que se trata existió antiguamente una comunicación terrestre, lo cual también explica asimismo la existencia de Marsupiales en Sudamérica. Con la aceptación de este puente terrestre llega la zoogeografía a la misma conclusión que sentaron Huxley, con sus estudios paleontogeológicos y su mesozoica *Notogea*, y von Jhering, con su *Archinotis*.

Así como el ejemplo explicado demuestra que la zoogeografía creó una comunicación entre dos continentes hoy día muy separados, asimismo demostrará el siguiente que ella puede también apoyar a las ciencias geográficas y geológicas en el estudio de regiones limitadas y homogéneas. Así como conchas de río y mamíferos, grupos de animales de método de vida diferente en absoluto y de posibilidad de propagación muy diversa, ayudaron a reconstruir el puente entre Australia y Sudamérica, de la misma manera veremos ahora como las mismas formas de animales nos explicarán el desarrollo del sistema de las corrientes africanas.

Las clases de mamíferos que habitan las estepas africanas, desde el Senegal (abarcando también el Sudán y el Africa oriental) hasta el cabo de Buena Esperanza, se pueden distribuir en una serie de formas locales, las cuales, sin embargo, en general se entrelazan con las vecinas. Sólo en un punto no sucede esto, en la *región del lago Tschad*. Es cierto que las formas que viven al Este del Tschad y a orillas del río Schari se enlazan estrechamente con las de la región del Nilo, y las de Nigeria septentrional con las de Senegambia o de la Costa de Oro; pero entre las formas que se presentan en el Este del lago Tschad

y las de su Oeste no se han podido hasta ahora mostrar formas de transición. Así, por ejemplo, caracterizan a la región occidental los antílopes del grupo *Bubalis major*, los búfalos del grupo *Bubalus caffer planiceros* y los antílopes de pradera del grupo *Adenota kob kob*; y, por el contrario, caracterizan a la región oriental los grupos del *Bubalis leluwel*, del *Bubalus caffer caffer* y de la *Adenota kob leucotis*.

Este notable contraste se puede tan sólo explicar admitiendo que durante un período de tiempo, hubo un obstáculo entre las dos faunas que las obligó a desarrollarse independientemente en centros separados. La clase del obstáculo de que se trata, la debía mostrar la fauna de agua dulce. Puesto que los peces, caracoles y conchas de las regiones del Nilo, Tschad, Kongo y Niger son extraordinariamente semejantes e indican la primitiva comunicación de estos sistemas, podía fácilmente deducirse la sospecha de que el factor, que aislaba las faunas terrestres y, en cambio, extendía tan lejos la fauna del agua dulce, no podía ser otro más que una antigua extensa zona de agua dulce, para determinar cuya situación y desarrollo, la forma de la superficie de la tierra ofrecía ciertos puntos de apoyo.

El Africa tropical está, en efecto, caracterizada por cuatro grandes depresiones, que en algunos puntos presentan restos de antiguos depósitos de agua en forma de lagos en desaparición, en todas las cuales se puede demostrar un sistema de aguas radialmente ordenado o por lo menos las huellas del mismo. Tales son: la depresión al Norte del gran arco del Niger, que nosotros llamaremos *cuenca de Timbuktu*; la *cuenca del Tschad*; la *cuenca del Congo*, y la *cuenca de Ngami*. Los límites naturales de estos valles son las montañas arcaicas y paleozoicas que les rodean. Por medio de grandes collados o aberturas en estas montañas, se comunican entre sí los tres valles del Norte, y el de Timbuktu se abre al Noroeste hacia el Océano Atlántico,

En uno de estos tres recipientes de agua dulce, antiguamente en comunicación, debía desembocar el *Nilo blanco* y por cierto en unos tiempos en que éste, además de las aguas del Victoria-Nyanza y de los lagos Alberto y Alberto-Eduardo, recibía también las del Kivu, Tanganyika y Nyassa. La demostración de esta conjetura la tenemos en la propagación del género de náyades *Caelatura*, que sólo se presenta en las regiones de los tres recipientes del Norte, en la del Nilo blanco y en las de los citados lagos del Africa oriental. El camino que el Nilo blanco tomó hacia occidente se dirige claramente al valle de Tschad y conduce a través de la región pantanosa del Bahr-el-Ghazal por el Bahr Keeta (o Bungul) hacia el Schari; pues entre el Bahr Keeta y los desagües del Bahr-el-Ghazal no existe ninguna cresta, sino tan sólo llanuras pantanosas.

Estos fueron los resultados que se obtuvieron con el estudio de la propagación de los animales y de los mapas físico-geográficos. Antes empero de aceptarlos definitivamente, se debía investigar si armonizaban con los estudios geológicos sobre el interior del Africa. La investigación geológica, como se desprende del catálogo de literatura de Haas & Schwarz (1), ha emprendido allí muchos estudios particulares, no habiendo podido, empero, formar aún con la unión de las diferentes observaciones, un cuadro de conjunto. Pero de los trabajos particulares se deduce con seguridad, que, en cada uno de los valles anteriormente citados se encuentran extensos depósitos lacustres procedentes de tiempos geológicamente primitivos. Si se reúnen desde un punto de vista unitario las realidades descritas en los trabajos particulares, quedan ellas enlazadas en la siguiente cadena de pensamientos:

(1) F. Haas und E. Schwarz, *Zur Entwicklung der afrikanischen Stromsysteme*, in *Geol. Rundschau*, Vol. IV, 1913, p. 603-607.

La descripción del mismo objeto, arriba presentada, está en gran parte literalmente tomada del original alemán.

A lo más tarde durante los primeros tiempos cretáceos, fueron el Norte de Africa, Egipto, el Sahara occidental y las cuencas del Tschad y del Congo inundadas por un mar en el que se destacaban como islas o penínsulas las antiguas grandes moles como Tibesti y Air. Cuando este mar retrocedió hacia el occidente y el Norte, quedaron acumulaciones de agua en los parajes más hondos, las cuales, así separadas, con desagüe hacia el mar, se convirtieron poco a poco en agua dulce por virtud de los ríos que a ellas afluían. Esta última comunicación hacia el mar abierto puede señalarse en la bahía del Río de Oro, en cuyo país se han encontrado, tierra adentro, recientes deposiciones marítimas de la edad miocena. Estos valles-recipientes son precisamente aquellos de cuya existencia nosotros partimos; es decir, la cuenca de Timbuktu, el del Tschad y el del Congo. La corriente más abundante que ellos recibían y, por tanto, la que más contribuyó a la dulcificación de estos recipientes era el desagüe de los grandes lagos del Africa oriental, el cual actualmente, con el nombre de Nilo blanco, vierte sus aguas en el Mediterráneo, y que no es más que la antigua corriente alta del Schari. Su caudal fué, en época bastante antigua, algo disminuído, pues por la erupción de los volcanes de Kirunga entre los lagos Alberto-Eduardo y Kivu y de Rungwe, entre los de Nyassa y Tanganyika, estos dos últimos y el Kivu quedaron por algún tiempo sin desagües.

El agotamiento de los grandes recipientes tuvo lugar por la rotura o desgaste en diferentes puntos. Así el río, que hoy llamamos Niger inferior, creó un desagüe del recipiente de Timbuktu hacia el golfo de Guinea y colocó el nivel de sus aguas tan bajo, que la traviesa entre él y el Tschad, que hasta entonces había estado inundada, se secó, cesando con ello la comunicación entre estos dos lagos. En el recipiente de Timbuktu, que poco a poco se iba socavando, formaron sus antiguos

afluentes nuevos lechos y constituyeron así el actual sistema del Niger.

También el recipiente del Congo obtuvo su desagüe al mar, porque el río de la costa que desemboca en Banana rompió por erosión la cordillera de montañas que lo obstruía. Como el Niger en el lago de Timbuktu, asimismo se formaron aquí sus lechos el Congo y sus afluentes. En depresiones locales se conservaron pequeños lagos como el de Leopoldo II y el de Matumba.

El paraje por el que antes se comunicaban los recipientes del Congo y del Tschad se convirtió, al vaciarse el primero de éstos, en una pantanosa hondonada a través de la cual el Uelle fluía al Tschad. Hasta muy recientemente el sistema del Congo, de erosión más fuerte, no atrajo hacia sí al Uelle por medio del Ubanghi, robando con ello al Tschad uno de sus más importantes afluentes. Todavía hoy no existe una verdadera cumbre o cresta que separe las aguas entre los sistemas del Congo y del Tschad, pues la región pantanosa, que más bien les une que les separa, vierte sus aguas hacia ambas partes por medio de corrientes continuamente mezcladas entre sí. El antiguo desagüe de los lagos del Africa oriental fué arrebatado al Tschad por absorción desde el Nilo azul y desviación consiguiente hacia el Mediterráneo. Este nuevo afluente del Mediterráneo constituye el actual Nilo blanco.

Los lagos del Africa oriental Kivu, Tanganyika y Nyassa, aun cuando vierten sus aguas a otros sistemas de ríos, no pueden sin embargo tampoco, si se tiene en cuenta su fauna, negar su antigua conexión con el Nilo blanco actual y con su predecesor que por el Schari desembocaba al Tschad. Si bien, a causa de su aislamiento lacustre, están más o menos modificados, son sin embargo los unidos de estos lagos genuinas *Caelaturas*, como las que viven en la región del Tschad y en el Nilo blanco;

y hasta sus caracoles, que tan notablemente recuerdan las formas marítimas, coinciden sin embargo con los de los citados sistemas. Cuando el desagüe de estos lagos fué interrumpido por la erupción de los volcanes del Africa oriental, quedaron ellos algún tiempo aislados, hasta que el Nyassa se unió al Océano Índico por medio del Shire. Algo más debió durar el aislamiento del Tanganyika, a juzgar por la más pronunciada especialización de su fauna, hasta que él y el Kivu por absorción se hicieron tributarios del sistema del Congo.

El recipiente de Ngami parece que tuvo una historia peculiar. El hecho de que los ríos que en él nacen o desembocan no posean ejemplares del género *Caelatura*, sino su propio género de náyades *Cafferia*, indica que en tiempos recientes no ha tenido ninguna comunicación con el vecino recipiente del Congo. Su vaciamiento pudo tener lugar en virtud de influencias climatológicas y por generales absorciones o desgastes desde la costa que le arrebataron los ríos Kunene, Orange, Limpopo y Zambezé. El actual lago de Ngami, las lagunas de Etoscha y Macari-Kari, así como el pantano de Tschobe, son sus restos.

El Zambezé inferior, que absorbió el recipiente de Ngami, pertenece al sistema de los ríos de las costas del Africa oriental, de los cuales el más hacia el Norte es el Hauasch y cuya fauna de náyades, por desgracia poco conocida, enlaza claramente con la India inglesa.

Al tratar del desecamiento del lago Tschad aludimos al Nilo, del cual vamos ahora a hablar. Cuando el Nilo blanco todavía como corriente superior del Schari, afluía al Tschad, estaba la fuente del Nilo en el lago de Tana, en Abisinia, y su curso, desde Chartum hacia abajo, era la corriente inferior del Nilo azul. Abisinia posee, además de muchos elementos de fauna etiópica, seguramente inmigrados con posterioridad, una fundamental base de fauna paleártica, como por ejemplo una cabra

montés (*Capra walie*), una zorra (*Simia simensis*) y una clausilia (*Clausilia schweinfurthi*), y en el mismo Nilo azul vive un genuino *Unio* del grupo del *U. pictorum* europeo, el *Unio dembeae*, al que se ha encontrado todavía en el diluvial del Nilo inferior. Estamos, pues, autorizados para ver en este antiguo Nilo un río paleártico que no adquirió sus elementos de fauna etiópica (que luego se introdujeron hasta su desembocadura, y que caracterizan al Nilo actual) hasta que atrajo hacia sí la antigua corriente superior del Schari, es decir, al actual Nilo blanco.

Intencionadamente hemos descrito con tanto detalle el ejemplo de la zoogeografía para la resolución del problema del origen del sistema de corrientes del Africa. Pues este ejemplo demuestra mejor que todas las palabras, las cuestiones que plantea la moderna zoogeografía y enseña también cómo se relaciona con las tres ciencias, Geografía, Geología y Paleontología, cuando ella se propone fines tan elevados como el de la aclaración de la red hidrográfica de un gran continente. Si se limita ella a problemas de menor importancia, como la investigación sobre la homogeneidad de una región fluvial actualmente uniforme, debe buscar, además del de las tres ciencias indicadas, también el auxilio de la Biología y en ciertas circunstancias proceder experimentalmente. El análisis de los componentes de corrientes que actualmente aparecen como uniformes y la reconstrucción de antiguos sistemas fluviales, o, por decirlo así, la investigación zoogeográfica de detalle, no es posible con tan sencillos medios como los que pudimos emplear en el estudio general de Africa. Aquí no basta el señalar la existencia del mismo género animal en distintas regiones, sino que la *especie*, con todos los matices o disfraces que a causa del aislamiento o de particulares condiciones de vida puede presentar, es el objeto de la investigación crítica. Para la comprensión de estos matices y para determinar su diverso empleo en estudios zoo-

geográficos, se ha creado una nomenclatura original de la que hemos de tratar principalmente porque se refiere a importantes puntos zoológicamente interesantes.

EXPLICACIÓN DEL CONCEPTO DE *FORMA LOCAL*,
IMPRESINDIBLE
PARA LOS ESTUDIOS ZOOGEOGRÁFICOS

La más frecuente e importante idea entre esta nomenclatura, la idea de «*Forma local*», fué ya mencionada en la introducción a la historia del origen de los sistemas de las corrientes africanas. Hablamos allí de que los mamíferos del interior de Africa podían clasificarse en una serie de formas locales, que a su vez se enlazaban entre sí estrechamente con las más próximas. Dicho en otras palabras, significa ello que, por ejemplo, el búfalo Caffer del País del Cabo es tan distinto del que vive en la región del Nilo blanco, que parece se les debería considerar como dos diferentes especies. Viaja uno, empero, desde el País del Cabo en dirección al Norte hacia Chartum, observará, aproximadamente cada día de camino, que los búfalos Caffer encontrados son ciertamente muy parecidos a los del día anterior, pero se pueden perfectamente distinguir de ellos. Esta diaria diferenciación, se presenta hasta el final del viaje, donde de repente se comprende que los búfalos observados el día anterior se distinguen muy poco de los que viven en las orillas del Nilo blanco. En el transcurso del viaje, por lo tanto, se ha palpado, inconscientemente, la transición desde la forma del búfalo del País del Cabo a la, al parecer, tan diferente del Nilo blanco. Este paulatino entrelazamiento de las dos formas finales, demuestra empero que ellas no pueden pertenecer a dos

especies diferentes. Ellas son, al contrario, miembros de la misma especie que, en los extremos de su enormemente extensa región, a causa de la apartada separación local, se han transformado en dirección diversa. Cada una de ellas puede ser considerada, en su respectiva región, como la representante geográfica de la otra. Las formas intermedias en el tránsito desde la del Cabo a la del Nilo blanco, no viven, empero, en una mezcla desordenada, sino que, como ya hemos indicado, cuanto más se aproximan al Nilo blanco más semejantes son a la forma que a éste caracteriza. La transición puede, por tanto, ser imaginada en el sentido de que, más o menos cada cien kilómetros, se encuentra una forma que a la vez que es algo más semejante a la del búfalo del Nilo blanco que la forma habitante cien kilómetros más hacia el Sur, es también algo más parecida al búfalo del Cabo que la forma que se presenta cien kilómetros más hacia el Norte.

Cada una de estas formas que representa los diferentes grados de transición, se halla reducida a una limitada región de residencia, en la que ella representa a las formas vecinas próximas parientes. Su nombre científico ha variado en el curso del tiempo. Mientras que los antiguos zoólogos, a causa de su gran semejanza mutua, las hubieran considerado como idénticas, la escuela que en la actualidad está pereciendo, daba un nombre propio de especie a cada una de ellas o las ordenaba como variedad de una forma vecina y clasificada. Empezando por este último caso debemos hacer observar que bajo el concepto de *Variedad* se acumulaban diferenciaciones de especie sistemáticamente muy diversas y que su empleo, por razón de la ambigüedad que encierra, debería en general ser evitado. Y en cuanto a dividir en especies las formas de transición, es un procedimiento que (aun cuando históricamente sea comprensible en época en que todavía no se conocía la relación

entre dichas formas), debe empero rechazarse aunque no fuere más que por el motivo de no darnos a conocer el parentesco entre ellas. Para poder expresar, de una manera clara y precisa, la diversidad entre formas vecinas y, al mismo tiempo, la pertenencia a idéntica especie, se ha creado el concepto de «*Forma local*», el cual se expresa por la adición de un tercer nombre a los binarios de la especie.

Bubalus caffer es el búfalo caffer que vemos en toda Africa. En el País del Cabo, por ejemplo, está representada esta especie por la forma local *Bub. caffer caffe.*; en el Kamerún, al contrario, por el *Bub. caf. planiceros*. Si nosotros habláramos tan sólo de *Bubalus planiceros*, se podría creer que se trata de una especie distinta del *Bub. caffer*; por la designación *Bub. caffer planiceros*, al contrario, sabemos inmediatamente que el búfalo Caffer se presenta en Kamerún y que su forma local de allí se llama *planiceros*.

La introducción del concepto de «*Forma local*» ha hecho posible en muchos casos el predecir directamente la existencia y constitución de tales formas. En las vastas llanuras pantanosas de Siberia, por ejemplo, o en las estepas africanas, desde el Cabo hasta el Sudán, o en los bosques vírgenes que forman un conjunto homogéneo desde Nigeria hasta Angola, están en contacto, a consecuencia de la uniformidad del terreno, los parajes de residencia de las formas locales de especies muy propagadas de animales. Sucede con frecuencia que, en alguna de las mencionadas grandes regiones, se conocen los eslabones geográficos finales de la cadena de formas locales de una especie, pero, en cambio (a causa de la incompleta exploración de una parte de esta zona de propagación de la especie de que se trata) no se han encontrado todavía las formas locales intermedias entre los conocidos miembros finales. El explorador especialista puede entonces, con probabilidad de acierto casi

rayana en seguridad, explicar qué aspecto deben tener los eslabones que todavía faltan de la cadena de formas locales. O puede, por el contrario, si se le presenta una forma local, todavía no clasificada, deducir de su aspecto el punto en que ha sido hallada. El célebre explorador de mamíferos, el berlinés P. Matschie, que estudia especialmente las formas locales de los antropomorfos africanos, acostumbra a decir, cuando, al desempaquetar un envío de pieles de estos animales destinadas a ser laboradas, encuentra algo desconocido: «Yo no sé lo que es esto, pero sé muy bien de dónde procede», y nunca se equivoca. Semejantes predicciones sobre el aspecto que debe tener una forma local todavía no hallada, son naturalmente tan sólo posibles en regiones como las antes mencionadas, donde la homogeneidad de la constitución del terreno ocasiona el contacto de las diversas zonas de las formas locales, y en donde, como en el ejemplo de los búfalos Caffer, las formas locales constituyen en su serie geográfica una verdadera cadena de transición entre los miembros geográficos extremos.

En un país como España, atravesado por montañas, es imposible este contacto entre las zonas de las formas locales, pues las especies de las llanuras están naturalmente separadas por las cordilleras y las de los montes por los valles y llanuras. La consecuencia de ello es que todas las grandes llanuras y todas las importantes cordilleras, en su fauna correspondiente, han constituido formas locales propias, las cuales empero, al relacionarlas respectivamente con las de las otras llanuras o cordilleras, no ofrecen ningún cuadro homogéneo de transición, como el que nos presentan los búfalos de Africa.

Así por ejemplo, según las modernas y concienzudas investigaciones de Cabrera (1), las ardillas están, en España, divididas

(1) A. Cabrera, *Mamíferos*, en «*Fauna Ibérica*». Museo de Ciencias Naturales, Madrid 1914.

de la siguiente manera: *Sciurus vulgaris alpinus* Cuv. en la región del Ebro; *Sc. vulgaris numantius* Mill. en Castilla la Vieja y León, en cuanto pertenecen a la región del Duero; *Sc. vulg. infuscatus* Cabr. en las partes de Castilla la Nueva y Extremadura pertenecientes a la región del Tajo, y *Sc. vulg. securae* Mill. en la Mancha y en Murcia, esto es, en la región del Júcar.

Contrasta con esta distribución de las formas locales con arreglo a las zonas de los ríos, la de las cabras monteses, que según el mismo autor es la siguiente: *Capra pyrenaica pyrenaica* Schimp. en los Pirineos centrales, *C. pyrenaica victoriae* Cabr. en la sierra de Gredos, *C. pyr. hispanica* Schimp. en la cordillera que va desde el Estrecho de Gibraltar hasta la desembocadura del Ebro y en la Sierra Morena, y finalmente *C. pyr. lusitanica* França en las montañas de Galicia y del Norte de Portugal.

Como que la forma local de la Sierra de Gredos se llama *Capra pyrenaica victoriae*, la de los Pirineos debe ser designada como *Capra pyrenaica pyrenaica*. La repetición del nombre de la especie al designar la forma local indica, en primer lugar, que se trata aquí de la forma local, y no del círculo total de las formas locales, y, en segundo lugar, que esta forma local como primeramente mencionada en la literatura, ha dado nombre al conjunto de las formas.

EJEMPLOS DE INVESTIGACIONES ZOOGEOGRÁFICAS FUNDADAS EN LA PROPAGACIÓN DE LAS FORMAS LOCALES

La posibilidad de la distribución de la fauna de un determinado país en formas locales bien definidas, es ya de por sí una interesante realidad y tiene también gran valor para la teoría

del origen de las especies, pero su realización no es el objetivo final de los estudios zoogeográficos. Todavía no está ella, aun en las más exploradas regiones de Europa, tan adelantada como se pudiera suponer, pues para ello es preciso disponer de muy copioso material no sólo de ejemplares procedentes de los más diversos parajes, sino también de piezas de cada una de las formas que habitan un mismo punto.

Se comprende por ello que los grupos de animales que, como los caracoles y las conchas, se pueden coleccionar en mayor número de ejemplares, fueron los primeros sometidos a una investigación sistemática para la definición de las formas locales. Particularmente las conchas de río (gracias a la estimulación de Kobelt), sirvieron de fundamento para una exploración que se halla muy adelantada aun cuando no puede de ninguna manera tenerse por ultimada.

Hará ya unos 30 años, que Kobelt llamó la atención sobre el notable fenómeno, que hasta entonces había pasado completamente inadvertido, de que las mismas especies del género de náyades *Unio* presentaban en cada zona fluvial un sello peculiar. Y más tarde llegó también a observar que las náyades pueden tener un aspecto distinto en las diversas partes de un mismo río y que por ejemplo, las que habitan en la corriente superior no se parecen a las de la corriente inferior, sino que son semejantes a las de un río cercano perteneciente a otra región fluvial. De ello creyó él poder deducir la existencia de una antigua, hoy desaparecida, comunicación de las corrientes que ofrecen iguales conchas.

El ejemplo clásico, con que él explicaba su método, era la corriente del Rhin (1). En su corriente superior, incluyendo el

(1) W. Kobelt, *Die erdgeschichtliche Bedeutung der lebenden Najaden*, in: Verhandlungen Naturhist. Vereines Preuss. Rheinlande u. Westfalens, Jahrgang 65, 1908, p. 151-162, pl. IV.

lago de Constanza (Bodensee) y hacia abajo hasta la boca del Aare, posee el Rhin una forma de concha, el *U. crassus cytherea* Kstr. (del conjunto de formas del *Unio crassus* Retz.) que es absolutamente idéntica a la que se encuentra en el alto Danubio, poco más o menos hacia abajo hasta Viena, y la cual se diferencia notablemente de la que puebla la corriente central del Rhin y sus afluentes, el *U. crassus batavus* Lam.

Geológicamente se presenta, en efecto, como posible, el que antes de la época glacial, que (por los peñascos que en el tiempo de su duración se removieron) originó la existente red hidrogáfica de la vertiente Norte de los Alpes, el actual Rhin superior, con sus afluentes, formase las fuentes de la corriente a la que hoy día llamamos Danubio y cuyas actuales fuentes se encuentran en la cordillera Jura de Suabia.

Esta confirmación geológica de las conclusiones derivadas de estudios zoogeográficos, no se extiende sin embargo a las ulteriores afirmaciones de Kobelt, de que también el Ródano superior y el lago de Ginebra tienen las mismas conchas que la región del Danubio y que por consiguiente deben considerarse como sus antiguos tributarios. Pero como el paso del Ródano a través de los montes Jura suizos, en la Perte du Rhône (cerca de la parte baja de Ginebra) es, como se sabe, muy reciente y además en el lago de Ginebra se han encontrado bancos de arena a una altura que demuestra su antiguo desagüe hacia el lago de Neuchatel, perteneciente a la región del Rhin superior, no se puede, desde el punto de vista geológico, esperar ninguna oposición a las reconstrucciones que Kobelt ha hecho de la red fluvial antidiuviana.

Los discípulos de Kobelt, entre los que tiene el honor de contarse el autor de este artículo, emprendieron, estos últimos seis años, ulteriores investigaciones en superior escala; primeramente apoyándose en el material existente en los museos o en

las colecciones particulares accesibles, más tarde empero, cuando se presentaron las dificultades de que luego hablaremos, en las vastas recolecciones propias.

Como ulterior demostración del aserto de Kobelt respecto la corriente alta del Ródano, se podía afirmar que el Ródano, más bajo de Lyon, posee las mismas conchas que el Saona y que por lo tanto este último era la primitiva corriente superior de la actual corriente principal del dicho Ródano. Además se demostró que el Támesis podía ser considerado como un antiguo afluente del Rhin, mientras que el Severn, que desemboca en el golfo de Bristol, manifiesta claras relaciones con el Sena. En la región comprendida entre el Main y el Danubio superior, demostraron también los estudios comparativos de las conchas, cambios de la red hidrográfica. Así como el antes mencionado *Unio crassus cytherea* Kstr. vive en todas las aguas que manan de la vertiente Norte de los Alpes, así también puede explicarse análogamente la propagación, hoy día tan desigual, del *Unio crassus crassus* Retz., por medio de la reconstrucción de una corriente diluvial que se deslizaba al Sur de los grandes ventisqueros de la Europa septentrional y recogía las aguas de los ríos que poseen las citadas conchas. Esta corriente llamada *Urtalstrom* está geológicamente documentada. Ella recogió después de la desaparición de los ventisqueros de Suecia (a través del, entonces seco, mar Báltico) las aguas de los ríos suecos, que también están poblados por el mismo *Unio crassus crassus* (1).

(1) Una revista sobre la Literatura especial se encuentra en F. Haas, *Die geologische Bedeutung der rezenten Najaden*, in «*Geolog. Rundschau*», Vol. II, 1911, p. 87-90.

OBJECIONES CONTRA EL EMPLEO DE LOS MOLUSCOS
DE AGUA DULCE COMO INDICADORES
ZOOGEOGRÁFICOS Y SU REFUTACIÓN

Si bien al principio el método de Kobelt, apoyado en la actual propagación de las conchas de río y de los caracoles, fué reconocido como un factor muy apreciable para la investigación de la superficie terrestre, despertó pronto sin embargo la crítica. A su empleo se opusieron consideraciones teóricas y observaciones experimentales y su importancia fué declarada como de rango subordinado o completamente nula. Se aludía, por ejemplo, al propio movimiento de las conchas y a su arrastre (por medio de peces) en el estado gloquídico y se opinaba que estos factores debían, ya desde largo tiempo, haber borrado los antiguos límites de sus zonas de formas locales, haciendo imposible la deducción de conclusiones geográficas. Se decía además que una parte de las especies de conchas fluviales y de caracoles tenían absolutamente el mismo aspecto en las diversas regiones fluviales y que hasta las formas del *Unio crassus*, que se había presentado como el mejor indicador, en las diferentes zonas de las formas locales de esta especie no se podían distinguir entre sí.

Estas objeciones tenían un carácter grave y si no se las podía refutar quedaba negada la utilidad no sólo del empleo de las náyades como indicadores zoogeográficos, sino también del de todos los otros grupos de animales, porque lo que se oponía a la utilización de las conchas fluviales se oponía también, más o menos, a la de todos los otros animales. Pero la injustificación de estas objeciones se pudo demostrar, gracias a un gran número

de observaciones hechas sobre la libre naturaleza y por involuntarios experimentos a gran estilo.

Por lo que respecta a la cuestión del transporte y del arrastre en el estado de larvas, teníamos las observaciones de casi veinte años sobre la permanencia absoluta en el mismo sitio de una concha de perla fluvial. Una trasplatación de conchas de perlas fluviales desde Baviera al Pfalz (Palatinado), que tuvo lugar hace 150 años, ha dado por resultado que los descendientes de los animales importados no se han todavía extendido más allá de la zona en que entonces se esparcieron las conchas. El canal de Ludwig, entre el Danubio y el Main, que se terminó hace 80 años, no ha podido todavía ocasionar el contacto, y por tanto mucho menos la mezcla, de ambas faunas, no estando la mayor parte de dicho canal todavía poblada por conchas.

Si bien es cierto que las larvas de las conchas fluviales, los gloquidios, para llegar a su transformación hasta la forma definitiva, deben pasar por un estado parásito sobre las agallas o las aletas de un pez, ello sin embargo no tiene gran importancia desde el punto de vista de la propagación. Puesto que durante el tiempo de la incubación de las náyades los peces transeúntes (Salmonidos, Acipenseridos, Clupeidos...) todavía no marchan aguas arriba, no pueden ser utilizados por dichas náyades como hospederos temporales; los otros peces en cambio, que permanecen fijos en un mismo paraje (como barbos, percas, carpas, etc.), pueden ciertamente ser utilizados por las náyades como hospederos, pero no pueden servirles para la propagación.

Cierta propagación de las conchas, que se acumula en el transcurso de miles de años, es naturalmente innegable, de lo contrario no se explicaría la población de los ríos por ellas.

Las delimitaciones de las formas locales entre sí no son, por lo demás, muy radicales; así por ejemplo, viven en el Rhin, entre la desembocadura del Aare y Basilea, clases bastardas que son

mezcla entre la forma del Danubio *Unio crassus cytherea* y la del Rhin *U. cr. batavus*, e igualmente se encuentran tales bastardos en todas partes donde diversas formas locales se mezclan en unas aguas determinadas. La consecuencia de esto es que el paraje de un cambio de corriente no se puede fijar con exactitud hasta el kilómetro, pero ello, como se comprende, no tiene importancia trascendental.

Mayor esfuerzo, para reunir material de prueba en contra y para la interpretación de los experimentos, ocasionó la refutación de las otras objeciones contra el empleo de las náyades como indicadores zoogeográficos.

Era ciertamente verdad, lo que se oponía. «¿Por qué tan sólo entre los caracoles de agua dulce las formas locales de la *Paludina contecta* Mill. y entre las conchas de río sólo las náyades y entre éstas, a su vez, sólo algunas especies, como el *Unio crassus* Retz. y la *Pseudanodonta complanata* Rssmr., y en segunda línea también el *Unio pictorum* L., porque tan sólo estos animales deben servir de indicadores zoogeográficos y no deben servir también para ello los caracoles de los géneros *Limnaea*, *Physa*, *Planorbis*, *Bithynia*, *Valvata*, *Neritina*, etc., las conchas de los géneros *Pisidium*, *Sphaerium*, *Corbicula*, y otras náyades, como el género *Anodonta*? Las especies que constituyen en las diversas zonas fluviales formas locales ¿no son acaso una minoría comparadas con aquellas que en todas las zonas fluviales aparecen en formas iguales? ¿Son ellas por lo tanto excepciones que, como tales, confirman la regla de la no especialización en formas locales de los moluscos de agua dulce?»

¿Qué se podía contestar a esta argumentación? Los hechos sobre los que se apoya son irrefutables. ¿Lo es empero también la interpretación que se les da?

La *Biología* debía señalar el recto camino.

Si se compara el género de vida de las pocas especies que la

escuela de Kobelt utiliza como *indicadores*, con el de los restantes moluscos de agua dulce, se observará que, la *Paludina conlecta*, el *Unio crassus* y la *Pseudanodonta complanata*, son formas que se presentan en las *aguas corrientes* o en los *lagos rodeados de montañas* y cruzados por ríos, mientras que todas las otras se propagan principalmente en *aguas estancadas*.

Las del primer grupo no pueden, en general, existir en aguas estancadas o que corren pausadamente, mientras que las del segundo se pueden acomodar a las condiciones de vida del agua corriente.

La limitación de las condiciones de existencias del grupo de los moluscos utilizables como indicadores, y que necesitan el agua corriente para vivir, es lo que les une tan estrechamente a su paraje conduciendo con ello a la constitución de formas locales. Por el contrario, los moluscos que, como los del segundo grupo, pueden vivir y desarrollarse en tan diversas condiciones, como las que ofrecen los lagos, pantanos, lagunas, zanjas, arroyos y grandes corrientes, son demasiado plásticos, es decir, se pueden acomodar demasiado fácilmente a cualquier ambiente, para que sea posible el que ellos cristalicen en formas propias características de una zona limitada de propagación.

Al revés que los moluscos que habitan exclusivamente en *aguas corrientes* y que son aptos para constituir formas locales, aquellos que se propagan principalmente en *aguas quietas* de todas clases, y que además también se encuentran a veces en aguas corrientes, tienen la facultad de acomodar su organismo a las diversas condiciones de vida del ambiente que las rodea. Tienen ellos un aspecto diferente en la laguna fangosa, que no está cruzada por ninguna corriente y que ofrece fácil protección entre el laberinto de sus plantas acuáticas, que en un lago entre montañas, de fondo rocoso y de fuerte oleaje o en una zanja por donde se desliza pausadamente el agua de riego, entre las

emanaciones ácidas del humus procedente de los próximos cultivos.

Esta facultad para salir al encuentro de la acción del respectivo ambiente por medio de una opuesta reacción del organismo, es una cualidad muy importante en la interpretación biológica de las especies animales que se encuentran en la naturaleza y recientemente, siguiendo a W. Israel, se designa a los ejemplares que en virtud de una tal *reacción* se han acomodado a su ambiente con el nombre de *formas de reacción*, que no deben confundirse con las *formas locales*.

EL CONCEPTO O IDEA DE LA *FORMA DE REACCIÓN*

El malacólogo verá en seguida si un caracol de agua dulce, que se le presente, procede de un arroyo entre montañas, de una corriente que se desliza tranquilamente o de un pantano; de la misma manera que él, en la forma de la cáscara, conoce si el caracol de tierra ha vivido en terreno calcáreo o pobre en cal, en los valles o en altas montañas. Si este profesor pertenece a la antigua escuela zoológica, señalará a una tal forma de reacción, en caso de que ella se aparte marcadamente del tipo corriente, como una variedad o hasta como una nueva especie. ¿Está empero justificado este proceder? Se le puede defender so pretexto de que los animales que tienen distinta apariencia son también distintos en realidad y deben ser por tanto designados con nombres diferentes. A ello puede empero contestarse, que todos los animales que tienen la misma *forma joven*, pertenecen a la *misma especie*, aunque posteriormente se desarrollen en diferentes formas finales. Está, en efecto, demostrado, que una serie de formas, consideradas según su respectivo punto de residencia

como diferentes especies o variedades de una especie, poseen la misma forma joven, de la cual, al desarrollarse, se ha originado, en virtud del respectivo ambiente encontrado, la *forma de reacción* correspondiente a éste. El experimento biológico mostró también, que el cambio de comarca hace acomodar a los jóvenes caracoles al nuevo ambiente.

Los ensayos de Brockmeier pueden citarse como el clásico ejemplo, y demostraron que la *Limnaea palustris* Müll., que puede tener hasta 30 mm. de largo, y la *Limnaea truncatula* Müll., que sólo alcanza a 10-12 mm., son en realidad una y la misma cosa, y que la segunda especie no es más que la forma atrofiada que toma la primera, viviente en general en lagunas o pantanos, cuando habita pequeñas corrientes de agua. Huevos de la *truncatula* pudieron, por virtud de un buen ambiente para la respiración y alimento, transformarse en *palustris* y a su vez huevos de esta última, por la acción de un ambiente miserable, convertirse en *truncatula*; y con la masa de huevos de un solo ejemplar de *Limnaea truncatula*, dividida en dos mitades, se criaron, al mismo tiempo, jóvenes *truncatula* y jóvenes *palustris*.

Otros experimentos, repetidos con frecuencia por los aficionados a los aquariums, demuestran la transformación de la corta *Limnaea lagotis* fluvial y de su semejante, aunque provista de una orla alada en la boca, *Limnaea auricularia*, en la alta y esbelta *Limnaea stagnalis*, cuando se crían huevos o jóvenes de las dos primeras clases en recipientes de agua tranquila y dotada de plantas.

El autor ha observado que jóvenes *Anodonta cygnea* L., trasladadas desde el estanque en que habitaban al agitado arroyo formado por el desagüe del mismo, se transformaron en *An. anatina* L.; y al contrario la forma fluvial *An. piscinalis* Nilss., trasladada, por las inundaciones, desde la corriente a aguas tranquilas (en tiempos normales separadas de ella), se des-

arrolló convirtiéndose en la forma propia de los estanques, *An. cygnea* L.

Ya en el cuarto decenio del siglo pasado, reconoció Rossmaesser que el particular *Unio platyrhynchus* del lago de Woerth en Corintia (caracterizado por una extendida parte trasera curvada hacia abajo), procedía del igual *Unio pictorum longirostris*, que vive en los afluentes y desagües de dicho lago.

DIFERENCIAS ENTRE LA FORMA LOCAL Y LA FORMA DE REACCIÓN

La arriba descrita, y podemos decir también demostrada, facilidad para transformarse, que caracteriza a las formas de reacción de una especie, señala por sí sola la imposibilidad de su empleo en las investigaciones zoogeográficas y explica asimismo la exigencia de la zoología sistemática moderna, al no querer distinguir a tales formas invistiéndolas con nombres (como especie, variedad, subespecie o aberración). Continúa firme el principio de no dar nombre propio más que a las formas que conservan constantemente sus cualidades características y que por herencia las trasladan a sus descendientes. En esto estriba una de las más hondas diferencias entre forma local y forma de reacción.

Lo que respecto a esta última han demostrado los experimentos, sucede cada momento en la naturaleza sin necesidad de la intervención del hombre. Valiéndose de portadores, como los anfibios o los pájaros, o por medio de las fuerzas elementales, como en las inundaciones, se trasladan continuamente huevos y formas jóvenes a diferente comarca y allí se desarrollan acomodándose a su nuevo ambiente, sin delatar en nada su origen.

De otra manera se conduce la forma local, como lo demuestra el caso ya citado de la trasplatación de conchas bávaras de perla de río, al Pfalz. La concha de perla de río *Margaritana margaritifera*, necesita aguas de corriente rápida y casi completamente libres de cal, por lo que sólo vive en arroyos nacidos en montañas no calcáreas. Pero éstas sólo se encuentran de vez en cuando, pues o deben pertenecer a la originaria formación pétreo o están constituidas por rocas arenosas, por lo que es claro que la propagación de la *Margaritana margaritifera* L., no puede tener conexión, sino que sólo se halla donde existen dichas clases de montañas. Esta separación local ha sido el origen de las formas locales y nosotros ponemos la *Marg. margaritifera* L., que habita la primitiva mole pétrica escandinavo-báltica y que es bien distinta de la *Marg. marg. minor* Rssmr. de la cordillera de Bohemia (Erzgebirge, Fichtelgebirge, Bayrisch-bömischer Wald), enfrente de la *Marg. marg. parvula* Haas de la región de piedra arenosa del occidente de Alemania y de la *Marg. marg. elongata* Lam. del plateau de Langres y de los Vosgos occidentales. La cualidad que poseen todas estas formas locales, a las que se agregan otras de Asia y América del Norte, de producir preciosas perlas, ha sido causa en Baviera, ya desde largo tiempo, de que se constituyera un monopolio real para la recolección de conchas de perlas. Con la idea de aumentar sus ingresos, hízose enviar aproximadamente en 1770 el entonces elector de Pfalz algunos cientos de *Marg. marg. minor* procedentes del Fichtelgebirge y las colocó en varios arroyos del Pfalz, en terrenos de piedra arenosa y, por tanto, que ofrecían buenas condiciones. La pesca de perlas no dió gran cosa, pero los resultados biológicos de este experimento tienen inmenso valor. Las conchas se multiplicaron abundantemente, pero, después de 150 años que cuenta su presencia en los parajes actuales, no se han extendido más allá, y, aunque viven en un

ambiente geológicamente distinto, conservan todavía hoy la forma característica de la *Marg. marg. minor* de las primitivas formaciones pétreas.

Hará unos diez años, observó el autor que los arroyos del Odenwold, en cuya corriente inferior se habían colocado las conchas bávaras, en su corriente superior están habitados por la concha de perlas que se encuentra en toda la región de piedra arenosa de Alemania occidental y que constituye la bien definida forma local *Marg. marg. parvula*. Por lo tanto, a pesar de haber morado un siglo y medio una al lado de otra y en las mismas aguas, no se han mezclado las dos formas de la *Marg. margaritifera* y a pesar de su traslado a una diferente comarca la forma *minor* de las montañas primitivas, ha conservado sus señales características que la distinguen de la forma *parvula*, de los terrenos de piedra arenosa.

Este hecho es una prueba inequívoca de que la forma local transmite por herencia sus señales características y que las conserva aunque se la traslade a otras comarcas. En la forma de reacción vimos, por el contrario, que todo cambio en sus condiciones de vida conduce al acomodamiento al nuevo ambiente y a la renuncia de las cualidades adquiridas en el antiguo.

COMBINACIÓN DE FORMA LOCAL Y FORMA DE REACCIÓN

A pesar de estas diferencias fundamentales, tienen la forma local y la de reacción algo común.

Nosotros sólo podemos, por ejemplo, imaginarnos una forma local, como originada de una forma de reacción, nacida en una

extensa zona aislada y con condiciones de vida uniformes. La uniformidad de las condiciones de vida en esta región, produce el desarrollo de una sola forma de reacción, la circunvalación por otras regiones con diferentes condiciones de vida obliga al aislamiento a la forma de reacción originada, y este aislamiento debe conducir, con el transcurso de miles de años, al fijamiento y transmisión por herencia de las cualidades adquiridas por la forma de reacción. La manera descrita de originarse una forma local coincide en esencia con la manera como, en todavía más remotos tiempos, se debe haber desarrollado la especie, que ahora, a su vez, origina formas de reacción y locales.

La cualidad de la forma local de transmitir por herencia sus características, la hace aparecer como un concepto semejante a la especie y esta semejanza aumenta todavía considerando el hecho de que las formas locales, completamente aisladas y no influenciadas por renovaciones de sangre debidas a las formas vecinas, con el transcurso del tiempo, se convierten en especies.

La inferior fijación de sus caracteres, comparados con los de las especies, la demuestra sin embargo la forma local en el hecho de que puede cruzarse fértilmente con las formas vecinas y que los bastardos así originados también son fértiles, mientras que los nacidos de las pocas especies que se cruzan con fertilidad, son siempre estériles.

Se puede, por lo tanto, concebir la forma local como una especie todavía no madurada, como «pequeña especie», según se la llama para distinguirla de la especie bien definida, a la cual también se parece en que, bajo diversas condiciones de vida, puede, al igual que ella, originar formas de reacción.

Hasta muy tarde no se conoció esta cualidad, que enturbia la clara visión zoogeográfica de las regiones de formas locales

y que condujo a grandes faltas en la interpretación y dudas en la teoría de las formas locales.

Para explicar lo dicho con claros ejemplos mencionaremos las formas de reacción lacustres de los caracoles y conchas. Como dijimos al hablar del concepto de forma de reacción, cada una de las diferentes posibilidades biológicas que ofrece el agua dulce (corriente, arroyo, pantano, lago...) origina análogas formas de acomodamiento en toda la tierra. Donde esto se ve con mayor claridad es en los moluscos que habitan lagos de agua dulce. La semejanza, por ejemplo, entre los caracoles de la familia de las paludinas de los lagos y grandes corrientes (las cuales biológicamente son iguales que los lagos) de Asia, Africa y América del Norte, es tan grande, que se consideraba a estas formas, de origen tan diverso, como próximos parientes. Asimismo las náyades de las mencionadas regiones se parecen tanto, que en su crítica sistemática se cometió la misma falta que con las paludinas.

La ulterior y más trascendental consecuencia de estas equivocaciones fué que se consideró como emparentados con las formas citadas vivientes a los caracoles y conchas fósiles procedentes de deposiciones lacustres del terciario europeo, que tienen con ellas gran semejanza, y que esta hipótesis fué uno de los principales puntales de la teoría que hace extinguir la fauna del terciario europeo al final de esta época, haciendo inmigrar de otras partes la fauna que hoy día vive en nuestro continente y negando todo parentesco entre ella y la terciaria (1).

La investigación anatómica ha demostrado que los caracoles y conchas de lago de Asia, Africa y América, no son más que las formas de reacción lacustre de las especies y formas

(1) F. Haas. *Die Najaden des Sees von Bañolas und ihre theoretische Bedeutung*, in: *Treballs Inst. Catal. Hist. Nat.*, Barcelona, 1917.

locales que viven en los afluentes y desagües de los lagos habitados por aquéllos.

En donde más ha progresado la reacción lacustre es entre los moluscos de los lagos del oriente de Africa (Tanganyika, Nyassa, etc.), los cuales tienen, en parte, un aspecto original que recuerda los géneros marítimos. Se puede, por tanto, con Bourguignat, llamar a estas tan variadas especies de agua dulce, *formas thalassoideas*. Su semejanza con los caracoles y conchas marítimas es tan grande, que se indicaba que los lagos en los cuales viven contenían antes agua de mar, siendo *lagos relictos*, y se consideraba a los moluscos thalassoideos como formas primitivamente marítimas acomodadas luego al agua dulce.

También aquí demostró la anatomía de los moluscos en cuestión, que ellos no son más que formas de reacción de géneros y especies que viven en las corrientes del sistema a que pertenece cada lago. En algunas formas se muestra también la pertenencia a los normales caracoles de agua dulce, en que su marcada formación thalassoidea sólo tiene lugar en algunas bahías del lago, mientras que en los otros puntos se distingue menos o nada de la forma de reacción del agua corriente.

Otro ejemplo, que explica por medio de las formas de reacción el disfraz de las formas locales, nos ofrecen las náyades de la Europa central.

Los primeros trabajos de Kobelt, que reconstruían antiguas corrientes de ríos basándose en la propagación de las formas locales de náyades, se relacionaban tan sólo, por razón de la mayor facilidad en proporcionarse material, con los grandes ríos. Como que éstas casi siempre, bajo todos los climas, ofrecen las mismas condiciones de vida, las conchas procedentes de ellas mostraban también siempre el mismo tipo de forma de reacción, de manera que siempre se comparaban entre sí tan sólo piezas semejantes.

La consecuencia de ello era que, hasta a los ojos legos, aparecían iguales las formas del Rhin superior y del Danubio y en cambio las del Rhin inferior distintas de las del Rhin superior. Pero la lógica continuación del pensamiento de Kobelt exigía que se estudiara también la fauna de las conchas de los pequeños afluentes y arroyos, puesto que ellos podían dar aclaración sobre cambios de red fluvial de segundo y tercer grado. Entonces en diferentes puntos de Alemania y Suiza se empezó a investigar sistemáticamente todas las aguas en busca de conchas fluviales. Pero, cuando se quiso proceder a laborar con el material reunido, entonces se presentó la triste realidad de que los habitantes de los pequeños ríos y arroyos parece que no obedecen las leyes de la constitución de formas locales.

Así una cordillera de montañas que forma la cresta de separación entre dos sistemas fluviales, completamente distintos con respecto a las *formas de reacción propias de la gran corriente* de sus náyades, poseía, en los desagües hacia los dos sistemas, la misma *«forma de reacción propia del arroyo»*; o bien se encontraban, en los arroyos de la región del Rhin superior, conchas que no se podían distinguir de otras procedentes de la región del Main o de Suecia.

El primer caso permitía la interpretación de que había existido una inexplicable, antigua comunicación geológica de las dos regiones fluviales; y el segundo hace dudar de si las especies de conchas constituyen formas locales, pues la coincidencia de formas procedentes de tan apartadas regiones parece ser un argumento contra la diferenciación local de las conchas.

En el deseo de encontrar el fundamento de esta excepción de las leyes de la constitución de formas locales, fueron investigadas de nuevo, con gran atención, determinadas zonas y de cada paraje se recogieron una gran multitud de náyades

de todas edades. Cuando cada arroyo fué estudiado en grandes extensiones, entonces se vió que, por muy diferentes que parecieran las conchas ya crecidas, las formas jóvenes eran idénticas en los arroyos e iguales a la forma de la corriente principal. Luego se examinaron los ejemplares jóvenes de todo el material de conchas investigado hasta entonces y al final de este análisis se comprendió que, por ejemplo, las conchas de los arroyos de Suecia y de las regiones del bajo Rhin y del Danubio, que aparentemente son iguales, poseen formas jóvenes diferentes, que corresponden a la forma de la corriente principal de la región de que se trata. Así queda probado que ellas en su estado crecido, a pesar de su semejanza, no pueden ser idénticas y que la tal semejanza no es más que una consecuencia del idéntico disfraz.

Al contrario, las formas de arroyo de la misma región fluvial, aparentemente diferentes, tenían formas jóvenes idénticas que concordaban con las de su corriente principal; con lo cual queda demostrada también la identidad de sus ejemplares crecidos y que su diferencia aparente se debe al hecho de ponerse diferentes máscaras.

Continuando las investigaciones sobre esta base, se llegó al estudio del problema de por qué formas jóvenes idénticas se pueden disfrazar de formas crecidas diferentes y, en cambio, formas jóvenes diferentes de formas crecidas idénticas.

Comparando las condiciones de vida en las cuales se nos presentan las conchas que en los más separados países se caracterizan por tener la superficie de su cáscara en forma de riñón, la epidermis de color negro mate y el vértice bajo, tirado hacia adelante y muy carcomido, se pudo constatar que todas ellas viven en arroyos de rápida corriente, procedente de montañas no calcáreas y con fondo pedregoso. Todas las conchas que se parecen por tener una figura elíptica alargada, el espinazo colocado cerca del límite anterior, carencia de toda erosión y

la epidermis de color gris moreno, fueron halladas en desagües fangosos de las montañas calcáreas; mientras que las náyades de forma de judía, con regulares vértices fuertemente esculpidos y epidermis de color rojo moreno, fueron todas recogidas en arroyos de corriente pausada con fondo pantanoso.

El problema estaba solucionado. Las condiciones de vida iguales en que vivían, eran las que de diferentes formas locales hacían idénticas formas de reacción y que por el aspecto que daban a las primeras, dificultaban la investigación zoogeográfica.

Después que, por las experiencias hechas, la vista se había aguzado, las formas de reacción procedentes de diversas zonas de forma local y que antes parecían tan semejantes, mostraron diferencias y dejaron ver a través de la respectiva máscara. Se había aprendido a conocer las reacciones de cada comarca y a saber prescindir de ellas al contemplar la concha, de modo que se veía la forma local existente debajo de la máscara.

Con ello estaban vencidas las principales dificultades que se oponían a la investigación zoogeográfica fundada en el auxilio de la propagación de las formas locales, y sólo quedaban algunas de importancia ocasionadas por una falsa comprensión del concepto de especie y de la variabilidad.

EL CONCEPTO DE LA *AMPLITUD DE LA VARIACIÓN*

En la literatura zoológica, se encuentran con demasiada frecuencia separadas y mencionadas a veces como especies y a veces como variedades, pero siempre con nombre propio, formas que tan sólo se distinguen de las otras por el tamaño, color o dibujo. Entre las especies o variedades, distinguidas a base de estas señales, las hay, o bien condicionadas geográfica-

mente, que representan por tanto formas locales y merecen un nombre especial, o bien formas de acomodamiento a determinadas condiciones de vida, las cuales, según lo dicho, no pueden, como formas de reacción que son, tener un nombre diferente del de la especie principal. En casi todos los citados casos se trata, empero, de ejemplares que se distinguen de la mayoría de los que viven en el mismo lugar, por su tamaño, color o dibujo o por una combinación de estos tres factores. Depende, en cada caso, mucho del observador, el grado de diferenciación que él considere preciso para la separación nominal como especie o variedad.

Es evidente lo injustificada que está tal separación. Es indudable que los animales de la misma especie, aunque sean hermanos o hasta gemelos, nunca serán completamente iguales. Es igualmente claro que esta diferenciación dentro de la misma especie debe aumentar a medida que disminuye el parentesco. Tan sólo por estas lógicas consideraciones se debe ya conceder a la especie animal un espacio dentro del cual se mueva la variabilidad.

La práctica ratifica esta exigencia teórica y ha inducido a la presentación del concepto de «*Amplitud de la variación*». Los límites de esta amplitud de la variación son muy diferentes en los distintos grupos de animales. Las formas inflexibles, por ejemplo, de los escarabajos, arañas y escorpiones, presentarán pequeña variación, a lo más en cuanto al tamaño y el color, mientras que en grupos de dibujo complicado (como mamíferos, aves, mariposas y caracoles) o bien en aquellos de formas plásticas (como los moluscos en general) las diferencias dentro de la especie pueden ser muy importantes.

Es verdad que las formas de reacción dan a la especie principal de que dimanan, una gran diversidad de formas, pero ellas constituyen siempre la unidad de los ejemplares que se

presentan en una zona biológicamente limitada, mientras que la amplitud de la variación se compone de una multitud de individuos diferentes, que viven todos en una zona biológicamente uniforme o que hasta constituyen la descendencia de una sola pareja.

Los extremos de la amplitud de la variación no se pueden fijar fácilmente y hay mucha dificultad cuando sólo se comparan ejemplares de un único paraje.

Ella acompaña a la especie en toda su zona de propagación, pero no de una manera uniforme. Si comparamos la amplitud de variación con la escala musical, encontraremos, ciertamente, dentro de la total zona de propagación, de una especie o de una forma local, en todos los parajes las notas Do-1 hasta Do-2, pero en una parte de la zona predominan los tonos Do-1 hasta Fa, en otra parte los tonos Re hasta La, y, finalmente, en otra los Fa hasta Do-2.

Esta limitación de la amplitud de variación en parajes determinados puede ser un factor que ayude a la constitución de formas locales.

La inadmisibilidad de la designación con nombres determinados de las diferentes formas dentro de la amplitud de variación, se comprenderá ahora suficientemente y ni siquiera se debería nombrar a los extremos de las mismas, puesto que nunca se puede saber con seguridad si son o no conocidos y por qué se cambian constantemente.

El caracol *Eremina duroi*, que vive en la colonia española de Río de Oro, nos ofrece el ejemplo de una muy extensa amplitud de variación y del intento de dotar de nombre a determinadas formas dentro de la misma. Este *helicado*, descrito por Hidalgo en el año 1886, era, hasta hace poco, muy rara en las colecciones. Kobelt llamó, más tarde, var. *minor* a una pequeña forma de la misma y Germain estableció la variedad *minima*,

fundándose en diferencias de tamaño, las variedades *alta* y *depressa*, por diferencias de forma y, finalmente, la variedad *nivea* por diferencias de color. C. Boettger, que, según dijimos, había coleccionado muy abundante material de estas *Eremina*, pudo entonces demostrar (1) que la típica forma, de 35 mm. de longitud, está unida, a través de todas las transiciones, con las variedades de 19 mm. ó menos, pasando por las *minor* y *minima*; además, que las variedades *alta* y *depressa* no están en los extremos de la amplitud de variación de la altura de la tuerca; y, finalmente, que la coloración de la piel de la cáscara puede presentar todos los matices, desde el amarillo-gris listado hasta el blanco puro (var. *nivea*) pasando por el gris claro liso.

Todavía mayor es la variabilidad, pues las series de disminución y de aplanamiento de la espira, se combinan según el siguiente esquema (que sólo presenta los ocho extremos), con transiciones desde el ombligo completamente cerrado hasta al abierto en absoluto:

- | | | | | |
|---------------------------|---|-----------------|---|---------------------|
| I. Forma grande (35 mm.) | } | 1. Espira alta. | { | (a) Ombligo cerrado |
| | | | } | (b) Ombligo abierto |
| | | 2. Espira baja. | { | (a) Ombligo cerrado |
| | | | } | (b) Ombligo abierto |
| II. Forma pequeña (19mm.) | } | 1. Espira alta. | { | (a) Ombligo cerrado |
| | | | } | (b) Ombligo abierto |
| | | 2. Espira baja. | { | (a) Ombligo cerrado |
| | | | } | (b) Ombligo abierto |

Si, por ejemplo, se encontraran tan sólo las formas I 1.^a (forma grande con tuerca alta y ombligo cerrado) y II 2 b

(1) C. Boettger, Matériaux pour servir a l'histoire de l'*Eremina duroi*. Hid. in «*Bol. Real Soc. Española Hist. Nat.*», 1915, p. 235-243. Taf. VI-VII.

(forma pequeña, con tuerca baja y ombligo abierto), sería comprensible que se las considerara como esencialmente diversas y se les diera diferente nombre. Pero como C. Boettger encontró en el mismo paraje todas las transiciones entre los ocho extremos nombrados y, por otra parte, la anatomía demuestra la *identidad de sus cuerpos blandos*, debemos nosotros considerar a estas formas (que aparentan ser tan diferentes), aun a las ya provistas de nombres de variedad, como diferenciaciones puramente individuales de la *Eremina duroi*.

En interés de la fijación de la verdadera relación de parentesco entre las especies animales y de la ciencia zoogeográfica, que se apoya en su conocimiento, debiera ser evitado el proveer de nombres propios a las formas de reacción de una especie o de una forma local. El impulso hacia más finas distinciones, que conduce a estas denominaciones aquí censuradas y que todavía impera particularmente entre los entomólogos y los malacólogos, está causado con frecuencia por la imperfección de las diagnosis de la especie transmitidas por los antiguos.

Los antiguos exploradores, que generalmente no poseían escuela biológica ni abundante material de comparación, describían sus nuevas especies o formas locales con arreglo a uno o algunos pocos ejemplares, los cuales representaban, naturalmente, tan sólo fragmentos de la respectiva amplitud de variación. Las diagnosis de las nuevas especies no podían por ello concordar con las mismas en toda su amplitud, por lo cual las formas de esta amplitud de variación, encontradas posteriormente, no concordaban con la diagnosis de la especie. En lugar de ampliar a esta última, lo cual está por entero de acuerdo con las reglas internacionales de la nomenclatura, se hacía de los miembros de la amplitud de variación nuevamente hallados, una nueva variedad o hasta una nueva especie.

Mucho se ha faltado en este punto, y en especial, con res-

pecto a los caracoles de tierra, está la literatura plagada con una infinidad de nombres de especie y variedad, que dificultan la visión del cuadro natural del parentesco e imposibilitan las conclusiones zoogeográficas. Algunos decenios tendrán que pasar hasta que estas formas (injustamente separadas y en la mayoría de los casos caracterizadas tan sólo por una descripción y por ninguna reproducción) sean de nuevo reducidas a lo que en realidad son, y hasta que nosotros, saliendo del actual torbellino de nombres, encontremos el camino del verdadero conocimiento de las relaciones naturales!

El serio explorador de hoy día, que posee estudios biológicos y anatómicos, antes de describir una nueva forma, se entera primeramente de si ella cae o no dentro de la *amplitud de variación* de una especie conocida o si representa alguna de sus *formas de reacción*. Si se presenta uno de estos dos casos y además la forma en cuestión se aparta marcadamente del tipo de la especie hasta entonces adoptado, no la coloca como *varietas nova* al lado de este tipo, sino que amplía la diagnosis de la especie, hasta entonces vigente, tanto como sea menester para que su nueva forma quede también allí comprendida. En lugar de escribir una pequeña disertación sobre «Una nueva variedad de *Helix punctata* Drap.», puede él enviar a su periódico científico un artículo sobre «Datos para el conocimiento de la amplitud de variación de *Helix punctata* Drap.», o bien publicar una buena reproducción fotográfica de la novedad, con la correspondiente ampliación de la diagnosis, bajo el título «Una nueva forma de la amplitud de variación del *Helix punctata* Drap.». De esta manera transmite él su descubrimiento a la posteridad y, a pesar de ello, no plaga a la literatura con un nuevo nombre (causante de confusión en el conocimiento de las relaciones naturales de parentesco) y presta un servicio a la zoogeografía que se apoya en la sistemática.

RESUMEN

Es de esperar que, por la extensa exposición de los conceptos de forma local, forma de reacción y amplitud de variación, no ha perdido el lector el hilo zoogeográfico que palpita en toda esta disertación. Para fijar de nuevo el conjunto, queremos brevemente recapitular lo dicho:

Partiendo de una definición de la zoogeografía, revistábamos con rapidez el desarrollo de esta ciencia y veíamos cómo, gracias a Kobelt, se le dió un fin más elevado, en cuanto que, más allá de la división del mundo animal en regiones correspondientes a las diversas faunas, se le asignó el de cooperar a las reconstrucciones geólogo-geográficas. El método empleado para estas reconstrucciones condujo al concepto de forma local, al que nosotros colocábamos enfrente de los de forma de reacción y amplitud de variación, esencialmente diversos de él. Mientras que la forma local permite deducir conclusiones zoogeográficas, la forma de reacción obscurece y confunde la investigación, llegando hasta a disfrazar a la forma local. El método que el explorador debe seguir para poder ver a través de esta máscara y poder abstraer la forma de reacción de la forma local, fué explicado con la detención que corresponde a su gran importancia. También fueron objeto de nuestro estudio el concepto de la amplitud de variación y los inconvenientes que su desconocimiento implica para la zoogeografía.

CONCLUSIÓN

Para aclarar las diferentes exposiciones que hicimos, nos sirvieron casi siempre ejemplos del mundo de los moluscos. La razón de que con tanta frecuencia se acudía a este grupo de animales, es porque los caracoles y las conchas son, entre todos los animales, los que más investigados han sido con respecto a los principios aquí discutidos y aquellos de cuyo estudio ha partido el impulso para sostener dichos principios. Hasta hoy tan sólo los mamíferos y los reptiles han sido, como los moluscos, sistemáticamente estudiados en sus cualidades biológicas y zoogeográficas, con lo que han sido ratificados y ampliados los resultados obtenidos por medio de éstos. Todo aquel que se dedique a estudios de especialista de un grupo de animales, comprenderá que los principios, aquí expuestos, sobre el aislamiento zoológico en las formas locales y las acomodaciones al ambiente como formas de reacción, son también, más o menos, aplicables a su grupo y ayudará así a contribuir a la generalización de algunas experiencias que hasta ahora sólo se aplicaban a los moluscos.

Si él aplica nuestras teorías a su especialidad, comprenderá mejor las relaciones de parentesco, que tantas veces le habían parecido oscuras; distinguirá lo casual, condicionado por el género de vida, de lo geográfico, y la confusión de nombres de especies y variedades, que antes hormigueaban en la literatura, se reducirá a pocas especies y formas locales, pudiendo la inteligencia dominar con claridad el cuadro resultante. Sólo alcanzado este punto de vista, podrá él emplear zoogeográficamente sus experiencias.

Nosotros hemos conocido muchas preparaciones y trabajos preliminares para especulaciones zoogeográficas. Además del monótono (pero imprescindible para la fijación de las formas descritas) estudio de la literatura, debe el zoogeógrafo observar y coleccionar mucho en la libre naturaleza; debe a veces acudir al experimento; los resultados de la embriología y anatomía deben serle tan conocidos como los geológicos y geográficos y hasta la prehistoria de los animales, en la antigüedad del mundo, le interesa.

Cuando él, empero, perciba sus primeros resultados zoogeográficos, conseguidos por caminos tan complejos, se dará por espléndidamente recompensado del esfuerzo de tantos estudios preparatorios. El empleo de ciencias tan diversas para un fin común (la investigación del desarrollo de lo existente), le hace ver a la zoogeografía, como lazo de unión entre todas ellas y le presenta claramente ante los ojos la gran unidad de todos los fenómenos de la naturaleza (1).

(1) He de agradecer nuevamente a mi buen amigo y colega José Maluquer el trabajo e interés con que ha llevado a cabo la traducción de estas notas.