

LA INCOMPATIBILIDAD ECOLÓGICA ⁽¹⁾

UNA LEY BIOLÓGICA INTERESANTE

Por ÁNGEL CABRERA

RÉSUMÉ

L'incompatibilité écologique : Une loi biologique intéressante. — L'état actuel des connaissances sur les rapports de l'animal avec le milieu qu'il habite, permet affirmer que, dans une même localité et un même période géologique, les formes animales étroitement alliées occupent toujours des habitats ou stations écologiques différentes. Ce fait conduit l'auteur à poser une loi qu'il dénomine « loi d'incompatibilité écologique » et qu'on peut formuler ainsi : *Les formes animales affines sont écologiquement incompatibles, et leur incompatibilité est d'autant plus profonde qu'elles sont plus étroitement affines.* Cette loi, dont l'importance sous le triple aspect zoogéographique, paléontologique et taxonomique, est démontrée par de nombreux exemples, a une transcendance bien évidente pour l'étude des phénomènes de l'épharmose et la spéciation.

Todo zoólogo con alguna experiencia en el estudio de cuestiones zoogeográficas sabe cuán frecuentes son las excepciones a aquella parte de la ley llamada de Wagner y Jordan, según la cual dos especies muy próximas entre sí nunca se encuentran en una misma región, así como a la teoría de Chandler sobre la influencia de la distribución en la especiación, en cuanto sostiene que a menor área de dispersión corresponde siempre menor diversidad, esto es, menor número de especies dentro del género o de géneros dentro de la familia (2). No es preciso enumerar aquí dichas excepciones ; basta citar, como ejemplo, el caso del género *Lemur*, cuyas diez o doce especies se encierran en los límites de Madagascar y alguna pequeña isla adyacente,

(1) Trabajo presentado en la Primera Reunión Nacional de Geografía, Buenos Aires, 1931, Sección de Zoogeografía.

(2) CHANDLER, *American Naturalist*, XLVIII, 1914, páginas 129-160.

o la distribución de algunos *Tabanidae* en ciertas regiones de África, o el hecho, señalado por Plate (1), de existir en el lago Baikal un centenar de formas de *Gammarus*. De los argumentos que, en apoyo de los referidos principios, han presentado sus mismos autores, dedúcese que, para que aquéllos resulten ciertos, hay que tener en cuenta, no la distribución geográfica, sino la distribución ecológica. Dos o más formas afines pueden vivir en una misma región, y hasta en una misma localidad, pero en este caso ocuparán distintas residencias ecológicas (2), y por consiguiente, un género con área de dispersión poco extensa pueda ser rico en especies si las condiciones ecológicas de esta área son poco uniformes, es decir, si dentro de ella se contienen numerosas residencias distintas. Esto es, por lo menos, lo que ocurre con algunos géneros muy plásticos. Desde luego, lo más frecuente es que las formas estrechamente afines tengan áreas de dispersión distintas y vivan en condiciones ecológicas análogas, pero aun entonces no puede decirse que ocupan residencias iguales, pues, como ha hecho notar muy acertadamente Taylor (3), desde el momento que dos residencias se encuentran situadas en diferentes áreas geográficas, no es posible que sean exactamente iguales, pese a la aparente identidad de sus factores ecológicos. En pocas palabras, las formas animales afines no son incompatibles geográficamente, pero sí ecológicamente.

La incompatibilidad ecológica no es un hecho desconocido, ni mucho menos. Ya en 1894, al estudiar la distribución de las aves de Filipinas, decía Steere (4) que dos especies no ocupan una misma área cuando son lo bastante afines estructuralmente para estar adaptadas a las mismas condiciones ecológicas, lo que vale tanto como admitir que podrán hallarse en la misma área aquellas que vivan en

(1) *Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung*, Leipzig, 1908.

(2) A falta de otro término más apropiado, empleo la palabra « residencia » para designar la unidad ecológica, es decir, lo que los ecólogos ingleses y norteamericanos llaman *niche*, *environmental unit* o *ecological position*, los alemanes *standort*, los franceses *station*, y todos ellos, frecuentemente, *habitat*. Los autores de habla castellana suelen emplear en este sentido los términos *estación* y *habitat*; pero como ya ha advertido Huguet del Villar (*Geobotánica*, Barcelona, 1929, págs. 15-16), ambas voces se prestan a confusión, la primera por su significado de época del año, y la segunda por haber sido usada más frecuentemente en sentido de distribución geográfica, aparte del absurdo que supone el empleo de una tercera persona de verbo como si fuese un sustantivo.

(3) *Univers. of California Publ., Zool.*, XII, 1916, página 479.

(4) *Auk*, XI, 1894, página 239.

condiciones distintas. Ortmann (1) ha expresado mucho más claramente la misma idea al considerar como un caso jamás observado «that two closely allied species occupy absolutely the same range under identical ecological conditions». Chandler ha hecho notar que «nearly related species do not, as a rule, live comfortably together in the same environment»; y otros autores han llamado igualmente la atención hacia el fenómeno. Hasta ahora, sin embargo, ninguno parece haberle concedido la importancia que realmente tiene, ni se ha señalado la relación directa que hay entre el grado de afinidad de las formas animales y su incompatibilidad ecológica.

Para poder apreciar esta relación, hay que distribuir las formas afines en sus tres categorías taxonómicas naturales, a saber: especies de géneros estrechamente afines, especies de un mismo género y subespecies de una misma especie.

Especies pertenecientes a géneros afines, encuéntrase con mucha frecuencia en una misma localidad, y dentro de ésta, pueden también hallarse asociadas en la misma residencia. Chandler pretende que «nearly related genera do not occupy the same ecologic niche in a given zoogeographical area», pero se pueden citar numerosos ejemplos que contradicen esta opinión, y no sólo entre los invertebrados, sino aun entre las aves y los mamíferos. En la Argentina se observan a veces, como residentes en una misma ciénaga, la agachona (*Capella paraguaiæ*) y el dormilón (*Nycticryphes semicollaris*) y también se suelen encontrar en un mismo *habitat* ecológico *Cygnus melancoriphus* y *Coscoroba coscoroba*, o *Micrococcyx cinereus* y *Coccyzus melacoryphus*, o *Siptornis baeri* y *Synallaxis albescens*. Entre las aves del viejo mundo hay muchos casos análogos; para no citar más que uno, recordaré el que yo he observado, en el norte de Marruecos, de tres géneros distintos de garzas (*Casmerodius*, *Ardeola* y *Nycticorax*) anidando, no sólo en un mismo bosque, sino en ramas diferentes de un mismo árbol. Por lo que se refiere a mamíferos, son también relativamente frecuentes los ejemplos de géneros afines, que como *Graomys* y *Phyllotis* en la Argentina, *Mustela* y *Putorius* en Europa, o *Gerbillus* y *Dipodillus* en el norte de África, se encuentran muchas veces conviviendo en la misma residencia ecológica.

Especies pertenecientes a un mismo género, frecuentemente se encuentran en una localidad, pero es sumamente raro que, dentro de esta localidad, ocupen la misma residencia, y si ocurre esto último,

(1) *Science*, XXIII, 1906, página 949.

se puede asegurar que se trata de especies *no afines*, es decir, especies que representan dentro de su género grupos distintos, posiblemente verdaderos subgéneros. Los ejemplos son tan numerosos, que para mencionar algunos no hay más dificultad que el *embarras du choix*. Entre los pájaros argentinos del género *Synallaxis* hay dos especies bastante próximas, *S. frontalis* y *S. albescens*, que con mucha frecuencia se hallan en una misma localidad, pero en tal caso, *frontalis* vive en las manchas del monte, sobre todo donde la vegetación es muy compacta y abundan los arbustos y árboles espinosos, mientras *albescens* busca los lugares más abiertos, con árboles escasos y dispersos o con arbustos aislados. Naturalmente, dados los medios de viabilidad de que disponen las aves, en este caso y en todos los análogos es perfectamente posible ver u obtener ejemplares de ambas especies en un mismo punto; mas la observación repetida demuestra que cada una de ellas prefiere una residencia peculiar, que en ella anida y que en ella se encuentra más comunmente. Como es fácil comprender, el fenómeno se manifiesta más claramente en los mamíferos y especialmente en los mamíferos de vida muy sedentaria, como son los de costumbres subterráneas. En el extremo sur de Catamarca, en límite con La Rioja, donde termina la sierra de Ambato, se encuentran dos especies bastante parecidas de ocultos o tucotucos, *Otenomys knighti* y *O. fochi*; la primera hace sus cuevas en la arenisca dura y colorada, mientras la segunda vive en terrenos pedregosos, cavando en la arena blanca y floja que hay entre las piedras. La literatura sistemática y zoogeográfica está llena de casos análogos. Según Grinnell (1), en el valle del Colorado, en los Estados Unidos, se encuentran en las mismas localidades dos lauchas del género *Peromyscus*, pero una (*P. eremicus*) es característica de los puntos en que hay vegetación xerófila y halófila, con *Atriplex polycarpa*, mientras la otra (*P. maniculatus*, allí representado por la subespecie *sonoriensis*) vive sólo en las orillas del río, inundables en verano, con sauces, *Populus* y otros árboles que requieren humedad. En la parte oriental del Congo belga, Lang y Chapin (2) han obtenido en las mismas localidades dos murciélagos bastante parecidos del género *Nycteris*, pero uno de ellos (*N. hispida*) se encuentra en los bosques y a veces dentro de las chozas de los nativos, y el otro (*N. pallida*) vuela sobre los pantanos con papiros o con bambú y no penetra en las habitaciones

(1) *Univ. of Calif. Publ., Zool.*, XII, 1914, páginas 51-294.

(2) *Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist.*, XXXVII, 1917, páginas 518-519.

humanas. Este caso recuerda el de *Pipistrellus pipistrellus* y *P. nathusii* en la Europa meridional; el primero es un murciélago de ciudad, mientras el segundo vive en los campos, siempre fuera de las poblaciones, siendo ambas especies tan afines, que es preciso conocerlas muy bien para poder distinguir las. Análoga diferenciación ecológica se observa en muchas especies de aves. En España *Aquila chrysaetos* y *A. heliaca adalberti* se hallan a veces en una misma localidad, pero ésta anida en los árboles de los valles o de las llanuras con monte, y aquélla lo hace invariablemente entre las rocas, no existiendo donde faltan éstas. Lynes (1) ha encontrado en algunas regiones del África oriental dos especies de *Cisticola* muy afines, *C. ayresi* y *C. brunnescens*, pero advierte que la primera vive generalmente a grandes alturas (2400 a 3600 metros sobre el mar), y la segunda no pasa de los 2100 metros; añadiendo que, aunque a veces se las ve en una localidad, «the two species seem to prefer living separately». Grinnell y Swarth (2) mencionan ciento veintinueve géneros de aves en la zona montañosa de San Jacinto, en California, de los cuales la inmensa mayoría (ciento cuatro) sólo están representados por una especie, y cuando hay dos o más especies de un mismo género, ocupan residencias diferentes. Así, en el género *Lophortyx*, *L. gambeli* vive en el desierto, al pie de las montañas, mientras *L. californica* está representada por la forma *vallicola*, que pertenece a los valles, aunque claro está que a veces se las ve a ambas en las localidades intermedias; y de cuatro especies de *Empidonax*, una (*E. wrighti*) vive en las grandes alturas, por encima de los 2700 metros, otra (*difficilis*) ocupa las faldas de las montañas «in the dense vegetation along the streams»; la tercera (*E. trailli*) sólo se halla en el desierto, y la referencia a la cuarta (*E. griseus*) es dudosa. Los géneros de mamíferos en la misma región son treinta y cinco, de los cuales sólo doce están representados por más de una especie, en cuyo caso, como ocurre con las aves, se observa una separación ecológica evidente. Por ejemplo, *Eutamias merriami* vive en el chaparral, en el faldeo de la montaña; de un total de cuarenta y seis ejemplares cazados, sólo siete lo fueron por encima de los 2400 metros, y en cambio, *Eutamias speciosus* vive en las alturas, siempre de 2400 metros para arriba, coincidiendo su distribución con la asociación de *Castanopsis*. Al mismo resultado ha llegado Ruthven al estudiar la ecología de los reptiles de Nuevo

(1) *Ibis*, 12ª serie, VI, 1930, *Suppl.*, página 153.

(2) *Univ. Calif. Publ., Zool.*, X, 1913, páginas 197-406.

México (1); de dos formas de *Crotaphytus*, por ejemplo, una (*C. collaris baileyi*) es propia de los sitios donde crece el *Atriplex canescens*, en tanto que la otra (*C. wislizenii*) pertenece a la asociación de *Larrea mexicana*.

Se observará que casi todos los ejemplos citados se refieren a especies de pequeño tamaño, y es lógico que así ocurra porque, sobre todo en los mamíferos y en los reptiles, son éstas las que tienen costumbres más sedentarias; los grandes animales, que disponen de más poderosos medios de vialidad, no encuentran obstáculo para su distribución en pequeñas diferencias de los factores ecológicos, pero en ellos se manifiesta también la incompatibilidad, y como para ellos la residencia viene a ser tan amplia como el área geográfica, lo que ocurre es que en una misma área y por tanto en una misma localidad, nunca existen dos especies afines de animales de gran tamaño. Pueden, sí, coexistir dos especies congénéricas, pero no afines. *Canis nubilus* y *C. latrans* viven en la misma región de los Estados Unidos, hasta su localidad típica es la misma; mas la diferencia entre ambas es tan grande, que algunos autores las separan genéricamente, dejando *nubilus* en el género *Canis*, s. s. y llevando *latrans* a un género o subgénero distinto, *Thos*. Esto es, en general, lo que ocurre siempre que dos o más especies congénéricas coinciden no sólo geográficamente, sino también ecológicamente. En la parte sur de Catamarca se obtienen a veces en un mismo punto dos especies de *Akodon* que no parecen corresponder a *habitats* distintos, *A. alterus* y *A. orbus*; pero, al describir este último, Thomas (2) ya hizo notar que parece representar a *special group of the genus*. Lo mismo ocurre con ciertas especies de aves, tales como *Cyanocorax chrysops* y *C. cyanomelas*, que en el Chaco y Formosa se encuentran muchas veces en los mismos sitios, o *Chloroceryle amazonica* y *Ch. americana*, o *Serpophaga subcristata* y *S. inornata*, o *Totanus flavipes* y *T. melanoleucus*. En todos estos casos, los dos especies que coinciden en su residencia son congénéricas, pero poco afines, diferenciándose mucho en aspecto, en voz y hasta en costumbres, siendo la diferencia tal, que algunos autores no vacilan en separarlas genéricamente; *Totanus flavipes* y *T. melanoleucus*, por ejemplo, son colocados en dos géneros distintos, *Iliornis* y *Glottis* respectivamente, por los ornitólogos que opinan que el género *Totanus*, en su sentido más amplio, es poco natural. El mis-

(1) *Bull. Am. Mus. of Nat. Hist.*, XXIII, 1907, páginas 512-516.

(2) *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 9ª serie, III, 1919, página 498.

mo hecho se observa en las faunas exóticas. Según Chapman (1), en Ecuador se encuentran reunidas dos especies de *Spizitornis*, *parulus* y *agilis*, pero son tan distintas, que se las puede considerar como « possibly deserving of generic separation ». Yo he encontrado en el sur de Europa y norte de África la *Ardeola ralloides* y la *A. ibis* anidando en un mismo árbol, pero la afinidad entre estas dos garzas es tan remota, que la segunda es para muchos autores representante de un género aparte, *Bubulcus*. Ejemplos parecidos se encuentran entre los mamíferos, como lo es el del lobo y el coyote norteamericanos, antes mencionados. También he señalado anteriormente la diferencia ecológica entre dos murciélagos afines del Congo, *Nycteris hispida* y *N. pallida*; con el primero de ellos, en los mismos parajes, vive una tercera especie del género, *N. arge*, pero es una especie muy diferente, es decir, de afinidad más remota. Este caso recuerda el de *Rhinolophus ferrumequinum* y *Rh. euryale*, dos murciélagos que en algunas localidades europeas se encuentran juntos, hasta durmiendo en las mismas cuevas, pero que representan dentro del género *Rhinolophus* dos grupos perfectamente distintos, hasta el punto de que el segundo ha sido a veces considerado como tipo de un género diferente.

La perfecta separación taxonómica entre las especies con idéntica ecología, no es un fenómeno exclusivamente propio de los vertebrados; los moluscos de agua dulce nos ofrecen también ejemplos muy interesantes. En muchas localidades europeas es posible hallar en un mismo sitio, en perfecta convivencia, *Vitrea contracta* y *V. pseudohydantina*, o *Polita nitens* y *P. lucida*, o *Fruticicola oteca* y *F. hispida*; y, en cada caso, las dos especies competidoras son lo bastante distintas para justificar la formación de subgéneros: *Vitrea contracta*, por ejemplo, pertenece al subgénero *Vitrea s. s.*, mientras *V. pseudohydantina* entra en el subgénero *Mediterranea*, y así en los demás ejemplos. Algunos autores sostienen que esta regla no rige para los invertebrados marinos; según Clark (2), los ofiuroideos más afines coinciden en su distribución, y Kofoed (3) ha hecho igual afirmación respecto de los quetognatos; pero Michael ha hecho notar, muy acertadamente (4), que para los organismos acuáticos debe tenerse en cuenta la distribución vertical, en la que pudiera haber factores de

(1) *Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist.*, LV, 1926, página 496.

(2) *Bull. U. S. National Museum*, 75, 1911.

(3) *American Naturalist*, XLI, 1907, páginas 241-251.

(4) *American Naturalist*, XLVII, 1913, páginas 17-49.

aislamiento ecológico que separen las formas afines, impidiendo, por ejemplo, la fertilización en diferentes estratos de agua. Tal vez dos especies de quetognatos que se obtienen en un mismo dragado, acaso a igual profundidad, para reproducirse necesitan profundidades distintas. En los organismos acuáticos de fácil difusión, el lugar en que se reproducen es la verdadera residencia, como para las aves o los insectos lo es el sitio en que anidan. Por lo que toca a los animales terrestres, se puede afirmar que las excepciones a la regla que algunas veces se mencionan, son puramente aparentes; es decir que, en cada caso excepcional, o hay insuficiencia de investigación ecológica o las supuestas especies afines resultan ser una sola especie. Refiriéndose a los roedores *Phyllotis tucumanus* y *Ph. ricardulus*, estrechamente afines entre sí, que con frecuencia se hallan en las mismas localidades del norte argentino, opina Thomas (1) que, probablemente, cuando se estudie bien su ecología se verá que «they are not both to be caught absolutely on the same ground»; y, según Wetmore (2), en el mismo caso deben de hallarse *Spizitornis parulus patagonicus* y *S. flavirostris*, aves no sólo congéneres sino bastante afines, que se encuentran en las mismas localidades del valle del río Negro. En cuanto a los casos en que supuestas especies próximas con idéntica ecología, al ser bien estudiadas, han resultado ser una sola especie, dimórfica o dicromática, recordaré, para no citar más que uno, el del eyrá (*Herpailurus yaguarondi*), cuyas dos variedades, la colorada y la plumiza, han sido por largo tiempo miradas como especies diferentes.

Cuando se trata de subespecies de una misma especie, la incompatibilidad ecológica llega a su mayor grado. El hecho mismo de que en la terminología taxonómica moderna el concepto de subespecie se considera equivalente al de raza local o forma geográfica, ya demuestra que se admite, como regla general, que dos subespecies de una misma especie no pueden existir en una región dada. Son, en efecto, muy raras las excepciones a esta regla; lo normal es que las subespecies ocupen distritos geográficos, zonas faunísticas o áreas de distribución perfectamente distintos; y desde luego, por muy diferentes que las subespecies sean, desde el momento que pertenecen a una misma especie, en el caso excepcional de existir en una misma región ocuparán, necesariamente, residencias ecológicas distintas. Dentro de

(1) *Loc. cit.*, 1919, página 494.

(2) *Bull. U. S. National Museum*, 123, 1926, página 325.

esta regla, la incompatibilidad de las subespecies está, como la de las especies afines, en relación directa con su poder de vialidad, o sea con la capacidad de trasladarse de un punto a otro, capacidad que depende, en gran parte, del tamaño de los animales. En las grandes aves rapaces, en los mamíferos rumiantes y en los carnívoros, cada subespecie ocupa siempre una área geográfica propia, a veces muy extensa, y las áreas de subespecies distintas están separadas por barreras topográficas o climáticas de cierta importancia; en los micro-mamíferos, en los pequeños reptiles y en los moluscos de agua dulce, puede ocurrir, aunque muy raras veces, que dos o más subespecies vivan en una misma región; pero, en tal caso, siempre en residencias distintas. Las varias subespecies del zorro colorado, por ejemplo, corresponden a otras tantas zonas geográficas bien distintas (1), y lo mismo ocurre con las formas locales de la mayoría de los vertebrados; y, en cambio, en ciertos roedores de costumbres muy sedentarias, tales como los *Otenomys*, las subespecies tienen áreas de distribución más restringidas, aunque diferentes en cuanto a sus factores ecológicos; y en la India, dos o más subespecies de *Rattus rattus* pueden vivir en una misma localidad, pero ocupando diferentes residencias (2). Desde luego, en cualquier especie se pueden hallar ejemplares respondiendo a dos formas subespecíficas distintas, en una misma localidad y en una misma residencia, en la línea de contacto de las dos áreas de distribución respectivas; pero allí se encontrarán también ejemplares distintos a la vez de una y otra, con caracteres intermedios entre ambas, por ser aquella la zona de transición o intergradación. La regla general se refiere, pues, a las áreas de distribución propiamente dichas, y nunca a sus límites con las áreas contiguas. Según Osgood (3), en la América del norte se encuentran a veces dos subespecies de una especie de *Peromyscus* (*P. maniculatus oreas* y *P. m. austerus*) en una misma localidad y viviendo aparentemente en condiciones idénticas, sin que se trate en este caso de una zona o línea de transición; pero Taylor opina (4) que dichas dos formas deben de ocupar realmente residencias distintas, o que tal vez no son tales subespecies sino variedades mendelianas.

Resumiendo todo lo expuesto, parece necesario admitir que la dis-

(1) CABRERA, *Journal of Mammalogy*, XII, 1931, páginas 54-67.

(2) HINTON, *Journ. of the Bombay Nat. Hist. Society*, XXVI, 1918, página 65.

(3) *North Amer. Fauna*, 28, 1908, páginas 52-53.

(4) *Loc. cit.*, 1916, página 477.

tribución de los animales está sujeta a una ley de incompatibilidad ecológica, ley que puede formularse así;

Las formas animales afines son ecológicamente incompatibles, siendo su incompatibilidad tanto mayor, cuanto más estrecha es su afinidad.

El conocimiento de la ley de incompatibilidad ecológica es de la mayor importancia en biología, por estar íntimamente relacionado con el trascendental problema del origen de las especies, y principalmente con la teoría de la especiación, tal como la entiende Osborn (1). En efecto, el hecho incontestable, comprobado por miles de ejemplos, de que en una misma localidad y en idénticas condiciones de vida (o más bien en una misma residencia ecológica) no existan formas animales estrechamente afines, sólo puede explicarse aceptando previamente la teoría de la especiación por adaptación. Esta explicación no será, desde luego, aceptada por los investigadores especializados en los experimentos de genética; pero debo hacer notar que los numerosos ejemplos demostrativos de la incompatibilidad ecológica no han sido observados en las condiciones artificiales de los laboratorios sino en plena naturaleza. Sin que ello signifique, ni por un momento, el más ligero menoscabo por la valiosa labor de los genetistas, parece oportuno aplicar aquí a la investigación zoológica lo que refiriéndose a la investigación botánica decía Cowles, hace ya tiempo: « A theoretical plant species may be produced in the laboratory, but the real species that make up the vegetation of the world are developed, and must be studied, out of doors » (2).

Cuando se estudian *in situ* las faunas de distintos países, y se investiga con atención la ecología de sus componentes, el fenómeno de la incompatibilidad ecológica salta a la vista constantemente y el observador se ve forzado a reconocer que hay una relación entre los caracteres del animal y su residencia. Esta relación es lo que se ha convenido en llamar « adaptación », término que, aunque ya de uso demasiado general para que se pueda prescindir de él en absoluto, me parece poco afortunado porque se presta a sobrentender que hay, por parte del organismo, un propósito o voluntad de armonizar con el medio, como ocurre cuando hablamos de la adaptación de una persona a la sociedad o a las condiciones que la rodean. La voz « eharmonía », propuesta hace casi medio siglo por Vesque (3) con referen-

(1) *American Naturalist*, LXI, 1927, páginas 5-42.

(2) *American Naturalist*, XLII, 1908, página 266.

(3) *Annales des Scienc. Natur., Botanique*, 6^a serie, XIII, 1882, páginas 5-46.

cia a los vegetales, podría tal vez emplearse también en zoología para designar el fenómeno. Si esta efarmonía es una consecuencia de la selección natural o un efecto de la influencia del medio, es cuestión que no hay por qué entrar a discutir aquí. Por mi parte, aun cuando creo que ambas teorías son perfectamente compatibles, pudiendose admitir que la influencia del medio es el fenómeno causal y la selección el fenómeno conservador, me inclino a pensar que la efarmonía es principalmente resultado de una acción real del medio (« pressure of the environment » de Merriam ; « dynamic influence » de Doll, etc.). Las interesantes investigaciones de Gulik sobre los moluscos terrestres de Hawai (1) y las de Sumner sobre las ratones del género *Peromyscus* (2) restan todo valor a la selección como causa de adaptación; en tanto que tenemos numerosos ejemplos de especies que, sometidas a un cambio de medio, se han modificado rápidamente, demasiado rápidamente para que haya habido selección. Osborn (3) cita el caso del ciervo de Escocia, que introducido en Nueva Zelandia ha aumentado en corpulencia y en dimensiones de los cuernos, formando casi otra subespecie en menos de un siglo; y Haas (4) recuerda cómo, transportando huevos de diversos moluscos de agua dulce (*Limnaea*, *Anodonta*, *Unio*) de los lagos a los arroyos o de los ríos a los estanques, se han obtenido formas bien distintas de las formas madres y semejantes a las que ya se conocían viviendo en condiciones idénticas a las del nuevo medio. Aun en los laboratorios de biología resulta cada vez más evidente que la principal causa de la variación, o por lo menos la única comprobada experimentalmente, hay que buscarla en modificaciones más o menos intensas en las condiciones de vida. Las observaciones de Tower sobre los efectos de la humedad en el color de los crisomélidos, como las de Kominsky sobre la influencia del mismo agente en los caracteres de los lepidópteros o las de Stockhard y Papanicolau acerca de la herencia de las alteraciones morfológicas producidas por los vapores de alcohol en el chanchito de la India, son ya clásicas; Harrison y Garnet (5), alimentando larvas de ciertas mariposas con hojas tratadas con humo de tabaco o con diversas sales, han conseguido variedad es de coloración heredi-

(1) *Evolution, racial and habitual*, Washington, 1905.

(2) *Journ. of Mammal.*, V, 1924, páginas 81-113.

(3) *Loc. cit.*, 1927, página 30, nota.

(4) *Musei Barcin, Scientiar. Natural. Opera, Zool.*, VI, 1917, páginas 41-42.

(5) *Proceed. Royal Soc. of London*, XCIX B, 1926, páginas 241-263.

tarias, de acuerdo con la ley de Mendel; Beebe (1), mediante la introducción de modificaciones en el medio, ha llegado a estabilizar el plumaje nupcial de *Piranga erythromelas* y a obtener distintos tipos de coloración en los pichones salidos de los huevos de una misma hembra de *Scardafella*; las investigaciones de Tornier y de Berndt (2) parecen probar que las razas de acuario del pez dorado se deben a alteraciones producidas en el huevo o en el embrión por la influencia del medio; hoy se sabe ya que los cambios de coloración de ciertos peces, anfibios y reptiles, son fenómenos que dependen de reacciones hormonales provocadas por causas externas; y en el quinto Congreso internacional de genética, efectuado en septiembre de 1927, Muller demostró la obtención de mutaciones en *Drosophila* por la acción del calor, de los rayos X y de la luz ultravioleta, mientras Tschetwerikoff indicó que las variaciones hereditarias de las *Drosophila* salvajes pueden representar, bajo ciertas modificaciones del ambiente, un papel decisivo en la formación de nuevas especies. El insistir sobre este punto nos apartaría demasiado del asunto del presente trabajo. Sea cual fuere el mecanismo de la efarmonia, lo que por el momento nos interesa es saber que su resultado, esto es, la efarmonia, es un hecho evidente; como ha dicho Chapman (3), « whether environment originates or whether, in the language of the day, its merely starts something by arousing latent potencies within the germ, I do not pretend to say; but the fact remains that organisms do respond to change and furthermore, that certain conditions, for example, humidity and aridity, almost invariably provoke the same type of response ».

Ahora bien, si admitimos que las formas animales estrechamente afines entre sí se han derivado por efarmonia de un mismo tipo original, de un antecesor común, necesariamente habremos de pensar que en un punto determinado del globo la efarmonia entre dicho tipo original y un determinado complejo de factores ecológicos sólo puede manifestarse de una manera, y por tanto sólo puede resultar de ella una de dichas formas derivadas. Si, por ejemplo, cierto grado de humedad atmosférica combinado con otros factores, tanto climáticos como edáficos, produce en cierta especie de ave un obscurecimiento

(1) *Zoologica*, I, 1907, páginas 1-41; *Amer. Natur.*, XLII, 1908, páginas 34-38.

(2) *Zeitschr. für Indukt. Abstamm. und Vererbungsl.*, XXXVI, 1925, páginas 161-349.

(3) *Loc. cit.*, 1926, página 133.

de la coloración (o adoptando el criterio seleccionista, si sólo aquellos individuos de dicha especie que tengan el plumaje oscurecido pueden sobrevivir allí donde dicho grado de humedad se combina con dichos otros factores), necesariamente resultará que todos los individuos que habiten en el lugar en que se combinen aquellas condiciones tendrán el matiz oscuro como carácter peculiar, el cual los diferenciará de los que vivan en otros lugares. Tal vez aquel conjunto de individuos ofrezca algún otro carácter variable, independiente de las condiciones del medio, y entonces se tendrían en el mismo lugar variedades individuales, o mutaciones mendelianas; pero el carácter que distinga al conjunto de otro conjunto que viva en otro lugar será constante y común a todos los individuos que componen el conjunto. Esta clase de caracteres, que Vesque llamaría efarmónicos, son precisamente los que el zoólogo utiliza para distinguir las subespecies, o las especies afines. Si aceptásemos por un momento la hipótesis de que en una misma residencia ecológica, y para un mismo tipo animal, puede la efarmonía manifestarse de dos maneras distintas, llegaríamos al mismo resultado; pues como nada impediría la hibridación, pronto se borraría la diferencia, o subsistiría bajo la forma de variedades individuales, tal vez mendelianas, pero sin constituir nunca dos colectividades bien diferenciadas, que pudieran considerarse como dos subespecies o dos especies afines. Sin embargo, lo más lógico es que, en una localidad dada, entre determinado complejo ecológico y determinado tipo animal no haya más que una manera de efarmonía. En cualquier caso, la especiación por efarmonía es la única explicación satisfactoria del hecho de que dos especies afines, o dos subespecies de la misma especie, nunca convivan en una misma residencia.

La misma teoría explica también perfectamente por qué, en muchos casos, la incompatibilidad ecológica toma el carácter de incompatibilidad geográfica. La distribución ecológica, en efecto, varía de amplitud según la mayor o menor plasticidad del género o de la especie, plasticidad que depende, como antes he indicado, de la capacidad de traslación o vialidad y del género de vida (alimentación, vivienda, etc.). Una especie poco exigente en su alimento, y que por su tamaño o por cualquier otra causa puede trasladarse fácilmente, pasa de una residencia ecológica a otra sin inconveniente y, por tanto, sus caracteres efarmónicos responderán, no a los factores de una residencia sino a los de un conjunto de residencias, es decir, a los de una zona faunística, un distrito o aun una región. De estas especies se dice

que son poco plásticas; y en este caso las formas afines son incompatibles geográficamente, estando separadas unas de otras por barreras topográficas de gran importancia. Por el contrario, una especie de régimen alimenticio muy limitado, y con reducida capacidad de traslación, necesita vivir en condiciones ecológicas muy especiales; y si estas condiciones varían, ella varía también o sucumbe. Estas son las especies muy plásticas, y en ellas, las formas afines, aunque pueden existir en la misma región, nunca existen en la misma residencia.

Nótese que digo en la misma residencia, y no en residencias iguales. En efecto, cuando se trata de algunos animales de costumbres muy sedentarias, formas muy afines pueden ocupar residencias idénticas y muy próximas entre sí, siempre que se hallen separadas por algún obstáculo que impida la comunicación. No conozco ningún caso de esta índole en la fauna argentina; y los que se han mencionado hasta ahora en faunas exóticas son, ciertamente, muy contados. Cheesman (1) ha encontrado en la Arabia central, en un mismo oasis, dos subespecies de una misma especie de roedor, *Meriones syrius edithae* y *M. s. evelynae*, viviendo en condiciones ecológicas iguales, pero cada una de ellas a orilla de un arroyo diferente, y ambos arroyos separados por una pequeña meseta caliza donde los *Meriones* no pueden vivir. En la isla Oahú, en Hawái, especies muy afines, o tal vez simples subespecies, de moluscos del género *Achatinella*, viven en valles muy próximos entre sí, cuyas condiciones de suelo, vegetación, temperatura, humedad, etc., son iguales (2). Cabe explicar estos hechos de diferentes maneras. Tal vez dos residencias cuyas condiciones nos parecen a nosotros absolutamente idénticas, en realidad presentan diferencias que los medios a nuestro alcance no nos permiten apreciar, y a las cuales sin embargo son sensibles ciertos organismos. O también puede ser que las dos residencias hayan sido pobladas por un mismo tipo animal en distintas épocas, y entonces puede haber ocurrido una de dos cosas: o la colonia más moderna de las dos no ha experimentado todavía por completo los efectos de la efarmonia, es decir, no se ha adaptado del todo, o bien debemos admitir que hay más de una forma de efarmonia para un mismo tipo animal e iguales condiciones ecológicas, y que la colonia más moderna se ha adaptado de distinta manera que la más antigua, no

(1) CHEESMAN y HINTON, *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 9ª serie, XIV, 1924, páginas 552-555.

(2) GULICK, *loc. cit.*, 1905, páginas 37-43 y 212 y 224.

pudiendo borrarse la diferencia por el cruzamiento a causa del obstáculo que media entre ambas. En opinión de Gulick, las diferencias entre las especies afines de moluscos de los distintos valles de Oahú serían un resultado del aislamiento en combinación con el distinto modo de utilizar factores ecológicos idénticos.

Aún en el caso de dos formas afines viviendo en una misma localidad, pero en condiciones ecológicas distintas, lo más admisible es que una de ellas represente una inmigración posterior a la representada por la otra. La alternativa sería que una de las formas se hubiera derivado directamente de la otra en virtud de un cambio de residencia dentro de la misma localidad, con la consiguiente efarmosis; pero no se ve claro el motivo para semejante cambio, a menos que suponamos un exceso de población y un traslado del excedente a una nueva residencia sin salir de la localidad, y los hechos observados hasta ahora parecen demostrar que las cosas no ocurren así. Cuando en un lugar hay exceso de población en una forma animal, el excedente sucumbe o emigra a otra localidad, y busca allí una residencia lo más análoga posible a aquella a que la especie está habituada; pero su ecología no cambia mientras permanece en la localidad en que se ha producido el exceso. Por el contrario, si una forma animal por una causa cualesquiera invade una localidad o una región donde existe ya una forma afín a ella, sólo puede ocurrir una de tres cosas: o las dos formas se mezclan, acabando de ser una de ellas absorbida, digámoslo así, por la otra; o la más débil de las dos sucumbe, o se aíslan ecológicamente, acomodándose a residencias distintas. De lo primero no conozco ningún ejemplo comprobado, pero ello me parece perfectamente posible, por lo menos en los casos en que la forma invasora y la que ya existía son subespecies de una misma especie. Lo segundo es lo que más frecuentemente ocurre; no ya cuando se trata de formas muy afines, sino aun en el caso de especies congénères bien diferenciadas y en el de especies de géneros afines, como haya coincidencia en las costumbres y en la ecología, lo corriente es que una de ellas sucumba a la competencia, y ésta ha sido tal vez la causa de la desaparición de muchas especies extinguidas (1). Pero también puede ocurrir lo tercero, y de ello se conocen ejemplos, como el de *Peromyscus maniculatus bairdi* y *P. m. gracilis*, mencionado por Osgood. El primero de estos roedores, propio de las praderas del Missouri e Illinois, huyendo del cultivo de las mismas ha emigrado

(1) SIMPSON, *American Naturalist*, LXV, 1931, páginas 271-276.

hacia el este, a Ohio, Michigan y Ontario, donde existía *gracilis*, y hoy viven ambas subespecies en la misma región pero en diferentes residencias ecológicas.

Parece perfectamente posible que, en algunos casos de inmigración posterior, los inmigrantes sean descendientes de un antiguo exceso de población que abandonó la localidad y se modificó en otra por efarmosis. Tendríamos entonces una verdadera reinvasión, cuyo mecanismo no podría diferenciarse mucho del que ha supuesto Taylor (1). En cualquier caso, páreceme que este autor es el que más se ha aproximado a la realidad cuando afirma que «the great weight of evidence from the study of mammals and higher vertebrates would seem to indicate that the occupation of different ecologic niches in the same place has in every instance been the result, not of some process of adaptation of a portion of the parent stock to a distinct ecologic niche, and the differentiation of this adapted portion while both were living in the same locality, but of some comprehensive process... involving migration, differentiation, and reinvasion».

Si bien es verdad que la ley objeto del presente trabajo se relaciona principalmente con los problemas zoogeográficos y ecológicos, compréndese sin gran esfuerzo cuánto importa tenerla en cuenta para los estudios de sistemática. El zoólogo sistemático se encuentra muchas veces ante el problema de si determinados caracteres representan una diferencia específica o subespecífica, o caen dentro de los límites de la variabilidad individual; en presencia de un ejemplar distinto de los anteriormente conocidos, tiene que decidir si se trata de una forma nueva que es preciso denominar y describir, o sólo de una variación de alguna forma ya denominada y descrita. De ambos lados se corre riesgo; porque si grave es aventurarse a dar como novedad lo que acaso resulta ser ya conocido, no lo es menos dejar que, por exceso de prudencia, pueda seguir ignorado lo que no se conoce. Teniendo presente la ley de la incompatibilidad ecológica, es en estos casos mucho más fácil una orientación acertada. El desconocimiento del hecho de que dos formas estrechamente afines jamás viven juntas, contribuyó a que durante mucho tiempo se considerasen como especies distintas la fase colorada y la fase plumiza del eyra, el macho y la hembra de ciertas especies de *Lemur* o las variedades de coloración de algunos monos de los géneros *Hylobates*, *Cereopithecus* y *Cebus*, para no mencionar más que algunos ejemplos.

(1) *Univ. of California Publ., Zool.*, XII, 1916, páginas 479-482.

Pero todavía tiene la ley en cuestión mayor importancia para la sistemática paleontológica. El investigador que se ocupa de faunas modernas dispone, generalmente, de elementos de juicio más completos; trabaja, por ejemplo, con series de ejemplares más o menos numerosos; puede, en último término, comparar sus observaciones de laboratorio con el estudio de los animales vivos, ya en libertad o ya en los parques zoológicos, y tiene así un medio seguro de indagar los límites y el carácter de la variabilidad; pero el paleontólogo sólo dispone, en la mayoría de los casos, de material fragmentario, y en muchas ocasiones le es difícil saber el sexo y aun la edad del ejemplar que tiene entre manos. De aquí que, lógicamente, quien estudia animales fósiles, sobre todo si no tiene un profundo conocimiento de los animales actuales, tienda a interpretar las más nimias diferencias como caracteres específicos y hasta genéricos. Uno de los más gráficos ejemplos de esta tendencia, que a veces casi se convierte en una manía, es el que ofrece Mercerat (1), quien al estudiar la magnífica serie de restos de *Nesodon imbricatus* que existe en el Musco de La Plata, toda ella procedente de una misma localidad y de un mismo horizonte geológico, distingue nada menos que cinco géneros y veinticinco especies diferentes. Si dicho autor hubiese tenido noción de la incompatibilidad ecológica, y hubiese sabido que para los grandes mamíferos ésta toma generalmente el carácter de incompatibilidad geográfica, seguramente no habría incurrido en semejante desatino, ya que en una misma época jamás conviven en la misma localidad tantas formas afines.

El paleontólogo que tiene presente este hecho, al hallar en un mismo yacimiento restos de animales solo ligeramente diferentes entre sí, antes de aventurarse a establecer sobre ellos nuevas especies, procura investigar la posibilidad de que exista una variación puramente individual, o de edad o sexo, y en la mayoría de los casos la comparación con las formas vivientes demuestra que esto último es lo que realmente debe admitirse. En términos generales, puede darse por sentado que, en una misma localidad (empleando esta palabra en su más amplio sentido) y en el mismo horizonte, no es posible aceptar la existencia de dos o más especies afines, ni mucho menos la de dos o más subespecies de una misma especie, cuando se trata de grandes vertebrados. Si los fósiles son invertebrados terrestres o vertebrados pequeños, pueden hallarse juntos los restos de especies congéneres,

(1) *Revista del Museo de La Plata*, I, 1891, páginas 391-440.

que en vida ocuparían tal vez distintas residencias ecológicas ; pero no será frecuente encontrar reunidos los de formas muy afines entre sí. Para las faunas marinas, la regla no puede, naturalmente, tomarse en un sentido tan absoluto, pues la sedimentación puede haber reunido, en muchos casos, restos de seres que vivieron a distintas profundidades o en diferentes condiciones.

Aparte de esta relación con la distinción y establecimiento de especies, tiene la ley que nos ocupa estrecha vinculación, según ya he indicado, con el problema de la extinción de ciertas especies. Tal vez, en ciertos casos, han sucumbido a la competencia hasta grupos enteros. Aun cuando no más sea desde este punto de vista, merece la incompatibilidad ecológica tanta atención por parte del paleobiólogo, como de quien se dedica a investigar en la biología de las formas actuales.