

LA INCIDENCIA DE FACTORES ECOLÓGICOS E HISTÓRICOS EN LA DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE LAS PLANTAS VASCULARES AUSTRÍACAS

Gerhard PILS¹

RESUMEN.—En este artículo presentamos algunos argumentos en contra del punto de vista estrictamente histórico de los "macizos de refugio" en los Alpes. Utilizando como ejemplo el bien conocido macizo nororiental, destacamos el topoclima especial de estas áreas. Quizá únicamente a través de un cambio en las relaciones de competencia interespecífica encontraríamos las principales causas de la peculiaridad florística de estos "macizos de refugio".

SUMMARY.—Some arguments against a strictly historical view of recent distributional limitations to "massifs de refuge" in the Alps are presented. By using the well known northeast refuge as an example, we stress the special climatic position of these areas. Alone by means of changing competition-relations this might well be the main cause for floristic peculiarities of "massifs de refuge".

Investigando la sistemática y la evolución del género *Festuca* L. (*Poaceae*), se nos planteó de forma reiterada la cuestión de cómo interpretar las áreas tan diversas de las distintas especies. Es raro que las causas subyacentes se adviertan tan fácilmente como en *Festuca valesiaca* Gaudin (fig. 1); en efecto, una mera ojeada superficial en un mapa de las precipitaciones y temperaturas anuales nos revelará que esta planta típica de prados secos continentales se halla estrechamente ligada a regiones con gran sequía estival (valles más secos de los Alpes y región panónica). Desgraciadamente, ni siquiera en las regiones extraalpinas las relaciones entre clima y área se manifiestan siempre tan fácilmente. Por ejemplo, en las montañas de mediana altura situadas en el norte del Danubio, el clima es gradualmente más continental hacia el este, y, debido a la variación orográfica de la vegetación zonal de esta región, es casi imposible percatarse de este cambio climático poco significativo. Evidentemente, son más sensibles algunas plantas de distribución suboceánica montañesa, como *Geranium sylvaticum*, *Phyteuma nigrum* y otras, que llegan a su límite oriental local en la franja fronteriza entre Alta y Baja Austria (PILS, 1988). Parecen ser diminutas reducciones en la combatividad las que trazan una

¹ Karl-Renner Strasse 4/47, A-4040 Linz (AUSTRIA).

"línea fronteriza invisible", que no pudieron traspasar estas plantas, tan capaces de competir en regiones sólo un poco más oceánicas.

Dirigiendo nuestra atención a los Alpes, nuestros intentos de relacionar áreas de distribución con factores climáticos se encontrarán con dificultades aún mayores. Suele ser normal que las diferencias entre distintos macizos resulten bastante menores que las variaciones que pueden encontrarse en posiciones distintas del mismo macizo. Pensamos en fenómenos como el notorio *Föhn* ('viento cálido del sur'), grandes diferencias en las precipitaciones entre barlovento y sotavento dentro de una cadena, distintas frecuencias de tormentas, ..., pero también en un lento aumento de la continentalidad hacia los límites más orientales de la cadena de los Alpes. Dicho esto, casi podría parecer sorprendente que también en los Alpes podamos encontrar áreas tan obviamente climáticas como en el caso de *Festuca vivipara* (L.) Sm., cuya distribución se restringe casi exclusivamente a las cadenas centrales (silíceas) más húmedas, sobre todo durante el verano (fig. 1), y, sin embargo, no debe extrañarnos este hecho si consideramos la tendencia sumamente oceánica en el área circumpolar de las razas de esta cañuela apomicta (PILS, 1985).

Por otro lado, muchas otras plantas alpinas e incluso animales invertebrados (HOLTHAUS, 1954) parecen sustraerse del todo a una interpretación basada en hechos ecológicos actuales; evocamos sobre todo las plantas (a menudo endémicas o alpino-carpáticas) que se limitan a los sectores más al noreste y sudeste de los Alpes. Podemos ilustrar lo afirmado con otras dos especies del género *Festuca*, en este caso pertenecientes al grupo de *F. varia* s. lat. (fig. 1). Una es *F. versicolor* Tausch, especie alpino-carpática, que se encuentra exclusivamente en rocas dolomíticas y calcáreas del piso montañoso y alpino de los macizos más nororientales, mientras que la emparentada *F. calva* (Hackel) K. Richter es endémica en lugares similares de los Alpes surorientales. Por falta de obvias diferencias climáticas y edáficas con los macizos contiguos hacia el oeste, áreas parecidas se explican hoy casi exclusivamente por medio de factores históricos. Puesto que estos dos centros del endemismo este-alpino sólo estaban cubiertos de pequeños glaciares locales durante las épocas glaciales, se presume con fundada razón que muchas plantas alpinas han sobrevivido en estos *massifs de refuge*. Al retroceder luego las capas de hielo, algunos de los sobrevivientes no lograron reconquistar su territorio perdido en el oeste. A esta "reducida tendencia de expansión" (MERXMÜLLER, 1952: 115) —o, más expresivo, a tales "límites de distribución congelados"— (NIKLFIELD, 1970: 43) suele atribuirse la abundancia de endémicas, respectivamente especies alpino-carpáticas, en estas regiones.

No parece refutable tal teoría, ni siquiera desde el punto de vista teórico (por lo tanto, sería "imposible de falsificar" en el sentido de POPPER), ya que incluso áreas de plantas que llegan hasta macizos bastante más occidentales (¡y hasta todas las áreas concebibles!) en principio pueden explicarse por "migración limitada" desde el *massif de refuge principal* o, en último extremo, de *massifs de refuge locaux* o de *nunatakkers*. Pero, por otro lado, recurriendo a más y más *massifs de refuge locaux*, ¿no corremos el peligro de perdernos en un callejón sin salida parecido al de los últimos defensores del concepto del mundo ptolemaico, que trataron de salvar su teoría geocéntrica con la construcción de aún más órbitas auxiliares para corregir, por lo menos aproximadamente, las desviaciones entre órbitas ideales y reales de los planetas?

Para ilustrar nuestros razonamientos, dirigiremos ahora nuestra atención a las áreas de las especies de *Festuca violacea* s. lat., grupo que hemos estudiado con bastante detalle en los Alpes orientales (PILS, 1980; fig. 2). Estas plantas, emparentadas con *F. rubra* s. lat., suelen crecer con abundancia en trayectorias de aludes, prados segados o inaccesibles para el ganado, etc., en los pisos subalpino y alpino. Comencemos con *F. picturata* Pils, especie acidófila de las cadenas centrales orientales. Siguiendo la teoría histórica clásica, es evidente que hay que considerarla un "reimigrante a larga distancia" (*sensu* HOLDHAUS, 1954: 32); por lo tanto, su límite oriental en los Alpes del Ziller-

tal sería la consecuencia lógica de su capacidad mediocre de reemigración a las regiones "devastadas por el hielo", desde su *massif de refuge* al límite oriental de los Alpes.

Asimismo, tendríamos que ver en *F. nitida* Kit. ex Schultes, especie calcífila, un reemigrante a corta distancia con un límite de distribución "congelado" en el alto valle del río Piave. No obstante, como preferimos tener en cuenta factores ecológicos actuales, podemos ofrecer una explicación alternativa interesante para la "reducida tendencia expansionista de *F. picturata* hacia el oeste: ¿no cabría la explicación de que sea simplemente la competición fuerte de *F. puccinellii* Parl., especie hexaploidea de, aproximadamente, las mismas preferencias ecológicas que *F. picturata*, la que impide el avance de su pseudovicariante diploidea oriental? Disponemos de bastantes ejemplos que ponen en evidencia que "paredes invisibles" (pero, al parecer, a menudo insuperables) pueden representar razas o incluso especies para sus respectivas "razas gemelas". Pensamos en el límite borrado por hibridación entre *Pulsatilla vulgaris* y *P. grandis* en Alta Austria; en las áreas tan nítidamente separadas de las diversas *Scillas* austríacas (SPETA, 1987), y hasta en el límite inesperado entre razas 2x y 4x de *Campanula patula* en la parte septentrional de Alta Austria (LAUTERBRUNNER, in SPETA, 1987). Ejemplos parecidos y bien estudiados nos brinda el reino animal, tales como las razas vicariantes del erizo (*Erinaceus europaeus europaeus* y *E. europaeus roumanicus*) o del ratón (*Mus musculus musculus* y *M. musculus domesticus*), etc.

Al considerar tales límites, evidentemente debidos a la competición de una raza gemela, se nos impone la sustitución del modelo estático (falta de tendencia migratoria) por un modelo dinámico. Así, podrían compararse nuestras áreas restringidas con un gas, cuya expansión se vería frenada por otros gases (¡y no por congelación hasta su punto de solidificación!). En este caso, las leyes de la difusión nos indican que tardaría muchísimo en producirse la mezcla de grandes masas de gas. Volviendo a organismos vivos, puede presumirse que razas vicariantes suelen distinguirse además en su combatividad en entornos un poco distintos (clima más oceánico o más continental). En este caso, una entremezcla total y, por lo tanto, importantes migraciones no serían de esperar ni siquiera teóricamente. Por desgracia, en la mayoría de los casos las relaciones distan mucho de ser tan evidentes. El número de los posibles competidores en los nichos ecológicos de una especie suele ser demasiado elevado; sabemos muy poco acerca de la relación de sus respectivas combatividades con cambios lentos de factores ecológicos. Por ejemplo, una de las causas subyacentes del límite occidental de *F. nitida* bien podría ser la competencia creciente de *F. norica* (Hackel) Richter. Pero, ¿es suficiente esta explicación?

Volvamos por fin a nuestro *gran massif de refuge* nororiental. Basándonos en datos climáticos actuales, nos parece evidente su situación climática privilegiada. Ni siquiera alcanzan los 1.200 mm las precipitaciones anuales (¡en altura!) en el macizo más oriental y, por tanto, más continental (HOLZNER y HÜBL, 1977), mientras que ya un poco más hacia el oeste suelen alcanzarse más de 2.000 mm anuales. Parece fácil aducir más pruebas en favor de una explicación más climatológica de las áreas típicamente nororientales (¡el único problema reside en el "área restringida" de nuestro artículo!):

- 1) Ya HOLZNER y HÜBL subrayan la ausencia de algunas plantas alpinas bastante comunes en el centro del *massif de refuge*. Como parece poco convincente atribuirles falta de capacidad migracional, puede explicarse esta "aversión hacia un *massif de refuge*" sólo con desventajas (climáticas) en la competición con las especies o razas autóctonas.
- 2) Incluso en plantas tan termófilas como *Anacamptis pyramidalis* o *Festuca pallens* Host encontramos tales límites hacia el oeste en los Alpes de la Alta Austria, que no pueden atribuirse a una falta de "tendencia migracional", como muestra con toda claridad su larga distribución fuera de los Alpes.
- 3) También organismos potencialmente capaces de grandes migraciones, como helechos (*Asplenium seelosii*, *A. lepidum*), musgos (*Mnium hymenophylloides*) o in-

sectos (véase HOLDHAUS, 1954), presentan limitaciones geográficas análogas asombrosas.

La última refutación (o confirmación) de una interpretación puramente histórica de tales áreas restringidas podría plantearse tal vez por medio de extensos ensayos de implantación de "formas relictas" fuera de sus áreas actuales. Evidentemente, eso constituiría una falsificación grave de nuestra naturaleza, por lo que ha de rechazarse. Así que nosotros, los botánicos al menos, no perderemos un *massif de refuge* tan importante para nuestra fantasía.

BIBLIOGRAFÍA

- HOLDHAUS, K. (1954). Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Abh. Zool. -Bot. Ges.*, 18.
- HOLZNER, W. & HÜBL, E. (1977). Zur Vegetation der Kalkalpengipfel des westlichen Niederösterreich. *Jahrb. Ver. Schutz der Bergwelt*, 42: 247-268.
- MERXMÜLLER, H. (1952-54). Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen. *Jahrb. Ver. Schutze d. Alpenpflanzen u. Tiere*, I-III, 17: 96-133; 18: 135-158; 19: 97-139.
- NIKLFIELD, H. (1972). Der niederösterreichische Alpenstrand ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippl. *Jahrb. Ver. Schutze d. Alpenpflanzen u. Tiere*, 37: 42-94.
- NORDIO, V. (1977). *Festuca alpestris* R. et S. nelle Prealpi bellunesi. *Giorn. Bot. Italiano*, 111 (3): 123-128.
- PILS, G. (1980). Systematik, Verbreitung und Karyologie der *Festuca violaceae* Gruppe (*Poaceae*) im Ostalpenraum. *Pl. Syst. Evol.* 136: 73-124.
- PILS, G. (1984). Systematik, Karyologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca* Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol. *Phyton (Austria)*, 24 (1): 35-77.
- PILS, G. (1985). Das *Festuca vivipara* -Problem in den Alpen. *Pl. Syst. Evol.*, 149: 19-45.
- PILS, G. (1988). Floristische Beobachtungen aus dem Mühlviertel (Oberösterreich). *Linz. biol. Beitr.*, 20 (1): 253-281.
- SPETA, F. (1987). Blausternchen, Wiesenglockenblume, Lerchensporn, Edelweiss: Botanik im OÖ. *Landesmuseum.-Oberösterreich., Kulturzeitschr.*, 37 (3): 13-20.

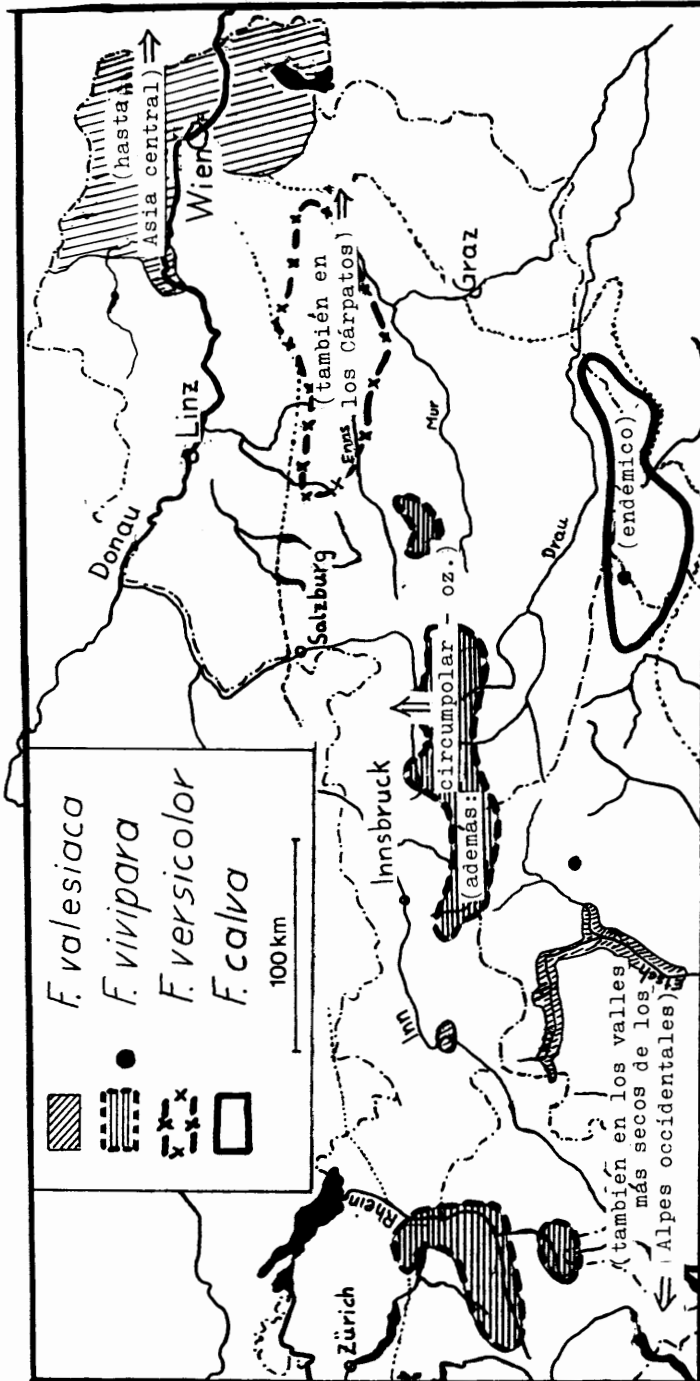


Fig. 1. Áreas climáticas (sombreadas) y áreas tradicionalmente consideradas relictas de cañuelas (*Festuca* L.) en los Alpes orientales (según NORDIO, 1977; PILS, 1984, 1985 e inéd.).

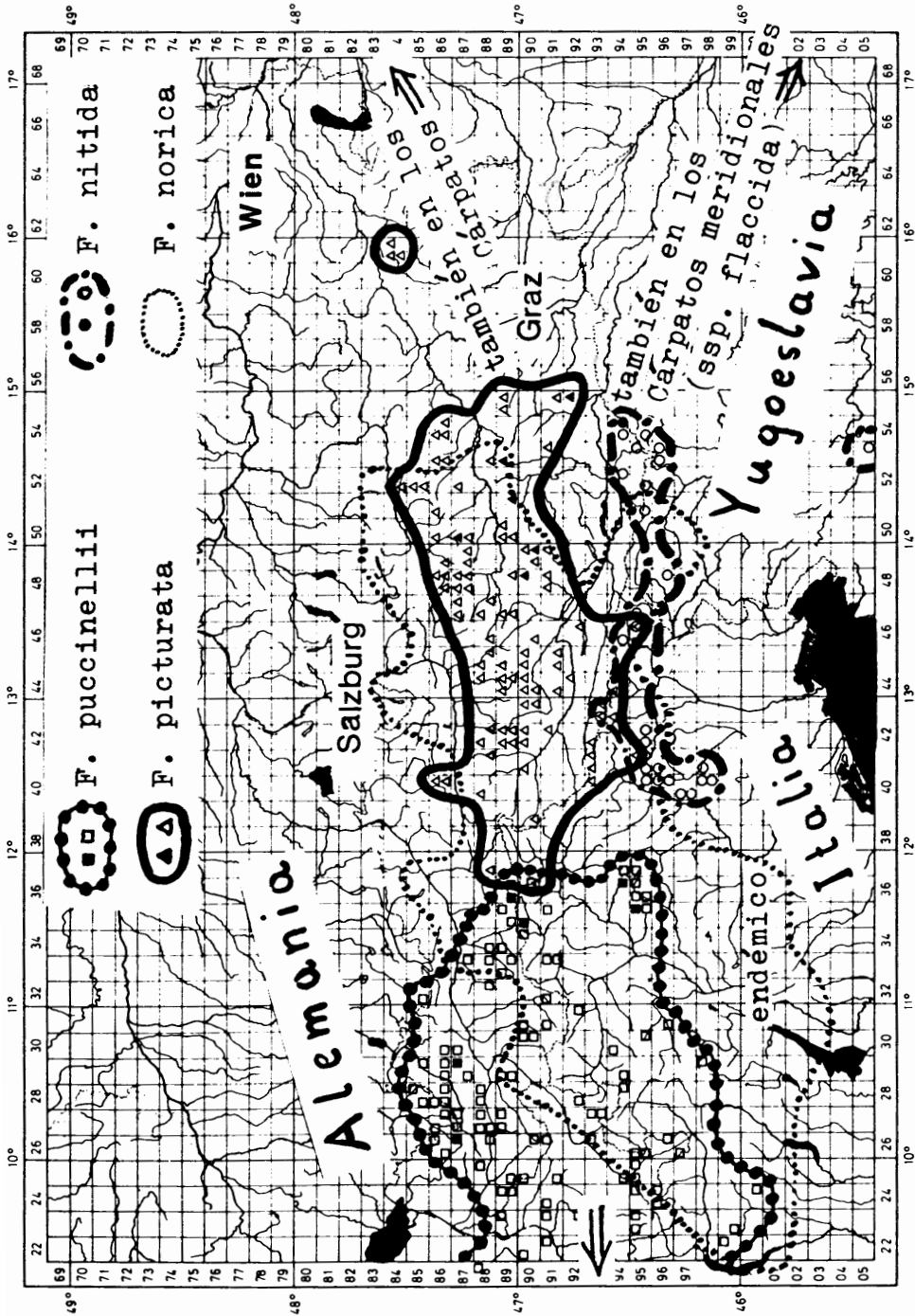


Fig. 2. Áreas de las especies de *Festuca violacea* s. lat. en los Alpes orientales (según PILS, 1980). ¡Obsérvese la ausencia de *F. norica* (¿debido a causas competitivas?) en el *massif de refuge* nororiental y en partes del *massif de refuge* suroriental!