

**REFLEXIONES SOBRE
ZOOGEOGRAFÍA
Y ECOFISIOLOGÍA ANIMAL.
SU APOYO A ESTUDIOS DE
ORDENACIÓN
DEL TERRITORIO***

E. BALCELLS R.**

* Texto íntegro del discurso ofrecido por el Dr. E. Balcells con motivo de su investidura como *Doctor Honoris Causa* por la Universidad de Zaragoza, el 16 de mayo de 1991.

** Instituto Pirenaico de Ecología (C.S.I.C.). E-22700 JACA (HUESCA).

1. INTRODUCCIÓN

Transcurridos más de veinticinco años de preferente dedicación a crear y dirigir un centro vertido al estudio de los problemas multidisciplinares de Ecología de montaña y a la promoción de territorios montañosos, me veo obligado –tras largo pero parcial paréntesis– a una revisión sincera de mi inmediata temática investigadora y, sobre todo, la referida a problemas de Ecología animal.

La referida reflexión no sólo pretende atención al valor especulativo futuro de mis próximos resultados, sino también a su inmediata y posible utilización en aspectos de ordenación del territorio y, muy concretamente, a los que al mismo tiempo detectan la incidencia de los recursos geofísicos.

Tal oportunidad revisiva e inolvidable la proporcionó mi reciente promoción a doctor *honoris causa* por la Universidad de Zaragoza, a iniciativa de su Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio, cuyo resumen ha sido ya publicado (v. BALCELLS, 1991). De ahí que, de acuerdo con el estudio paralelo elaborado con tal motivo, me viera obligado al apoyo de otra versión más doctrinal, intentando poner al día mi labor investigadora en Zoogeografía, ciencia puente y por tanto de necesaria situación en el contexto de las Ciencias geográficas.

Elimino así del contexto del presente escrito los dichos aspectos generales, concentrándome de forma más directa e inmediata en los referidos a Biología y Ecología animal. En el referido tema, interesa declarar que soy consciente de los siguientes hechos que han regido mi historia investigadora, prescindiendo aquí de su glosa.

La presencia de un animal en cualquier lugar obedece a tres causas fundamentales: históricas, ecológicas y las debidas a sus recursos genéticos. Como secuela y de forma ya clásica en los últimos cincuenta años, debe ser tenido en cuenta el apoyo prestado por la Ecología y la Zoogeografía al estudio de la Evolución de la vida animal en nuestro planeta. De hecho, las tres ramas científicas constituyen un apoyo inseparable y sugerente al debido progreso en el campo de cada una de ellas. Como indicaba ya MARGALEF en 1959, dichas tres materias vienen a ser los tres vértices de un triángulo en el que se encierra lo más interesante que puede enseñarnos el estudio de los organismos “a cielo abierto”; es decir, en sus reales condiciones de vida. Cuando así ocurre, están sometidos

los recursos bióticos a una constelación de circunstancias que, muchas veces, se deforma y simplifica en exceso, tan pronto como las estudiamos en el laboratorio.

Cabe así ser conscientes –y son numerosos los ejemplos que sucesivamente aparecen en la exposición adjunta– de que la constelación de factores ambientales, explicando la presencia y el comportamiento de las especies y en concreto los animales, no se reduce en exclusiva a los geofísicos, sino a todos los ambientales, químicos incluidos y aún más los bióticos, o sea, en este último caso, la relación entre las especies.

Sin embargo, la complejidad del problema obliga en fases iniciales a cierta simplificación de partida. En buena medida, mi actividad investigadora y primeras fases se centraron en el ámbito de la Zoogeografía aplicada. Me apoyé sobre todo en métodos corológicos, pero intentando no perder de vista el trasfondo causal o interpretativo, comprobando observaciones biológicas de campo más en contacto con la realidad y su ulterior constatación con datos experimentales y de laboratorio. Son precisamente los últimos los que me han conducido a preocuparme de problemas fenológicos, apoyando y sugiriendo la atención detallada al estudio de los recursos geofísicos, como útil telón de fondo, ante conclusiones matizando soluciones de ordenación y gestión territorial. Se intenta además no olvidar aquellos aspectos que inciden en prácticas de educación. Tal sería el modesto interés naturalista que aportaría mi labor investigadora actual, de distinto matiz que el supuesto para las Ciencias geográficas, en su versión más concreta.

2. EL ESTUDIO DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES

Me enseñaron mis maestros en etapa escolar universitaria que cualquier reflexión introductoria a un aspecto científico era conveniente que se apoyara en la historia específica y su evolución. Me veo así moralmente obligado a apoyarme también en el previo recuerdo de mis circunstancias profesionales y científicas, al iniciar la revisión que me propongo y que a continuación inicio, con el título que la encabeza.

Cuando mediada la década de los cuarenta inicié mis tareas investigadoras, lo hice influido por las inquietudes promotoras de nuestra profesión de biólogo, entonces de desarrollo incipiente y de interés poco reconocido, sobre todo en sus vertientes de aplicación. Me interesé así en un tema que entraba de lleno en los objetivos de la Zoogeografía aplicada, cual el problema de la delimitación de las áreas de dispersión potencial de ciertas especies, capaces de manifestarse en plaga y, por lo tanto, destacando su interés en predecir los territorios de otros continentes, susceptibles de acogerlas y de su posible ulterior prosperidad, dada la plasticidad de los recursos genéticos propios de tales táxones.

La importancia económica del tema mantenía amargos precedentes, datando de fines del siglo pasado, pero habiendo confirmado todo su interés sucesivo durante las primeras décadas del presente. Cabe adjudicar las causas de dicha problemática a dos aspectos del progreso tecnológico: a) La simplificación drástica de los ecosistemas autóctonos o clí-

max, sustituidos en el espacio por la uniformidad del régimen de cultivos en grandes extensiones, representando etapas de la sucesión ecológica, sumamente inmaduras y muchas veces nuevas. b) Posibilidades de contagio y dispersión, animadas por el transporte y los intercambios mercantiles intercontinentales, creciendo a gran ritmo.

Dichos riesgos, causando mayor impacto, no sólo los acrecentaba la plasticidad de las especies plaga, procedentes de territorios de clima variable y continental, mejor capacitado para mantener la heterogeneidad genética de los táxones, sino también de los países que los recibían, muchos de ellos jóvenes, con muy escasa historia colonizadora (zona templada de América del Norte) y aquellos otros además “vacíos” (Australia), refugio de especies antiguas y escasamente competitivas, con las importadas. A las características de las referidas especies eurícoras (de amplia distribución) el hombre facilitaba, no sólo su capacidad de prosperar, sino también los medios de dispersión intercontinentales.

Se sugirió así que ciertas formas de Eurasia mantenían capacidad superior de dispersión e instalación que las de América del Norte, quizás debido a la existencia, en el Antiguo Continente, de más amplios territorios con clima oscilante y continental. Así lo permitirían confirmar ejemplos como la adaptación rápida del gorrión doméstico, el estornino, las ratas, los ratones caseros y la misma carpa, acompañados de numerosas especies de insectos procedentes de la civilizada Europa. Sin embargo, también cabe considerar espectaculares efectos en invasiones de sentido opuesto, causando agudos problemas y obligando a cambios drásticos en la utilización del territorio en el Antiguo Mundo. Importa aludir así a la expansión de la *Phylloxera* de la vid, la rata almizclera en el sector central de nuestro continente y, sobre todo, el escarabajo de la patata, *Leptinotarsa decemlineata*, especie que merece cierta atención. Originada en el centro diferenciador de especies de su género (localizado en las mesetas mejicanas de clima continental) y adaptada a la ingestión de la patata y otras solanáceas afines de huerta y gran cultivo, prosperó, invadió y progresó rápidamente, a través de las llanuras de EE.UU., con grandes y uniformes espacios dedicados al cultivo extensivo de la referida planta, a una velocidad promedio calculada de 70 Km/año¹. El transporte marítimo en una etapa crítica le permitió penetrar en Europa a través de Burdeos y Aquitania en el transcurso de la 1.^a guerra mundial, llegando a la Península Ibérica poco antes de la guerra civil, en los años treinta.

Todo ello permite ambientar la inquietud reinante en los servicios de defensa antiplagas en los años que se reseñan. Periodo feliz que tienta –parodiando a D. Quijote– califi-

¹ En realidad a la especie montaraz a que se adaptó fue a *Solanum rostratum* y se dispersó hacia el norte con ella. La invasión sobre la patata fue posterior, secundaria y espectacular. V. por ejemplo: BALCELLS, 1954. Revista *Ibérica*, 279, Barcelona. Cabe comentar que nuestra solanácea, de gran interés alimentario y quizás de procedencia americana, pero lejana a EE.UU., adquirió incremento y continuidad en la uniformidad de su cultivo, que resulta inolvidable tras haberlo visto en el estado de Indiana, p. ej., en los años cuarenta.

car así de “áureo”, puesto que la promoción de los ulteriores y eficaces pesticidas orgánicos se hallaba todavía “en mantillas”. El control de las importaciones constituía así la única logística preventiva, ante tales y posibles infestaciones explosivas. Descendiendo a lo anecdótico, cabe recordar el relato que con frecuencia contaba mi maestro, el profesor Francisco García del Cid, sobre la drástica actuación de los servicios civiles en los aeropuertos norteamericanos, condenando al fuego inmediato, durante el desembarco, a los ramos de flores de despedida con que se obsequiaba a las esposas de los visitantes ilustres que abandonaban Europa. Actuación estereotipada, pero todavía vigente.

Si, pese al referido cuidado, penetraba la plaga y se expandía, se asignaba a los biólogos una responsable misión: viajar al país de origen, a la búsqueda de todos aquellos depredadores capaces de diezmar al agente en la plaga y focalizar así una etapa de lucha biológica (*biological control*).

Dicho servicio se hallaba lleno de dificultades y solía mostrarse complejo, dado su carácter multidisciplinar, requiriendo investigación integrada. Por un lado resultaba dificultoso desarraigar a los depredadores, remitirlos en condiciones adecuadas para sobrevivir durante el viaje y lograr luego su adaptación a las condiciones simplificadas de cultivos extensivos en etapa ecológica de sucesión inmadura. En muchas ocasiones era imprescindible repetir la operación, hasta lograr que la población depredadora se “adaptara” al ciclo de la presa y lo hiciera “nadando y guardando la ropa”; es decir, que su eficacia en destruirla no fuera tal que, en una temporada propicia, eliminara casi toda la población depredada, atentando en contra de sus propios recursos de sobrevivencia. En otros casos, los depredadores, diezmando la plaga en origen, eran muchos y su sobrevivencia requería apoyo en biocenosis de mayor madurez (por ejemplo marginales a los cultivos) y, por lo tanto, no improvisables ante la simplificación alcanzada en la monotonía paisajística del país de acogida.

Tuve la ocasión de cooperar en una de tales misiones promovida por los servicios agrarios australianos. Dirigida a la búsqueda y captura de la fauna que, en nuestro ámbito mediterráneo y xerófilo, depredaba una mala hierba ruderal, como el heliotropo europeo. Especie de gran tasa reproductora y bien conformada para resistir la sequía, que había “enriquecido” inadvertidamente la flora de la faja isoclimática del vacío Novísimo Continente, creando un problema de dominancia y competitividad en los campos abandonados y esteparios (BALCELLS, 1952). Se producía así y una vez más un problema semejante al derivado de la introducción del conejo, cuya expansión explosiva, no sólo deterioró el medio en su día, sino que amenazó la misma sobrevivencia del omitorrinco.

Sea para prevenir invasiones de especies amenazantes, sea para ulteriormente frenar sus perjuicios mediante introducción de agentes depredadores, el estudio de las áreas de distribución de las especies era un problema de básico interés a mediados de la presente centuria, por las causas expuestas; si bien lo sigue siendo hoy por otras muchas razones a las que convendrá referirse oportunamente. La metodología utilizada, forzosamente apoyada en cálculos cuantitativos, es distinta para cada objetivo, extensión del territorio con-

siderado, escala empleada e información intensiva suficiente de datos de presencia/ausencia de la especie que se estudia o de la biocenosis en que se halla integrada. Se considera, no obstante, que la metodología entonces en boga dio resultados aceptables y parece así de interés recordarla hoy.

El principal problema es corológico; estribaba en una selección certera de los parámetros limitantes y su ulterior representación cartográfica a escala adecuada, según los fines y la densidad informativa existente, no sólo del área del momento en un continente, sino también diseñar la potencial, intuyendo la expansión de recursos similares en las restantes tierras. Al primer aspecto de definir el área se sumaba así otro de predicción. Todo ello se apoyaba en las tres operaciones siguientes:

- a) Delimitación de las áreas continentales reales y propias del momento.
- b) Intuición de unos adecuados parámetros que definieran con ajuste aproximado y global la totalidad del área, con ciertas garantías y apoyo en el cálculo de probabilidades.
- c) Deducción ulterior de la zona potencial, extrapolando a otros continentes los límites hallados (fajas isocondicionales) e incluyendo datos de incidencia en el hemisferio opuesto, ante la posibilidad de prosperar en fajas isocondicionales en el otro costado de la zona tórrida, alcanzando así una distribución final disyunta probable.

A. Delimitación del espacio geográfico ocupado por una especie plaga

Se apoya en información faunística previa, sobre la posible presencia de la especie en un territorio más extenso que el de presumible ocupación, al menos en latitud. Valen así igualmente los datos de presencia que los negativos de posible ausencia. En caso de que dicha información extensiva exista, lo certero de los resultados depende de la uniformidad de la prospección territorial. El logro de una información completa como la indicada entraña ciertas dificultades, sobre todo cuando se trata de grupos poco vistosos, que no han gozado de la atención de coleccionistas cooperadores. Sus menciones resultan incompletas y casi siempre coinciden con la distribución geográfica de los investigadores estudiosos del grupo. En otras ocasiones –incluso cuando se trata de grupos que gozan de la popularidad prospectiva (aves, mariposas, caracoles)–, ocurre que las especies “vulgares” son las menos informadas y mencionadas, pues los coleccionistas “entienden” que no son merecedoras de registro preciso². Claro está que, hasta cierto punto, el problema

² En mi encuesta a registros de museos europeos (v. BALCELLS, 1954), con objeto de definir el área real de varios escarabajos crisomélidos y sus depredadores de tendencia eurícola, confiaba en 1946 en la obtención de un máximo de citas concretas, procedentes del museo de París. Sin embargo no fue éste el resultado. Entonces, las colecciones de los museos no sólo carecían de informatización, sino que además los más ricos, precisamente, incorporaban de forma algébrica a sus materiales las colecciones donadas por los recolectores, sin previa intercalación de los objetos en una sola colección general. Efectivamente, no pude obtener de la dirección del Laboratorio de Entomología otro dato sobre los táxones consultados que una respuesta genérica como la siguiente: “elles sont des espèces qu'on trouve un peu par tout”.

se simplifica cuando se trata de especies de acusado interés antrópico declarado, puesto que los servicios sanitarios de toda índole, a cargo de la Administración, rellenan ese vacío con información relativamente densa. Superados los relatos antecedentes, el área vendrá definida sobre un mapa por una nube de puntos de presencia, más o menos densa según la frecuencia de citas, a la que cabe suponer tanto mayor cuanto más cerca esté del óptimo vital de la especie definido por su abundancia, disminuyendo hacia ambos bordes del área, donde las citas tenderán a rarificarse³.

Como es bien sabido, las áreas de algunas especies son vastas, clasificándose de eurícoras, pudiendo, las más frecuentes, llegar a ser *cosmopolitas*, en cuyo caso viven y prosperan en todos los países donde hallan condiciones adecuadas para su reproducción y desarrollo. Las designadas como estenócoras, en cambio, ocupan áreas más reducidas y son más bien calificadas como endémicas. Entre las eurícoras, las hay de área continua o discontinua y sus discontinuidades son atribuibles en general a complejas causas históricas y a la distribución cortada actual de los recursos que su valencia ecológica requiere⁴; éstas se llaman de área *disyunta* y, entre ellas, cabría incluir las *bipolares* o *antitropicales*, cuando su disposición es en franjas al norte y al sur de la zona tórrida.

B. Elección de parámetros limitantes

La definición y la delimitación cartográfica más o menos continua de las áreas, su sistematización e interpretación, requieren otros apoyos, otros datos, y penetrar ya en la temática de la Zoogeografía ecológica o histórica. Sin embargo, ciñéndonos al tema expuesto, cabría prescindir de dichas últimas especulaciones y concentrarnos exclusivamente en la realidad actual. Tienta así, de inmediato, aplicar a la definición de área de especies continentales (animales terrestres y de aguas dulces) únicamente parámetros de exclusivo y aséptico índice espacial, sin buscar otras explicaciones a la ubicación de las localidades donde se menciona la especie considerada. Se ha recurrido así y a veces a las mismas divisiones político-administrativas o al empleo de cuadrículas más o menos universales, tales como la U.T.M. o los valores angulares de longitud y latitud. El perfeccionamiento de tales metodologías está hoy muy avanzado, sobre todo para otros objetivos que requieren escalas más detalladas (y por lo tanto mayores). Sin embargo, resultan de difícil expresión interpretativa y se prestan quizás mal ante la consideración de las áreas de mayor espacio y menor densidad de datos, como ocurriría ante el tema aquí planteado, no admitiendo así una densidad de unidades superficiales de cuadrícula que indicaran suficientemente el contorno sinuoso de los continentes o de la misma orografía. Parece así imprescindible apoyarse en otras consideraciones más simplistas, dadas las características de las especies animales-plaga. A dicho proceso simplificador se alude a continuación.

³ Sin embargo, tal facilidad tiene otros inconvenientes: existe una gran diferencia en la frecuencia y densidad de citas entre los territorios donde se manifiesta como seria plaga y los restantes, donde se rarifica.

⁴ Por ejemplo los geofísicos.

Sin duda alguna las áreas ocupadas lo son por reunir una serie de características ecológicas imprescindibles para la vida de la especie. Las exigencias son grandes y complejas en las especies estenócoras —designadas como estabilizadas—, de acusada homogeneidad genética y más bien así propias de ecosistemas maduros, federados a unos factores muy diversos y dentro de límites de variabilidad muy precisos, sujetos a recursos, no solamente geofísicos destacados, sino químicos y hasta bióticos. Así, en cuanto a sus relaciones tróficas, forman parte de ecosistemas o nichos maduros. Por el contrario el problema se simplifica ante las especies plaga. En cuanto a su alimento dependen de una sola o única especie, previamente extendida por el cultivo, en grandes áreas uniformes. Junto a la referida circunstancia, cabe recordar que se trata de especies eurícoras, propias de ecosistemas o nichos escasamente maduros y biocenosis apartadas de la clímax y por lo tanto en etapa sucesional; son así especies más capaces de seguir las fluctuaciones ambientales, manteniendo gran heterogeneidad en sus recursos genéticos poblacionales. Son casi siempre táxones oportunistas, que siguen la estrategia de la r y por lo tanto de elevada tasa de multiplicación, utilizando para desarrollarse en número procesos de toda índole, entre los que destaca el rápido crecimiento en etapa juvenil, el no menos rápido alcance del estadio adulto y la repetición de generaciones, aprovechando periodos estacionales favorables. Son, en definitiva, calificadas de plásticas⁵.

⁵ El concepto sería casi equivalente al de amplia valencia ecológica. La plasticidad sería la propiedad de un organismo de manifestar variaciones somáticas y por lo tanto mantener, como taxon, la capacidad de responder positivamente a diferentes combinaciones de factores ecológicos. A veces, pero no siempre, acompañan cambios morfológicos a las adaptaciones fisiológicas; así ocurre con referencia a la temperatura, que incide en la talla de muchas especies. En otros casos, la temperatura influye sólo en variaciones de la capacidad fisiológica de regulación; así, una especie ecológicamente muy plástica mantendrá un consumo menos diverso de oxígeno a distintas temperaturas que otra menos plástica. Una especie capaz de dar más de una generación al año se mantiene más plástica respecto a la temperatura. Las especies plásticas se han calificado también de pioneras, oportunistas, pródigas, apocráticas o cinetófilas (v. MARGALEF, 1974). En general suelen ser eurícoras, con tasas de multiplicación elevada, única forma de ocupar rápidamente un “espacio vacío”, adaptadas a condiciones cambiantes en el tiempo y en el espacio. Se dice que practican la estrategia de la r (factor que mide su competitividad con apoyo en una ecuación matemática), lo que se traduce en que su poder de competencia se basa en su gran capacidad de multiplicación, la cual suele ir ligada a una vida breve. Las especies, por adaptarse a situaciones menos variables, pueden perder plasticidad a nivel de población y por causa de selección. En tales casos suele decirse que se *estabilizan*. Por dicha causa, reducen su capacidad de colonización actual a biotopos singulares, donde las circunstancias que han provocado su estabilización se conservan desde tiempo muy antiguo (p. ej. cavidades subterráneas), dando lugar a los llamados “fósiles vivientes”. Por el contrario, las especies que “quedan” (=se estabilizan) si se permite autoorganizarse al sistema que corresponde al lugar, en etapas maduras; son las estrategias de la K , las más adaptadas a resistir con recursos limitados y son más eficientes que capaces de rápida proliferación. Sustituyen a las especies oportunistas a medida que las condiciones del sistema maduran y devienen más estables.

En tales casos se puede prescindir de muchos de los requisitos afines a las especies estenócoras; entre ellos, la carencia de agentes autóctonos similares en el nuevo territorio ocupado y la heterogeneidad genética que conservan los recién llegados, que no sólo elimina problemas de competitividad, sino que les permite reaccionar de manera ágil a las amplias oscilaciones ambientales. Cabe así admitir para dichas especies una destacada dependencia del entorno geofísico en exclusiva, ante el problema de delimitar el área global (BALCELLS, 1956a).

No obstante, los pioneros en la investigación con tal finalidad predictiva (v. p. ej. QUILIS, 1934/1940) iniciaron sus estudios intentando calcular las llamadas “fajas isocondicionales” con apoyo en simples datos de latitud, correspondientes a las localidades donde la especie estaba presente, como variantes para elaborar una serie estadística de frecuencias. Sin embargo, al hacerlo consideraban de manera implícita dichas variantes como reflejo aproximado sobre todo de la temperatura local y, complementariamente, de la humedad, la flora atacada por el agente plaga, la altitud, etc. Sin embargo, unos y otros factores no dependen estrictamente de la latitud y la intervención de la longitud geográfica complicaba los cálculos y su interpretación. Parecía así más lógico —dadas las circunstancias ecológicas del tipo de taxon estudiado— tener sólo en cuenta líneas geográficas más relacionadas con el factor geofísico de probable mayor incidencia, como las isotermas. El referido método evitaba además dos puntos: a) El envaramiento que suponía el empleo para la representación cartográfica de sus límites mediante líneas rectas, fruto de la proyección de meridianos y paralelos, ventajosamente sustituidos por sinuosas isotermas. b) La equivalencia potencial de los datos del hemisferio boreal con los del austral, cuya zona templada es sin duda muy distinta, suprimiendo así toda posibilidad de extrapolación de los datos en el trazado de las franjas potenciales isoclimáticas. Así se ensayó, en estudios a pequeña escala global. Otros geógrafos, en cambio, preconizaron también el uso de las isotermas reales, pero sólo cuando estudiaban distribuciones a mayor escala, es decir el empleo de isotermas no reducidas (SOBRE, 1943; véase también en este punto el trabajo reciente de G. del BARRIO, 1990).

En aquellas fechas (década de los cuarenta), el uso de las isotermas para intentar explicar los límites areales de las especies mantenía, por otro lado, antecedentes, tanto muy lejanos como próximos; así, lo utilizó Humboldt (v. HESSE, ALLEN *et al.*) para explicar fronteras, por causa de las bajas invernales (isoquímica de enero), y más modernamente lo hemos aplicado en nuestro instituto (MARTÍNEZ-RICA, 1974) al considerar las áreas ocupadas por salamanquesas de amplia distribución geográfica. Por su parte, GUIART (1934) lo confirmaba de forma tajante en estudios de Geomedicina, concluyendo que los valores en grados de longitud y latitud permiten sólo trazar líneas arbitrarias útiles para situar un lugar geográfico, si bien no son más que mediocres indicadores del clima. Dicho razonamiento le llevó a la aplicación de las isotermas en el estudio de la

distribución geográfica de las enfermedades infecciosas, especialmente aquéllas vectadas por insectos, tema en definitiva muy similar al de depredadores de gran impacto en cultivos⁶.

Descendiendo a un ejemplo, para el cálculo de las fajas isocondicionales correspondientes al llamado pulgón de la vid [*Haltica* (= *Altica*) *lythri* ssp. *ampelophaga*, v. BALCELLS, 1954b] se procedió como sigue: por cada cita, se consideró al elaborar el estadístico un valor de la isoterma correspondiente como variante. Se procuró además que la información previa de las citas cubriera toda el área presumible, obteniéndose unas 90 variantes. Cupo luego considerar (como ya se ha indicado en 2.A.) que en la franja donde radicaban los recursos más próximos al óptimo para la especie habría mayor frecuencia de citas. El cálculo de los estadísticos permite obtener los valores de la desviación típica (=dispersión cuadrática) y, con ellos, las dos isotermas que los representan. La franja entre ambas isotermas alberga un máximo de frecuencias, que indican el referido óptimo, al que se supone coincidente con la manifestación como plaga. La máxima distribución teórica vendría limitada a ambos lados del valor medio por el trazado de isotermas correspondiente al triple de la dispersión.

La aplicación del método suponía así notables ventajas aparentes sobre el uso de los valores de la latitud como variantes. Así, la isoterma de la temperatura media anual sólo sigue groseramente los meridianos y aun sinuosamente; en muchas ocasiones rectifica —de forma acusada— dicha general dirección, por ejemplo torciendo por causas climáticas regionales en ángulo casi recto, ora hacia el norte, ora hacia el sur, sobre todo al salir de los continentes con motivo de diversos influjos oceánicos (corriente del Golfo, p. ej.). Tal comportamiento manifiesto es el que obliga a pensar en un mejor ajuste a la realidad que en el apoyado en la latitud.

Podría así objetarse que el método no tiene en cuenta valores estacionales extremos y sobre todo que, siendo la humedad un factor climático de importancia inmediata a la temperatura para organismos aéreos, se desprecia. Sin duda alguna el tema es de solución difícil, no siempre se hallan en el mercado editorial mapas auxiliares de isoyetas a nivel mundial, superponibles a los de isotermas (v. BERGHAUS). Para resolver ambas objeciones se pensó en repetir un cálculo similar con apoyo en la isoquímica de enero —sin duda exagerando las desviaciones hacia los meridianos más acusadamente que la anual— y la

⁶ Y añade: "(...) ya que la distribución geográfica de las enfermedades coincide con zonas térmicas limitadas por dichas líneas", que él aplicó, con resultados brillantes, al estudio del paludismo y de la peste bubónica. En algunas ocasiones y sobre todo en territorio continental, dos isotermas señalaban límites de infección endémica, mientras que otros dos valores expresaban la expansión pandémica, debida a oscilaciones climáticas interanuales en territorios vecinos. También los genéticos han aplicado isotermas, uniendo puntos de similar oscilación térmica anual, para definir los límites de razas geográficas de *Drosophila* (v. citas en BALCELLS, 1956a).

isótera de julio, acusando los valores estivales en el centro de los continentes y con ellos, hasta cierto punto, la escasez continental de precipitaciones estivales (que suele ser correlativa). La superposición de las tres zonas, intercalando los límites donde coinciden superficies afectadas por las tres y rechazando los territorios sólo afectados por dos o por una faja, dio una división más acabada de la realidad y un mejor ajuste para ambas fajas isocondicionales, tanto para la zona de plaga u óptima, como para la zona de máxima distribución, teóricamente ocupable (*life zone*). Algunos aspectos críticos se resumen a continuación (bajo el próximo título).

C. Deducción de la zona potencial

Si bien el método parece tan sólo aceptable para especies de amplia distribución y heterogeneidad genética o gran plasticidad, cabe exponer algunos aspectos de interés y acuerdo con los resultados, para el pulgón de la vid al menos, que confirmarían su utilidad. La exposición cartográfica de las fajas isocondicionales sobre planisferio permitió confirmar la muy probable presencia de la especie en las islas británicas, que se venía suponiendo un error de determinación, si bien lo habrían confirmado datos previos conservados en el British Museum. Por otro lado el mapa detectó a las Azores como territorio de posible plaga o zona óptima, en contra de las Canarias y Madeira; ambos extremos foráneos al Antiguo Continente se pudieron confirmar luego de concluida la representación cartográfica (v. BALCELLS, 1954b).

Sin embargo, no sólo se cría y se manufactura vino en el hemisferio boreal; también aparece el cultivo de la vid en zonas isoclimáticas australes y, efectivamente, los resultados de la extrapolación también señalarían áreas susceptibles de instalación del pulgón y su manifestación como plaga⁷.

Parece así el método apto para la predicción con aceptable ajuste. La extrapolación, en cambio, de fajas isoclimáticas resultantes del cálculo zonal con apoyo en las variantes de latitud no es admisible, pues en el hemisferio austral no es equivalente la distribución latitudinal del clima al boreal. La comparación así de la latitud en grados no sería extrapolable, como en cambio sí lo es la apoyada en las isotermas, apareciendo fajas isoclimáticas territorialmente muy diferentes a las boreales, confirmando lo indicado.

Si bien la aplicación del método parece de resultados aceptables y la interpretación que permite es relativamente simple, conviene mantener precauciones ante posibles intentos de extrapolación. Las isotermas corresponden a temperaturas reducidas a nivel del mar y, salvo en la costa o llanos bajos, no coinciden nunca con las temperaturas que la especie soporta en cotas altas. Los resultados obtenidos con el mapa de isotermas que-

⁷ Pasando entonces los valores de enero a julio y viceversa.

dan así sometidos a ulterior revisión, superponiéndose a los oportunos de escala orográfica. Las disminuciones de la temperatura con la altitud varían según los macizos. Cabe recordar que en los Alpes se ha calculado en 1°C por cada 140 m, mientras es de 1° por cada 165 m en el Cáucaso y de 1°/195 m en los Andes. También conviene tener en cuenta las variaciones de exposición.

D. Comentarios y crítica del método

Modernamente se han multiplicado los objetivos y con ellos los métodos para presentar y definir las áreas de toda suerte de especies, su dinamismo y variaciones, permitiendo focalizar problemas de vigilancia ambiental. El estudio de los recursos faunísticos a nivel de nación o país concreto mantiene un capítulo obligado referido a la definición de las areolas ocupadas por cada especie (p. ej. en las islas británicas y Países Bajos). Una vez más la focalización metodológica se halla sujeta a la improvisación de métodos logísticos, en definitiva dependiendo del grado de prospección faunística y de los problemas de escala. Recientemente Martínez-Rica ha ensayado el uso de cuadrículas, preferentemente U.T.M., en estudios regionales de fauna herpetológica (v. p. ej. 1970). También diversos autores franceses plantean problemas similares (BLONDEL *et al.* y más recientemente PRODON), eligiendo, ora cuadrículas acompañadas de toma itinerante de datos teniendo en cuenta el factor latitud y la misma vegetación, ora apoyándose en datos de latitud y longitud geográfica y así, por lo tanto, en distancias y superficies angulares. En tales casos, al tenerse en cuenta obligada multitud de factores ecológicos para explicar la presencia de las especies y describir el territorio ocupado y sus causas, el recurrir a la asepsia de los datos superficiales estaría, no sólo justificado, sino a veces obligado. Sin embargo, su manipulación se apoya en sofisticados cálculos y compleja interpretación de conclusiones.

Sin duda alguna el problema indicado es bien distinto del presentado arriba, apto para interpretar y definir áreas de especies a escala mundial; el problema ha perdido actualidad ante la capacidad de control que supone el empleo de abundantes pesticidas, no obstante me ha parecido bien recordar lo aceptable de los resultados obtenidos en la delimitación de áreas mundiales con apoyo en las *isotermas y sus relativas ventajas en planteos de esa índole*. Cabe recordar aquí y ahora una antigua observación de MARGALEF (1955) referida a las relaciones entre temperatura y tamaño de los organismos, en la que concluía que: “pese a la complejidad de los procesos biológicos independientes que concurren, dichas relaciones pueden expresarse no obstante de manera sencilla en la mayoría de ellos”, añadiendo: “sin embargo la regularidad se hallaría en los resultados, pero no en los procesos determinantes”⁸. Y también cabe copiar un comentario de J.P. MARTÍNEZ RICA a su propio ensayo de 1979, sobre la distribución de los anfibios en el Altoaragón: “El hecho de que, mediante técnicas numéricas groseras y sencillas, pueda

⁸ Se insistirá sobre esa conclusión y sus consecuencias bajo el próximo título.

obtenerse un mapa de evidente significado ecológico y fácil interpretación, no es uno de los puntos del trabajo de menor interés”. Combinar la realidad, la sencillez metodológica e interpretativa, evitando el exceso de sublimidad en beneficio de la facilidad de interpretación, es un punto importante y a la vez un reto general valioso en la presentación de los problemas ecológicos de las especies.

Los objetivos concretos del presente escrito no permiten extender dicho punto. Cabe así dedicar en cambio cierta atención a temas que enlazan con matices de Zoogeografía ecológica, en los que consumí tiempo en su día y que también justifican mi dedicación más reciente a problemas de Fenología, que pretendo y espero puedan parecer sugerentes para tareas ordenadoras del territorio.

3. ALGUNOS ASPECTOS DE ZOOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA ABORDADOS

Los organismos sólo pueden residir en un lugar si su valencia ecológica (conjunto de recursos bióticos propios y por tanto específicos que permiten la sobrevivencia de los representantes de la referida especie) no entra en conflicto con el ambiente general de dicho lugar.

Animales y plantas resultan así indicadores vivos de las características ambientales. Su distribución y presencia manifiestan hasta cierto punto la uniformidad y similitud de tales características o bien una combinación similar y equilibrada de ellas, compatible con la presencia de los primeros.

Recapitulando aspectos anotados bajo el anterior título 2, cabe recoger los siguientes puntos:

- La valencia ecológica de una especie determinada en su ambiente constituye un problema ecológico. Su conocimiento es así condición necesaria para la interpretación causal de un área geográfica, cuyo estudio es una finalidad de la Biogeografía.
- Las especies de valencia ecológica estricta y limitada variabilidad genética se relacionan con biotopos muy concretos; cabe calificarlas de especies viejas y reciben también el calificativo de estenotópicas o estenócoras, debido a su área reducida, y suelen ser propias de comunidades muy maduras, de climas más bien constantes y que han permanecido así, con tales características, durante mucho tiempo.
- Las euritópicas o eurícoras, también designadas como “plásticas” por Margalef, en cambio, suelen estar en expansión explosiva, son heterogéneas en sus recursos genéticos y por lo tanto jóvenes, capaces de diferenciación o atomización subespecífica, e irrumpen en comunidades escasamente maduras o atravesando etapas de sucesión; por esta razón suelen proceder de territorios con amplias oscilaciones climáticas y que sufren climas revolucionarios, áreas caracterizadas por su extraordinario dinamismo.

- Es difícil calificar con seguridad a una especie de real euritópica o plástica, pues algunas (sobre todo las distribuidas en áreas disyuntas) han podido ya diferenciar subespecies (indiferenciadas morfológicamente), pero poseyendo ya distinta valencia ecológica. Las especies de amplia distribución con frecuencia diferencian poblaciones con distinta valencia ecológica en su área límite. Hasta tal punto que la de los machos puede ser distinta de la de las hembras.

Uno de los problemas más importantes de la Zoogeografía ecológica es investigar las adaptaciones y, de ellas, las compatibles entre soma y germen. Cada proceso observado o simplemente intuido merece confirmación experimental. Ni qué decir tiene, la expresión vituperante en contra de la experimentación de laboratorio que antes se ha formulado no debe considerarse al pie de la letra, ni de manera tajante. Al contrario, las comprobaciones —a veces precedidas de experimentos largos— sobre la capacidad de reacción de las especies en laboratorio, ante las variables ambientales, proporcionan siempre datos útiles, en ocasiones de aproximada pero directa aplicación a ciertas escalas de trabajo. Cuando menos sugieren el apoyo de ciertas interpretaciones del medio natural, donde se desarrolla el ciclo vital de los animales considerados. En general, la práctica enseña que es una buena medida apoyarse —constante y sucesivamente— en ambos resultados, si bien también es verdad que conviene ser cauto en el uso y abuso de las extrapolaciones.

Conviene así reiterar que las posibilidades de experimentar de forma relativamente sofisticada, objetivo de la Ecofisiología, ofrecen hoy a la interpretación de los resultados un posible grado de certeza, contrastando con las antiguas deducciones de la Biogeografía histórica, de antigua necesaria incertidumbre, a la vez que permiten tenerla en cuenta en un contexto, más razonable y coherente, sin embargo dedicando atención tradicional a las homologías de toda índole, ecológica y morfológica.

Cabe ahora dedicar atención a algunos ejemplos, quizás los más sencillos que se han visto en el transcurso de mi propia tarea investigadora, todos ellos no obstante referidos a la incidencia de los factores geofísicos y su manifestación en la actividad de las especies animales estudiadas en el medio natural.

Sin duda alguna las investigaciones tuvieron que focalizarse con medios —infraestructurales y financieros— acusadamente limitados. Convendrá advertir una vez más que buena parte de ellas se refieren a especies plásticas que permiten hasta cierto punto generalizar y extrapolar resultados obtenidos en muestras de poblaciones reducidas, tanto en número de ejemplares como en el espacio geográfico.

A. Estudio del ciclo de insectos

Se ha expuesto ya un ensayo de cálculo de área para una de las especies (el pulgón de la vid), con apoyo en límites preferentemente representativos de la evolución de la temperatura. Queda ahora dedicar atención a cómo la evolución estacional de dicho fac-

tor importante incide en el ciclo vital de la especie. Para ello será necesario establecer algunos principios de partida.

Los animales ectotermos residentes en zona templada alternan un periodo de actividad en época favorable, dedicado a la multiplicación, con otro de reposo. En especies de ámbito centroeuropeo, el de actividad suele transcurrir durante las estaciones de días largos, con temperaturas más benignas; cuando éstas cesan, hibernan o invernán (PHILLIPS *et al.*), es decir, ora entran en una simple quiescencia en abrigo, ora preparando todo un proceso llamado por extensión “diapausa”, al cual el ritmo de la luz en días cortos no sería del todo ajeno y se sumaría al descenso de la temperatura. Tal diapausa supone una serie de transformaciones internas de distinta intensidad y capacidad de respuesta al influjo del medio físico externo –sobre todo en las especies univoltinas, siguiendo estrategias de la *K* en cuanto a su tasa de multiplicación⁹–; por eso suele hablarse de *diapausa obligada* y *diapausa facultativa* (v. también PHILLIPS), muy típicas y con variados comportamientos en lepidópteros del Altoaragón, estudiados descriptivamente por Palanca.

No ocurre lo mismo con muchas especies típicamente mediterráneas y concretamente también representadas en Aragón, que reposan durante los días largos, más áridos, o sea que *estivan*. Dichas especies en la franja mediterránea sur son activas en invierno sin soluciones de continuidad. En la franja mediterránea norte, en cambio, cuando se producen heladas, entran en simple *quiescencia*, interrumpiendo la reproducción, que prosiguen cuando la benignidad se recupera, y aprovechando así ambos periodos equinociales de otoño y primavera, sin duda los más húmedos en nuestras latitudes. Se citarán oportunamente, al hablar de Fenología. Dichas especies suelen ser más tolerantes con las temperaturas bajas durante la reproducción que las centroeuropeas y sus límites máximos de actividad son también más bajos, lo cual resulta paradójico pero explicable, al comparar con los límites de sus áreas de distribución.

En cuanto al periodo de actividad, dedicaré exclusiva referencia a la temperatura. La incidencia de la humedad y la precipitación, también consideradas (BALCELLS, 1954a), prolongaría excesivamente la exposición.

En la fase de actividad, sobre todo, la temperatura es un factor incidente importante, puesto que es una medida del calor a disposición de un sistema (DEL BARRIO, 1990). Sin duda alguna, el “sumatorio integral” de toda la temperatura, es decir de “todos los grados” suministrados a dicho sistema durante un periodo, daría una idea aceptable de la cantidad de calor disponible durante el referido intervalo. El valor numérico de esta cantidad se calcula como el producto de la temperatura del aire en grados centígrados y el tiempo en días u horas. En la práctica se suele apoyar en valores de las temperaturas medias diarias y por ello la integral térmica se expresa generalmente en grados/día.

⁹ Las univoltinas darían una sola generación por año o temporada, en contra de las bi y polivoltinas, capaces de rápida multiplicación e invasión (estrategia de la *r*), entre las que estarían las que suelen manifestarse en plaga o epidemia. V. sobre este punto la nota 5.

Cabe también admitir que la temperatura ambiente es el factor que principalmente incide en la duración del desarrollo de los organismos ectotermos, sobre todo cuando las otras variables, tales como humedad y disponibilidad de alimentos, dan abasto a las necesidades imprescindibles del agente plaga. En tales circunstancias, cabe buscar ajuste a una variada serie de funciones de correlación, entre la duración de las diversas fases del ciclo biológico y los condicionantes térmicos (temperatura media diaria). Quizás la más popular –pues permite una interpretación más clara de sus constantes– sería la hipérbola de Blunk y Bodenheiner, la cual si bien presenta el inconveniente de que no tiene en cuenta los umbrales máximos, disminuyendo el crecimiento (como en cambio podría ocurrir empleando un ajuste catenario más engorroso), tiene la ventaja de que es el único ajuste que incorpora un umbral térmico asintótico, por debajo del cual, teóricamente al menos, no se produciría crecimiento, manifestando así unos cálculos de aproximación aceptables. (Sobre diversos aspectos del método, v. BALCELLS, 1954a).

Los datos obtenidos para *Haltica ampelophaga*, especie que se manifiesta en plaga, habrían permitido calcular el número de generaciones teóricas en cada lugar, elaborando previamente un mapa de isotermas, para territorios mediterráneos, referido a la temperatura media reinante, ora en seis meses benignos (183 días), ora en nueve (inicio de la primavera al fin del otoño, periodo de 275 días), estos últimos en la franja meridional de la costa mediterránea (v. BALCELLS, 1954b). Dicho mapa sería complemento del referido a áreas. Considerando en ambos casos meses benignos aquellos cuya media fuera superior a 7°C, valor aproximado (exactamente 7'6°C) del umbral térmico calculado referido a la iniciación de la actividad.

Para hacerse cargo del método, cabrá añadir que la hipérbola de Bodenheiner resulta de la ecuación:

$$D(T - c) = K;$$

o sea, que el producto de los días (D) –que dura el ciclo entero, de puestas a madurez sexual en una generación– multiplicado por el número de grados de temperatura (T) por encima del valor umbral en que no se produce desarrollo (T - c), en nuestro caso c = 7'6°C, es siempre igual a una constante K, la cual tras el ajuste equivale a 714 en el caso que nos ocupa. Lo dicho, como cabe deducir de la fórmula, equivale a concluir que a 8'6°C, es decir un grado por encima del umbral, la duración teórica del ciclo de una generación sería de 714 días.

Recíprocamente, con un periodo de 9 meses con temperaturas benignas (275 días), correspondería a la isoterma de 10'196°C para que se produjera una generación, puesto que:

$$275T - 275 \times 7'6 = 714; \text{ de donde } T = 10'2^\circ\text{C}$$

Igualmente, con un periodo de 183 días (6 meses), correspondería a la isoterma de 11'5°C una generación, puesto que:

$$183T - 183 \times 7'6 = 714; \text{ de donde } T = 11'5^\circ\text{C}$$

Con apoyo así en dichas isotermas se podrían fijar en un mapa territorios con el número teórico de generaciones de la especie indicada.

Igualmente que en situaciones anteriores, cabrían correcciones con respecto a la altitud, averiguando el incremento en metros para que se produzca una generación menos que la señalada, teniendo en cuenta una disminución de 1°C por cada 180 m.

En el primer caso, de promedios de 9 meses (275 días), se requiere un incremento de $T - c = 2^{\circ}6^{\circ}\text{C}$, dando lugar a una generación más, luego $2^{\circ}6^{\circ} \times 180 \text{ m} = 468 \text{ m}$ más disminuyen en una generación. Con el mismo razonamiento, por 183 días (6 meses), un incremento de $11^{\circ}5^{\circ}\text{C} - 7^{\circ}6^{\circ}\text{C} = 3^{\circ}9^{\circ}\text{C}$ dará una generación más, luego: $180 \times 3^{\circ}9^{\circ} = 702 \text{ m}$ de altitud supondría una generación menos que la señalada en el mapa.

Otro aspecto correctivo que implicaría el apoyo en la hipérbola se refiere a los máximos de temperatura soportables por el insecto, no deducibles con apoyo en tal correlación, requiriendo así pruebas experimentales directas en laboratorio. Varias de ellas habrían permitido deducir su resistencia a -10°C , pero sólo menos de 24 h. La máxima en cambio no rebasaría los $33^{\circ}5^{\circ}\text{C}$. Sin embargo, mientras están activos en laboratorio, al término de la invernación, se alimentan y copulan a 8°C (y por lo tanto así en las proximidades del umbral crítico); cesan de poner sometidos a una oscilación diaria de 28°C a 35°C .

Sin duda alguna, no obstante, las cinco generaciones se sucedieron en el laboratorio de Barcelona, donde inician temprano la actividad primaveral en marzo y la prosiguen hasta noviembre. Indudablemente, pese a que no se disponía entonces de calefacción y refrigeradores, el abrigo bajo techo evitó muchas oscilaciones respecto a cielo abierto que luego se comentarán. De todas formas, entre mediados de marzo y mediados de noviembre, el promedio de temperatura superó –pero sin tantas oscilaciones como en el exterior– los 20°C . Sin embargo dichas temperaturas promedio de 9 meses, o la de 27°C que exigiría la de 6, de acuerdo con los cálculos que anteceden, sólo se producen en territorios foráneos al isoclima mediterráneo meridional, ya más bien de modalidad subdesértica y carácter continental, donde desde luego la vid no se cultiva y donde forzosamente aparecerían máximos estivales que imposibilitarían la continuidad en la puesta y, seguramente, someterían a los animales a una quiescencia estival obligada. Las cinco generaciones a cielo abierto sólo serían potenciales y podrían sólo aparecer en condiciones de invernadero en territorios a mayor latitud. Éste sería un importante punto corrector a tener en cuenta ante las previsiones y extrapolaciones teóricas del mapa. Cabe en cambio admitir el máximo de 4 en el litoral andaluz, donde la plaga se conoce desde la Edad Media –mencionada en “Las Partidas” de Alfonso X el Sabio– y en África del Norte, donde ocasionó daños importantes a fines del siglo XIX y probablemente los causaría en el Próximo Oriente, de alcanzarlo.

Pero además hay otro punto que corta su ciclo a final del verano a cielo abierto que importa comentar. Indican recientemente Phillips *et al.* que en muchos insectos que presentan diapausa estacional sólo facultativa es el fotoperiodo preferentemente (y no la

temperatura) la señal primaria que incitaría a la iniciación de dicho lapso estacional de reposo. Su cese, en cambio, al iniciarse la estación vegetativa, está controlado por la temperatura. Algo así podría ocurrir con *Haltica l. ampelophaga*, limitando todavía más su continuidad en la producción de generaciones, una vez rebasado el periodo de días largos; no obstante, el problema es algo más complicado y si bien el efecto es el mismo cabría que la causa estuviera más bien en la cantidad de calor recibida.

Se había observado ya desde tiempo relativamente antiguo que el cese de puestas en otoño a cielo abierto se produce con valores de temperatura media superiores a los de iniciación de la puesta en primavera. Dicha circunstancia supondría quizás más causas frenadoras en la productividad estacional teórica calculada con apoyo en datos de temperatura media, efecto del ritmo luz/oscuridad que incita al cese reproductor y a la diapausa.

La interpretación del hecho es sin duda más compleja. Por un lado, no parecen existir diferencias de causa generacional entre los animales criados al principio de la estación benigna con los evolucionados en pleno verano, puesto que la detención de puestas tiene lugar en unos y otros al mismo tiempo y se comprobó, además, que invernan animales de las dos procedencias. Se pensó a continuación en cambios en el alimento debidos a la evolución estacional de la vid; sin embargo, tal circunstancia incidente no era admisible, puesto que a mayor temperatura promedio en laboratorio los animales alimentados con igual fuente recolectada en el campo seguían produciendo con normalidad y, por otro lado, el ritmo diurno y las horas de sol eran los mismos. Si algunas diferencias había consistían en que en el laboratorio, si bien poco, no sólo se mitigaban la máximas diarias estivales sino que también se atenuaban acusadamente las mínimas, ya frescas en el exterior durante la noche del otoño.

El tiempo dedicado a la actividad a cielo abierto había permitido comprobar que el periodo había sido suficiente para tres generaciones (mediados de abril al 20 de septiembre), mientras en el laboratorio la actividad de los invernantes se había iniciado antes de marzo (temperaturas medias con valores superiores más tempranas) y luego se prolongó hasta noviembre (en pleno otoño), lo cual suponía un periodo con valores medios suficientes para el desarrollo de cinco generaciones. En ambos ámbitos —campo y laboratorio—, las puestas se iniciaron en un mes con temperaturas medias muy próximas, oscilando entre 15°C y 16°C, y en ambos también terminaron en meses cuya media osciló entre 20°C y 22°C. Si bien dichas diferencias son apreciables acortando el ciclo evaluado con las temperaturas medias, cabe también no atribuirlo al ritmo de la luz, o por lo menos adjudicárselo por entero de forma directa, puesto que tal ritmo en campo y laboratorio en cambio fue el mismo.

Más bien cabría tener en cuenta lo siguiente: la temperatura es un índice de la cantidad de calor recibida por el insecto. Sin embargo, los valores medios diarios utilizados para su medida corresponden a la media aritmética simple entre la máxima y la mínima y no tienen en cuenta que en primavera (día largo), con más horas de sol eficaz (puesto que además en Barcelona llueve menos que en otoño), el insecto, disfrutando de la misma

media calculada, recibe más calor que en otoño, momento en que las noches son más largas y los días suelen estar cubiertos en el NE español y el calor recibido por tanto es menor. Cabe así tener en cuenta las referidas posibilidades ante la conclusión inicial recogida en la publicación de Phillips y colab., interpretación que ya tiene no obstante en cuenta una cierta integración entre el calor y los ritmos lumínicos para explicar la entrada en la diapausa de otoño. Cabe aplicar, pero al contrario, lo que ocurre en aquellas especies cuya actividad y reproducción se desarrolla en el transcurso de la estación fría de días cortos, respecto al inicio de la estivación durante días largos¹⁰.

Sea como fuere, los cálculos apoyados en los datos de laboratorio, si bien permiten una interpretación quizás aceptable y básica del comportamiento, ofrecen sin duda limitaciones y la observación directa en el campo resulta una logística imprescindible, correctora del comportamiento teórico intuido, sobre todo cuando se trata de situaciones extremas.

B. Aplicaciones al estudio de anfibios de montaña

Años más tarde, la dedicación al estudio de los medios montanos despertó cierto interés por aplicar metodología semejante al estudio de los vertebrados ectotermos. Elegí la rana bermeja (*Rana temporaria*), especie en nuestro país de distribución disyunta, ausente del paisaje mediterráneo, pero bien representada desde dominios higrófilos de baja montaña a la altitud alpina y fácil de observar y seguir su ciclo de crecimiento una vez localizados los biotopos de reproducción y desarrollo. Además, como también indican Phillips y colab., los anfibios —entre los vertebrados— tienen escasamente desarrollado el “sentido” del fotoperiodo; más sujetos por lo tanto a las incidencias de la temperatura, se muestran como material de notable interés fenológico (v. BALCELLS, 1956b, 1957a, 1957b, 1976a, 1976b; ESPAÑOL y BALCELLS, 1965), siendo su actividad un buen índice del tiempo bonancible.

De acuerdo con datos obtenidos en laboratorio, la ecuación de la hipérbola sería $D(T - 7'64) = 531$. Indicaría así que la rana bermeja podría completar su periodo de crecimiento en 365 días con una temperatura media global de 9°C, o bien hacerlo en 90 días con medias de 13'5°C. Sin embargo los referidos datos, si bien estarían de acuerdo con las observaciones, en que la mayoría de los adultos suelen despertar en celo con valores máximos de 8°C, tales valores no serían extrapolables a las temperaturas medias deducidas de una cabina meteorológica. Tanto para los insectos, como para la especie que

¹⁰ Cabría así intuir cierta influencia directa de otras fuentes energéticas; sin embargo, también es verdad que la oscilación anual de horas de insolación, en zona no tropical, puede influir a través de la cantidad de calor recibido al término de una jornada. Así, una misma máxima en periodo de días largos proporciona más calor diario que en días cortos, momentos en que las mínimas prolongadas tendrán mayor incidencia. De hecho, la cantidad de calor recibida con un mismo valor promedio, entre máxima y mínima puntuales, no supone igual energía recibida en primavera que en otoño.

comentamos, suele intentarse la correlación con un máximo número de comprobaciones en estufa o laboratorio, con objeto de disponer de un máximo también de frecuencias o pares de valores para realizar el cálculo de las constantes de la hipérbola con mayor ajuste. No obstante, dichos valores están más próximos a la realidad microclimática de la especie que el ámbito global de las temperaturas obtenidas para una localidad. De ahí que el propio Bodenheimer averiguara en ocasiones las referidas constantes con sólo dos pares de valores, resultado, ora de comprobar la duración del ciclo de desarrollo en plena naturaleza en dos lugares alejados, ora en el mismo lugar, pero tomando datos de años con evolución climática estacional distinta.

Para nuestra rana bermeja sobre todo tener en cuenta esas diferencias es sumamente importante al extrapolar, pues sin duda el régimen de temperatura en los biotopos hídricos donde desova, se desarrollan embriones y crecen renacuajos es muy diferente que al aire libre y por lo tanto tales temperaturas se alejan mucho de las señaladas en periodo parejo dentro de una cabina meteorológica. Observaciones sobre la duración del desarrollo en biotopos naturales, de acuerdo con datos de cabina próxima, posibilitarían la obtención de valores sumamente distintos, como los siguientes:

$$D(T - 0'60) = 883,$$

lo que quizás nos permitiría teorizar sobre su posible expansión a territorios donde la temperatura media fuera de:

10'4°C durante 90 días,

7'95°C durante 120 días,

6'5°C durante 150 días,

3'2°C durante 365 días.

No obstante, el último valor referido se hallaría todavía bastante lejos del señalado por la isoterma anual que dibujaría su límite septentrional (=2°C) y quizás también con sus menciones en la altitud de los Alpes. Tanto en un sitio como en otro debe tenerse en cuenta la continentalidad en las oscilaciones. Así, la temperatura media anual en países de elevada latitud puede alcanzar en periodo de días largos valores suficientemente elevados y duraderos en el medio hídrico para que el ciclo se cumpla. Sin embargo y además, los renacuajos también son capaces de invernar en el fondo de las charcas, donde la temperatura permanecería por encima de 0°C, terminando así su ciclo al año siguiente. Sin embargo, el referido comportamiento no es fácil de conseguir en la mayoría de los biotopos pirenaicos de puesta, poco profundos y muchos de los cuales se secan durante veranos de frecuente déficit hídrico estival, situaciones en que sólo logran la metamorfosis aquellos efectivos que la alcanzan en tres meses¹¹. De ahí que sean raras las citas de

¹¹ En cambio, sí son capaces de superar la referida situación los renacuajos de sapo partero durante muchos años, pues, tanto en verano como en invierno, sobreviven en lodo casi seco, volviendo luego a la superficie para alimentarse, cuando las precipitaciones convectivas estivales corrigen la situación de sequía o bien cesa el frío invernal.

Rana temporaria sobre sustratos calizos, muy influidos por la acción de viejo desarrollo cárstico. En cambio, *Rana temporaria* deviene más frecuente sobre sustrato ácido, hallando en los ibones sobre todo, pero también en los tremedales y charcas de excavación por nevero, mejor defensa contra la eventual sequía estival –por mencionar sólo un ejemplo posible, pero que a la vez explicaría la ausencia de la especie en altitud pirenaica en que parecería posible–.

Gracias a estudios realizados por MIKULSKI (1938), se conoce además que la oscilación diaria de temperatura, mientras no rebase el umbral inferior de 2°C, acelera el desarrollo de embriones y renacuajos respecto a aquellos sometidos a temperaturas medias equivalentes en régimen constante; situación que, pese a la función reguladora y atenuadora de las oscilaciones de temperatura del aire en el medio hídrico, se acercaría mucho más a la realidad bajo cielo abierto, de forma que, en la realidad del medio natural y a cielo abierto, la naturaleza hostil acicata el desarrollo de los seres vivos a límites paradójicos. Quizás los resultados de Mikulski apoyarían otras conclusiones de mayor interés general: las bajas temperaturas, al mismo tiempo que reducen la actividad alimentaria durante la noche, también producirían cierto sopor o quiescencia en los seres vivos ectotermos, reduciendo –de alguna forma– las pérdidas por consumo respiratorio.

La adaptación de las metodologías empleadas en insectos al estudio de los vertebrados ectotermos presentaría así un paralelo interés, incluso cuando se trata de especies de ciclo estacional univoltino. Pese a las precauciones necesarias ante objetivos de extrapolación y las excepciones destacadas en ambos ejemplos –coleópteros de recursos genéticos plásticos y la rana de montaña–, si bien la aplicación de las constantes de la hipérbola de sumación térmica aplicada al crecimiento no debe exagerarse en cuanto a su valor preciso, sí parece un útil instrumento para examinar la incidencia de ciertos factores ecológicos, sobre todo en ambientes de montaña, donde la restricción del periodo benigno para el cumplimiento del ciclo vegetativo alcanza “altos valores de brevedad”.

Cabe destacar así, finalmente, la incidencia compleja de la temperatura en el ciclo de los seres vivos y cómo se manifiesta tanto ante situaciones experimentales de gabinete como a cielo abierto. Cabría así y ahora demostrar cómo la observación de los efectos de las fases bióticas críticas permite recíprocamente deducir la evolución de los factores ambientales en el lugar de observación.

4. OBSERVACIONES FENOLÓGICAS Y EVOLUCIÓN INTERANUAL DEL CLIMA EN UNA LOCALIDAD

Hasta aquí se ha dedicado atención al estudio de la incidencia de los factores climáticos –singularmente la temperatura– en el ciclo vital de los seres vivos, sobre todo en animales. Cabe recordar que para su estudio se ha señalado la importancia de alternar expe-

rimentos de laboratorio con observaciones sobre el terreno y a cielo abierto. La Fenología se apoya principalmente en dicha observación de campo pura y simple, pero no desdén tampoco los datos experimentales para interpretar más certeramente aquélla.

Cabe así ocuparse del problema recíproco, es decir, cómo las observaciones fenológicas, en definitiva respuesta de los seres vivos a la evolución estacional del clima, informan sobre las características de este último y las alteraciones interanuales de su promedio a nivel local. En dicho contexto cabe comentar dos aspectos a continuación.

A. *La presencia/ausencia de concretos recursos bióticos*

Antes de interpretar los datos utilizados típicamente en Fenología, conviene fijarse en el mismo hecho de la presencia/ausencia de una especie, y más si su área es amplia pero de cierta distribución disyunta, para orientarse así sobre el clima reinante en la localidad¹². Buena parte de los ejemplos elegidos se refieren a los anfibios. Así, en la Cordillera pirenaica la rana de llanura o común alcanza desde la tierra llana a cotas de montaña media, sobre todo en el dominio del pinar mesófilo (por ejemplo a 1.200 m s/M en San Juan de la Peña), acompañada de tritones y, entre ellos, el jaspeado (*Triturus marmoratus*), especie esta última de urodelo que alcanza más bien su óptimo a nivel submediterráneo de montaña baja, en paisaje de cajicar. La rana bermeja (*R. temporaria*), en cambio, se ha mostrado incapaz de responder positivamente a su instalación artificial en dominio del pinar mesófilo –junto a rana común y tritón jaspeado–, mientras aparece, pero escasa, en el dominio del robledal higrófilo (a 1.100 m s/M y hasta a cotas más bajas en los Pirineos atlánticos y territorio influido por el Cantábrico), pero ascendiendo luego, a través de niveles montanos húmedos, hasta alcanzar los tremedales e ibones alpinos. Tal circunstancia permitiría confirmar que la citada rana de montaña admite el clima del fresco robledal higrófilo y el bosque mixto axil, mientras no resiste en comprobaciones experimentales temperaturas de 25°C continuadas más allá de 24 horas, lo que podría explicar su ausencia de la montaña media mesófila, de ambiente estival cálido y seco, y todavía menos a nivel submediterráneo y más bajo del cajicar. En las charcas del robledal húmedo se ha comprobado en cambio, coincidiendo con la rana común, en los mismos biotopos de celo y desove. Tal circunstancia permitiría concluir que tales parajes con rana común gozan de cierta mayor benignidad, si bien no excesiva, puesto que la rana bermeja en cambio, para la correcta maduración en medio anaerobio de sus productos sexuales, requiere periodos invernales relativamente largos (alrededor de un mes), con temperaturas próximas a los 0°C que sortea aletargada y sin apenas consumo respiratorio.

En las charcas donde coinciden, el desove de ambas especies está separado por un largo periodo primaveral, quizás superior a los dos meses. La rana común es tardía en el

¹² A propósito de lo indicado cabe recordar una frase relativamente feliz de Mueller: “Las características de los paisajes y regiones y la evolución de los animales que residen, son factores que se influyen e iluminan mutuamente”.

celo, mientras la montana o bermeja es una de las especies más tempranas, índice así del inicio de la primavera, junto a la floración también primeriza de *Tussilago farfara* (uña de caballo), abundante pionera de los desmontes de pista¹³.

B. Las incidencias de la evolución estacional del tiempo atmosférico sobre el ciclo biológico

Sin embargo, prescindiendo del valor indicativo de la presencia de una especie, la Fenología —como es bien sabido— va más allá y se apoya en la manifestación de periodos críticos del ciclo vital. Los animales que más se prestan a la observación son también anfibios, diurnos en su actividad, alrededor de la reproducción y durante el desarrollo. También son muy utilizadas las aves migrantes, que prestan eficaz apoyo a los mapas de isofenas publicados periódicamente por el Instituto de Meteorología (=llegada de la golondrina); lo son algo menos los reptiles, en cambio de acentuada actividad diurna, y también algunos insectos, sobre todo los de hábito eurícoro (mariposas de la col), frecuentes y también productores de plagas.

Sin embargo, es también imprescindible recurrir a la observación de las plantas —sobre todo las vasculares—, seres vivos fijados al suelo y por lo tanto más dependientes de su entorno que los animales, cuya movilidad a veces dificulta su observación pues les permite elegir —si bien sólo casi siempre— adecuados refugios.

Plantas y animales tempranos son en primer lugar útiles para detectar la llegada de la estación benigna; en ambos casos, la acumulación de datos durante periodos largos —y más cuando los observatorios fenológicos coinciden con cabinas de registro meteorológico— resulta de sumo interés, tanto para la detección de las “veleidades” interanuales de la primavera, como hoy en día para controlar el posible “cambio climático”. Los dos ejemplos de rana bermeja y uña de caballo, en montaña media y las cotas bajas de la alta, resultan útiles. Las lagartijas, en cambio, también son sumamente tempranas y más frecuentes; su inicio de actividad en altitud, sobre rocas, puede ser anterior al 21 de marzo, como así también ocurre con las víboras y el azafrán vernal¹⁴. Sin embargo, tales observaciones ofrecen menos interés en nuestros Pirineos aragoneses, que sufren nevadas tardías y posteriores a la floración prevernal y alcanzan máximos de innivación en primavera, prolongándose a veces hasta junio, lo que da así al traste con el ciclo de las especies y lo compromete tangiblemente muchos años: “esfuerzo vano, el primerizo, ante un ámbito hostil e imprevisible”.

¹³ En Gredos en cambio, si bien se ha mencionado, no existe o es muy escasa. No obstante, otra rana parda, *R. iberica*, coexiste con la rana de llano hasta los 1.940 m s/M, en la vertiente norte.

¹⁴ Sin embargo, en ciertas cumbres pirenaicas puede coincidir más de una especie y resulta difícil su determinación sobre el terreno. Además, como recuerda MARTÍNEZ-RICA (1977), animales poiquilotermos como los reptiles, especialmente, poseen mecanismos ecológicos capaces de mantener su temperatura interna, si bien dentro de estrechos límites; se comportarían, así, como homeotermos incipientes.

Las aves no migrantes ofrecen muchos ejemplos de anuncio “prevernal” de la primavera. Así ocurre con las cardelinas y los verdecillos, que “fríen” incansables denunciando el prematuro celo y la posesión del territorio antes de iniciar la nidificación, mientras la de los verderones serranos tiene lugar en montaña media (y no en altitud) en primaveras frías (PEDROCCHI, 1987). También ocurre así con la melodía cansina emitida muy temprano por los carboneros. Sin embargo, las aves, como buenos homeotermos, poseen mayor independencia de la temperatura ambiental y su canto en celo –más acorde con el ritmo de la luz– puede ser indiferente al inicio de la benignidad. No ocurre así con las migrantes, la mayoría de ellas insectívoras y que dependen de dichos recursos tróficos, así que ora adelantan, ora retrasan la llegada o el paso –en altitud y latitud– según la abundancia y actividad de tales poiquilotermos de que se nutren. Alimoche, vencejo, golondrina, avión común, ruiseñor y cuco permiten una amplia gama que indica las bonanzas sucesivas y las etapas de su progreso durante la estación benigna, según la altitud y la sucesiva seriación del progreso de la primavera. Sin embargo, las aves tempranas en celo sufren a veces graves errores. Nevadas tardías, que frenan la utilización de los parajes próximos para la captura de alimento, obligan a los adultos que se hallan incubando al alejamiento de su nido, con lo que los huevos se enfrían o los polluelos mueren, convirtiendo la primera nidada en un fracaso.

Dichos retrocesos de las bonanzas también afectan, por lo general, a los anfibios semanas más tarde, una vez iniciada la verdadera estación bonancible. Se intercalan así agudos descensos de temperatura, cortando abruptamente la benignidad iniciada, que sólo se recupera días más tarde, con un siguiente periodo de buen tiempo, al que puede suceder otra “ola de frío”. Según la altitud, tales alteraciones del proceso de benignidad inciden en el desove de las poblaciones de *Rana temporaria* que residen en un mismo biotopo. Si en un periodo de corta bonanza, que suele coincidir con temporales de fina lluvia o nieve, la máxima diaria alcanza los 8°C y las mínimas nocturnas con tiempo cubierto no descienden a 0°C, es posible que cese el letargo en una pequeña parte tolerante de la población o afecte la bonanza sólo a los ejemplares menos resguardados, desencadenándose su desove. Con el retroceso de la bonanza puede cesar el desove del resto, que se reanuda bajo la próxima bonanza y así, hasta tres veces se ha observado en algunos biotopos de las laderas de El Formigal de Tena, en el transcurso de ciertas primaveras azarosas, alternando heladas (a veces con atmósfera despejada), seguidas de días cubiertos y precipitaciones nivosas ligeras (v. BALCELLS, 1976). En días sucesivos y a veces hasta muy avanzada la estación favorable, tales incidentes en olas de frío se traducen semanas más tarde, al considerar el diverso grado de desarrollo de embriones en huevos y renacuajos, en el biotopo de puesta. Las poblaciones animales acumulan así dicha memoria informativa, posteriormente diagnosticable, hasta bien entrado el verano y traducible en el distinto tamaño o avance de las fases larvianas acuáticas de ciertas especies.

En otros casos, el seguimiento del desove de *Rana temporaria* a distintas altitudes permite calcular una cierta correlación entre las fechas de puesta, a medida de la llegada sucesiva de las bonanzas a distintas cotas. Tal correlación mediante datos acumulados

durante varios años puede autorizar ciertas predicciones (mediante previo cálculo de correlaciones) en años posteriores sobre el inicio de la primavera en pastos altos, a juzgar por lo ocurrido dos a cuatro meses antes en el fondo de los valles a menores cotas, en que de costumbre el desove es más precoz.

En otros casos y sobre todo en años de invierno benigno, como lo fue excepcionalmente 1990, es posible diagnosticar efectos intercalados del topoclima. Así se comprueban retrasos en el fondo de las depresiones respecto a laderas solanas, debidos a fenómenos de inversión térmica que se recogen en el siguiente cuadro:

Fondo del valle de Tena	1.050 m s/M	1. ^a puesta el 26-II-1990
Ladera solana de El Formigal	1.450 m s/M	1. ^a puesta el 22-II-1990
Fondo del Ara, junto a Torla	1.000 m s/M	1. ^a puesta el 13-III-1990
Fuente de las Cucharetas (en Santa Elena de Torla)	1.220 m s/M	1. ^a puesta el 12-II-1990
San Nicolás de Bujaruelo	1.380 m s/M	1. ^a puesta el 10-II-1990
Camino de Ordiso (valle de Bujaruelo)	1.450 m s/M	1. ^a puesta el 10-II-1990

Como puede verse, el desove del fondo de Tena, sombreado por las moles calizas de las sierras de Telera y Tendeñera, llevó un retraso de cuatro días respecto al de ladera solana 400 m s/M más arriba. Igualmente el desove se produjo junto al Ara medio en Torla con un mes de retraso sobre biotopos 300 y 450 m s/M más elevados en la cuenca alta¹⁵.

La sombra proyectada por los acantilados calizos en sierras longitudinales al eje de la Cordillera es responsable de muchos retrasos vegetativos, produciéndose la brotación con mayor uniformidad interanual por causa de las relatadas veleidades topoclimáticas, que traducen, en buena medida y acusado contraste, tanto la vegetación como la actividad de los animales.

Sin embargo, las observaciones fenológicas no sólo son abundantes en la fase inicial del ciclo vegetativo. También traducen la sequía acumulada y el calor del verano. Cabe así recordar cómo la hierba apareció ya de color pardo y ocre desde fines de julio en los puertos de Góriz durante el verano de 1988, al que siguió un amarilleo intenso durante el otoño. En 1989, en cambio, el pasto seguía verde hasta bien entrado octubre. Paralelamente, en septiembre de 1988 era escasa la variedad de hongos fructificados en el pinar subalpino, contrastando con la explosiva diversidad del año siguiente en las cumbres meridionales de los acantilados de Ordesa.

¹⁵ DEL BARRIO (1990) comenta ya hasta qué punto el fondo de las depresiones funciona con independencia estacional respecto a las laderas y cumbres.

Sin embargo, conviene también añadir que no todos los seres vivos en Aragón se reproducen en verano; al contrario, los hay que reposan en dicha época. Animales y plantas del área mediterránea, como numerosas labiadas aromáticas y entre ellas el romero y los animales que las depredan, entran en aparente diapausa en la época calurosa y seca y en cambio se reproducen a temperaturas más bajas que otros seres vivos de origen centroeuropeo; aprovechan para ello las precipitaciones invernales. El romero florece, junto al Cinca y al Ara bajo, aprovechando las lluvias de pleno invierno (fines de enero a muy avanzado marzo); en verano, en cambio, se incrementa su concentración en terpenos (es mucho más aromático) y seguramente dicho cambio influye en la floración por incidencias en la savia¹⁶. También algunos de sus depredadores siguen un ciclo paralelo (v. BALCELLS, 1955 y 1975, y también DICENTA y BALCELLS).

Ciertas especies del tipo últimamente indicado, que inician la reproducción a fines de otoño, pero más tolerantes, se prestan a múltiples y duraderas informaciones, tanto referidas al régimen climático durante la estación adversa como al influjo del topoclima, como asimismo conservando rastros informativos y recapitulativos de la evolución del clima en meses anteriores. Una de ellas es el heleboro fétido, planta ranunculácea vascular, de distribución mediterráneo-occidental (quizás más bien "atlántica"), que alcanza los Países Bajos, Italia y África del Norte y que es frecuente en España; en Aragón se la encuentra al menos desde niveles meso-mediterráneos de carrascal, hasta alcanzar los 2.150 m s/M, en las solanas de Nerín, sobre el valle de Vio, en la cumbre de los acantilados que bordean Ordesa por el sur. Pese a que es una planta que pasa muy desapercibida, llama la atención —a partir de otoño— su escapo floral, parecido a una alcachofa y de color verde tierno, contrastando con el conjunto del resto de la vegetación, donde dominan colores pajizos.

Suele brotar en septiembre a bajas cotas y algo más tarde en sus límites de altitud. En zona baja, cuando brota el escapo, suele haber perdido por dehiscencia el seco del año anterior, tras la diseminación de las semillas. En altitud lo conserva seco hasta muy avanzada la estación adversa, indicando que la bonanza primaveral, más tardía, ha incidido en el retraso de la maduración estival de los frutos. En el transcurso del otoño, el invierno y la siguiente primavera, el escapo aprovecha las bonanzas para progresar en la reproducción. Tales circunstancias suelen darse con frecuencia todos los años a nivel de montaña media (en laderas solanas) y baja, no parece que se produzcan interrupciones tangibles en el desarrollo; los frutos maduran en primavera y el escapo seca y cae durante el verano. Los ejemplares ubicados en el fondo de depresiones umbrosas acusan, ciertos años, la inversión térmica en otoño y primera mitad del invierno, deteniendo tangiblemente el desarrollo del escapo y acusando la helada en las hojas, que pudren y secan cuando han sido afectadas por la niebla y la escarcha de las depresiones, de las que se libran las laderas solanas. Dichas diferencias se observan en el escapo, que permanece sin abrirse en

¹⁶ BALCELLS (1988) menciona bibliografía sobre dicho punto, en gran parte debida a la escuela sevillana de Ecología. V. también BALCELLS y GIL-PELEGRÍN, en este mismo volumen.

los fondos, de manera similar al de los pies situados en cotas altas, donde los efectos de la altitud impiden el progreso del ciclo que, en cambio, avanza en laderas solanas bajas.

En primavera, la planta de las depresiones gana el tiempo perdido, florece y fructifica y alcanza el verano con la apariencia de los pies de ladera media solana. En altitud, si el año no es frío (p. ej. 1989-90), sus hojas enrojecen a lo sumo, pero no pudren; sin embargo, la recuperación primaveral es siempre muy lenta, la fructificación culmina avanzado el estío y el escapo viejo no suele desprenderse antes de la brotación del nuevo.

El comportamiento de la planta revela una vez más las diferencias topoclimáticas, como ocurría con el desove de rana bermeja.

Sin embargo, también las plantas de heleboro conservan la información acumulada, cuando los años son fríos, a todos los niveles, manifestando enrojecimiento de hojas y eventualmente de escapo en laderas solanas; hojas con efectos de helada (secas) en fondos y cumbres altas. Si el frío ha sido general y agudo (1990-91), no sólo las hojas pudren, sino que el mismo escapo presenta manchas pardas, efecto de la helada en sus brotes tiernos; tales efectos son tangibles largo tiempo, lo que permite reconstruir posteriormente, durante la estación benigna, las veleidades de la estación adversa.

C. Conclusiones sobre el interés de la Fenología

Las observaciones fenológicas permiten así descubrir la evolución del clima local, indicando el inicio de la primavera en la localidad, lo mismo que la evolución posterior y hasta los avatares del invierno, traducidos por la actividad de los seres vivos. Por otro lado, cálculos de correlación repetidos durante años podrían predecir, comprobando el comportamiento anual en ladera baja, las probables fechas de la iniciación de la primavera en altitud, augurando mayor o menor producción de la hierba en pastos altos. También la traducción de sus diferencias según el relieve. Por último, guardando durante la estación benigna rastros de los avatares en meses anteriores.

Cabe ahora destacar el apoyo de tales observaciones en la detección del clima local, sugiriendo además la necesidad de profundizar en algunas de sus vicisitudes ante los proyectos de ordenación territorial.

5. INTERÉS DE LOS DATOS FENOLÓGICOS ANTE LA ORDENACIÓN DEL TERRITORIO

Tener en cuenta los recursos climáticos es un importante tema ante programas de ordenación territorial y sin duda su interés va mucho más allá que el simple relleno de un trámite de pura exigencia administrativa. Tal recomendación es útil a toda suerte de niveles logísticos. Tanto los referidos a estructuras de apoyo, que alcanzan al empleo de materiales y forma adecuados en la construcción, trazado selectivo de vías públicas, sosten de taludes y pendientes, ordenación de parques y jardines y apoyo de servicios, como

también los aspectos más funcionales de gestión territorial extensiva. Todos ellos debiendo tener muy en cuenta la incidencia de la continentalidad climática y su alcance, modificando la evolución estacional del tiempo atmosférico y la frecuencia de sus incidentes. El clima continental de Aragón, que crea un entorno ecológicamente “revolucionario”, es el causante de mantener biocenosis (“asociaciones permanentes”) apartadas de la clímax local, resultando por lo tanto un campo abonado para el mantenimiento de recursos bióticos jóvenes, de gran heterogeneidad genética, capaces de sobrevivir ante las referidas oscilaciones interanuales del medio y adaptarse en su producción, alternando su presencia explosiva (saltamontes en alta montaña) con periodos de acusada rarefacción, por su lado, típico, de biocenosis inestables y relativamente simples en etapa sucesional.

Los estudios climáticos previos exigidos suelen condenarse con frecuencia al rango de simple formalidad, ignorando luego su interés práctico de apoyo. La falta de recuerdo conduce a situaciones anecdóticas, a veces un tanto chocantes. Se han observado así intentos de setos en los jardines del Pirineo axil, apoyados en especies tan mediterráneas como el romero, planta que tiende en su área propia a la floración invernal, como ya se ha indicado.

Sin embargo, no siempre los efectos son de índole tan trivial como los del ejemplo elegido. Se ha expuesto ya cómo el clima incide en la prosperidad de los seres vivos de forma contundente y, en cambio, el acierto en la promoción de una biocenosis adecuada para sujetar un talud puede, no sólo evitar una catástrofe ocasional, sino también elevadas, ulteriores e inoportunas inversiones y, muchas veces, ambas cosas. En tales situaciones, la ecología coincidiría con intereses económicos, justificando la creación de empresas con tales fines, si bien a veces no pertinentemente preparadas.

Las observaciones fenológicas en pleno campo, no sólo permiten evaluar el impacto climático local —sustituyendo la ausencia de observatorios suficientes—, sino que, como acaba de indicarse, advierten y sugieren la necesidad de profundizar en el estudio de los datos orientativos proporcionados por los observatorios meteorológicos. Suele ocurrir que el apoyo en simples promedios es sólo significativo para ámbitos costeros, junto a la acción reguladora del mar sobre el clima; o bien en Europa centro-occidental, donde, por razones similares de penetración en ausencia de relieves importantes, la evolución estacional suele ser repetitiva año tras año. Sin embargo, las situaciones suelen ser muy distintas tanto en el centro de los continentes —grandes o pequeños— como en territorios montañosos y donde quiera que la acción de los macizos suponga contrastes climáticos acusados, a barlovento y sotavento, de los frentes lluviosos. El simple apoyo en los datos promedio de territorios de esa índole es muchas veces una pura falacia, hasta tal punto que rara vez se produce una evolución estacional del tiempo atmosférico semejante a la indicada por los referidos valores medios.

Así lo hemos comprobado recientemente con el estudio de los ocho años de observaciones meteorológicas del refugio de Góriz (BALCELLS y GIL), que ha revelado, por un lado, el carácter sorprendentemente estepario frío del clima y donde, por otra parte, sólo

en dos de los ocho años la distribución de las precipitaciones estivales –alterando el déficit hídrico puesto de manifiesto con apoyo en otros datos registrados por el muy completo observatorio mencionado– incidía en su distribución mensual, haciéndola aun sólo similar al referido promedio.

El ligero máximo pluviométrico de otoño, aparente también en Góriz, sobre el de primavera es también falaz y fruto de raros diluvios tempestuosos de origen levantino, registrados sólo en dos de los ocho años estudiados; mientras en los seis restantes, si algo caracteriza al otoño, es la prolongación de la sequía finiestival; la que incide, a veces temprano, en el color pardo de la hierba en puertos desde fines de julio en adelante; sequía causante también a veces –cuando se prolonga– del color también pardo de los mismos bojés de la ladera baja (1988) y de la asimismo escasa presencia de hongos fructificados en los pinares subalpinos y bosques de montaña media higrófila y mesófila.

Dichas circunstancias probables justificarían las normativas gestoras aplicadas por el hombre desde tiempo inmemorial que, a veces, tienta calificar –con cierta ligereza– de inéptas y por lo tanto inadaptadas y susceptibles de mejora. El hombre –sobre todo el autóctono–, si bien desconocía los datos meteorológicos y tampoco entendía de promedios, actuaba muchas veces *fenológicamente*, como los restantes seres vivos, gracias a la información acumulada, que permite evitar los cálculos. Resulta así importante revisar en profundidad el tema de la evolución climática interanual, antes de proponer cambios en la gestión, reflexionar con apoyo en los datos interanuales aislados sobre las causas que permitan explicarla.

Con José CREUS (1985), pusimos de manifiesto el contraste de la productividad biótica a niveles similares de altitud, en Alpes y Pirineos, explicando las causas de las diferencias, sorprendentemente favorables a los Alpes, ocupando un territorio geográfico de más de cinco grados de superior latitud. Mientras en los macizos europeos el centeno produce una cosecha en cinco meses, tarda trece en los Pirineos centro-orientales. Mientras en los puertos alpinos es posible fabricar queso ordeñando vacas bien alimentadas con apoyo en la siega de los pastos próximos a 2.000 m s/M, rara vez la referida dalla es factible en los Pirineos a cotas sensiblemente más bajas y aun sólo en aquellos parajes donde incide la precipitación atlántica de primavera.

Dicho contraste cabe atribuirlo a los recursos climáticos, diferentes y desfavorables a la altitud pirenaica. Así, mientras en los Alpes es sensiblemente mayor la duración del día en el transcurso de las estaciones de días largos (primavera y verano), el cielo suele estar cubierto durante las horas de luz protegiendo a las plantas de todo exceso; nubes que proporcionan ligeras precipitaciones nivosas al amanecer, asegurando la humedad imprescindible y fertilizante; el frío nocturno, en cambio, aminora el consumo respiratorio por probable letargo. La situación es diferente en la altitud pirenaica similar, sobre todo la expuesta al mediodía mediterráneo: el exceso de sol, “en el que somos ricos”, y por tanto de luz, la sequía y el calor rebasan el óptimo asimilatorio, incrementando el consiguiente consumo respiratorio. No deja de ser irónica contradicción que nuestra riqueza en sol sea la causa principal de nuestra mayor pobreza en producción.

En los dos ejemplos últimamente expuestos cabe deducir dos cosas: la necesaria atención al estudio profundo de los recursos climáticos y, por otro lado, la fenología y la observación de los seres vivos, que a veces resulta un índice del clima y lo detecta, sugiriendo la búsqueda de interpretaciones adecuadas y, cuando no, el oportuno aviso directo sobre la distribución de los mencionados recursos geofísicos, sobre todo en localidades exentas de observatorios próximos.

Cabe así resumir –con apoyo en los ejemplos anteriormente expuestos– los diversos aspectos informativos que puede cubrir la observación fenológica a nivel de localidad:

- Permite apreciar la variabilidad interanual y, muy concretamente, aquella referida al inicio de la primavera, manifestada en la floración y la actividad de animales tempranos en la reproducción. A este punto tangible cabe añadir las ulteriores matizaciones diferentes de la evolución del clima en el resto del año.
- Se obtienen así índices de frecuencia en la evolución anual, informando de forma realista sobre el ajuste de los promedios.
- Permite apreciar contrastes y alteraciones de índole topoclimática.
- En algunas especies se conserva memoria informativa durante largos periodos de la evolución estacional del clima, de forma que pueden reconstruirse retrospectivamente las incidencias ya pasadas.
- El adelantamiento de la actividad en ladera baja permite –tras años de experiencia– hallar correlaciones predictivas sobre sus secuelas en la evolución de los recursos en zona elevada, incidiendo en su aprovechamiento estival.
- El conjunto de datos permite explicar las limitaciones a la producción del territorio y evaluar logísticas de sus aprovechamientos.

Este último aspecto, más que los anteriores, nos lleva a una primera reflexión práctica de índole regional. No es fácil utilizar y ordenar un territorio como el aragonés, pertrechado de recursos geofísicos que tanto varían en el espacio y en el tiempo y que se manifiestan de carácter evolutivo totalmente impredecible. A Aragón, mejor que a otros territorios de nuestro “pequeño continente” ibérico, le cabe adjudicarse el calificativo de territorio ecológicamente “revolucionario” (en el sentido empleado por el canadiense Danserau) y sin duda los aragoneses lo saben bien. No es posible que caigan inadvertidamente en el sueño especulativo de la lechera de la conocida fábula, la cual, feliz, echaba sus cuentas optimistas antes de derramar la “herrada” de leche que transportaba sobre su cabeza.

La consideración de los recursos climáticos ante la ordenación del territorio merece muy profundas reflexiones, antes de su adecuada distribución de usos y después de un esfuerzo considerable de estudio, apoyado en un intenso realismo y en el conocimiento de la variabilidad interanual. Llamar la atención sobre el referido punto parece justificar las líneas que anteceden. Así, la referida información imprescindible para la ordenación de un medio difícil y adverso cabría concretarla en una frase como la siguiente: “para ser ricos algún día, es necesario que sepamos que somos pobres y exactamente por qué lo somos”.

No quisiera terminar sin una segunda reflexión dirigida a los educadores en general. Sin duda alguna, los territorios con tal carácter ecológico "revolucionario" suelen conservar recursos bióticos genéticamente jóvenes, saludables y capaces de sobrevivir y manio-
brar, en definitiva de crecerse ante las dificultades y reaccionar ágilmente ante ellas. No parece equivocado hacer extensible tal carácter a los recursos humanos de Aragón. Su situación merece apoyo directo. Invitado amablemente por la Asociación Aragonesa de Médicos Pediatras a su reunión en Torla en octubre de 1989, tuve ocasión de insistir sobre los valores educativos y complementarios para la salud del niño urbano. Precisamente los que podían suponer la frecuencia y conocimiento del medio natural y sobre todo del montano. Destaqué un primer tema: la adquisición de vivencias sobre fenómenos de la vida silvestre, aspecto en el que los observatorios y observadores fenológicos pueden jugar una función guía de importante matiz educativo; en segundo puesto, adquirir experiencia sobre las manifestaciones fenomenológicas de un mundo hostil y, en último pero principal lugar, reconocer el esfuerzo grande que suponía para el hombre autóctono residir en la montaña y vivir de sus recursos.

Jaca, julio de 1991.

6. PUBLICACIONES CITADAS

- BALCELLS, E., 1952. Datos sobre parásitos de *Heliotropum europaeum* L., en Barcelona. *P. Inst. Biol. Apl.*, 11: 125-139, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1953. Estudio biológico de *Haltica lythri* subespecie *ampelophaga*, Guerin-Meneville (*Col. Halticinae*). *P. Inst. Biol. Apl.*, 14: 5-14, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1954a. Estudio ecológico de *Haltica lythri* subespecie *ampelophaga*, Guerin-Meneville (*Col. Halticinae*). *P. Inst. Biol. Apl.*, 17: 5-37, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1954b. Sobre la distribución geográfica de *Haltica lythri* subespecie *ampelophaga*, Guerin-Meneville (*Col. Halticinae*). *P. Inst. Biol. Apl.*, 18: 5-41, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1955. Estudio ecológico de *Chrysolina* (= *Chrysomela americana*), Linné (*Col. Chrysomelinae*). *Bull. Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 31(8), Bruselas.
- BALCELLS, E., 1956a. Revisión crítica de orientaciones actuales y métodos en Zoogeografía. *P. Inst. Biol. Apl.*, 22: 5-28, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1956b. Estudio morfológico, biológico y ecológico de *Rana temporaria*. *P. Inst. Biol. Apl.*, 24: 81-121, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1957a. Datos para el estudio del ciclo biológico de *Rana temporaria* L. del Pirineo. *Pirineos*, 13(43-46): 327-346, Zaragoza.
- BALCELLS, E., 1957b. Elementos nórdicos en el poblamiento de la cumbre del Montseny. *P. Inst. Biol. Apl.*, 26: 123-126, Barcelona.
- BALCELLS, E., 1975. Algunos aspectos biológicos y ecológicos de crisomélidos (insectos, coleópteros) defoliadores de plantas montaraces en territorios mediterráneos. *Ann. Inst. Bot. Cavanilles*, 32(2): 557-572, Madrid.
- BALCELLS, E., 1976a. Événements dans le cycle biologique et caractères écologiques et éthologiques de *Rana temporaria* dans le versant méridional des Pyrénées. *Bull. de la Soc. Zool. de France*, 100(4): 692, Paris.

- BALCELLS, E., 1976b. Observaciones sobre el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa. *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 7(2): 55-154, Jaca.
- BALCELLS, E., 1988. La transformación de tierras ligadas al bosque en montaña y regiones en pendiente. Comunicación presentada al *Atelier sur l'Agriculture et la transformation des terres dans le Bassin Méditerranéen, Montpellier, 13-17 juin 1988*. Comité Français du SCOPE.
- BALCELLS, E., 1991. Discurso pronunciado por el nuevo doctor. *Ceremonial para la investidura como doctores "Honoris Causa" por la Universidad de Zaragoza de cuatro profesores, 16 de mayo de 1991*: 27-35. Caesar Augustanae. Studium Generale Civitas.
- BALCELLS, E. y GIL-PELEGRÍN, E., 1992. Consideraciones fenológicas de las biocenosis de altitud en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, acompañadas y apoyadas mediante estudio preliminar de los datos meteorológicos obtenidos desde 1981 a 1989 en el observatorio de Góriz (véanse en este mismo volumen, las pp. 71-204).
- BARRIO, G. DEL, 1990. El régimen térmico estacional en alta montaña. In: J.M. GARCÍA-RUIZ: *Geología de las Áreas de montaña*: 115-143. Geoforma Ediciones, Logroño.
- BERGHAUS, H., 1892. *Berghaus' Phisikalischer Atlas*. Dritte Aufgabe Gotha; Justus Perthes. 75 Karten.
- BLONDEL, J. y HUC, R., 1978. Atlas des oiseaux nicheurs de France et Biogéographie écologique. *Alauda*, 46(2): 107-129, Paris.
- BLONDEL, J., 1986. *Biogeografía y Ecología*. 190 pp. Edit. Academia, S.L., León.
- BLONDEL, J., 1987. From biogeography to life history theory: a multimathematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *Journal of Biogeography*, 14: 405-422.
- CREUS, J. y BALCELLS, E., 1986. Reflexiones sobre los límites altitudinales de las residencias humanas permanentes en el Alto Pirineo Aragonés. *Pirineos*. Notas y Comunicaciones, 127: 153-174, Jaca.
- DICENTA, A. y BALCELLS, E., 1963. Notas ecológicas: *Chrysolina (=Chrysomela) banksi* F. (*Col. Chrysomelinae*). *Graellsia*, 20(1-3): 111-117, Madrid.
- ESPAÑOL, P. y BALCELLS, E., 1965. Animales del Montseny. *San Jorge*, 55-56: 38-55, Barcelona.
- GUIART, J., 1934. Climatographie des maladies. In: PIERY, M., *Traité de Climatologie Biologique et Médicale*: 1.045-1.070, Paris.
- HESSE, R.; ALLEE, W.C. & SCHMIDT, K.P., 1937. *Ecological animal Geography. An authorized, rewritten edition based on Tiergeographie auf oekologischer Grundlage*. 597 pp. John Wiley and Sons, Inc. New-York. Chapman and Hall, Limited, London.
- MARGALEF, R., 1955. Temperatura, dimensiones y evolución. *P. Inst. Biol. Apl.*, 19: 13-94, Barcelona.
- MARGALEF, R., 1959. Ecología, Biogeografía y Evolución. *Revista de la Universidad de Madrid*, 8(29-31): 220-273, Madrid.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. 951 pp. Ed. Omega, S.A., Barcelona.
- MARTÍNEZ-RICA, J.P., 1974. Contribución al estudio de la Biología de los gecónidos ibéricos (*Rept. Sauria*). *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 5: 7-304, Jaca.
- MARTÍNEZ-RICA, J.P., 1977. Observaciones ecológicas en *Lacerta monticola bonnali*, Lantz en el Pirineo español. *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 8: 103-122, Jaca.

- MARTÍNEZ-RICA, J.P., 1979. Los anfibios del Alto Aragón: Un ensayo de Corología. *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 10: 7-47, Jaca.
- MIKULSKI, J.S., 1938. Experimental studies in thermal ecology of developing eggs of some amphibians (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*). *Ac. Polonaise des Sciences et des Lettres. Sér. B.* 2: 23-45, Cracovie.
- MUELLER, P., 1979. *Introducción a la Zoogeografía*, 232 pp. Ed. Blume, Barcelona.
- PALANCA, A., 1987. *Aspectos faunísticos y ecológicos de lepidópteros altoaragoneses*. 317 pp. Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología, 2, Jaca.
- PEDROCCHI, C., 1987. *Fauna ornítica del Alto Aragón occidental*. 225 pp. Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología, 1, Jaca.
- PHILLIPS, J.G. *et al.*, 1976. *Fisiología ecológica*, 248 pp. Ed. Blume, Madrid.
- QUILIS, M., 1934 (1940). Cálculo de las fajas isocondicionales y de las líneas de máximo desarrollo para los insectos. *VI Congreso Internacional de Entomología*, 2: 447-454, Madrid.
- SORRE, M., 1943. *Les fondements biologiques de la Géographie humaine (Essai d'une Écologie de l'homme)*. 442 pp. Librairie Armand Colin, Paris.