

La vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco

Legenda del mapa de series de vegetación a escala 1:50.000

Coordinación:
Javier Loidi

Autores:
Javier Loidi
Idoia Biurrun
Juan Antonio Campos
Itziar García-Mijangos
Mercedes Herrera



Laboratorio de Botánica, Depto. de Biología Vegetal y Ecología,
Facultad de Ciencia y Tecnología. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibersitatea

EUSKO JAURLARITZA



GOBIERNO VASCO

INGURUMEN, LURRALDE PLANGINTZA,
NEKAZARITZA ETA ARRATZA SAILA

DEPARTAMENTO DE MEDIO AMBIENTE
PLANIFICACIÓN TERRITORIAL, AGRICULTURA Y PESCA

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibersitatea

Título: "La vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Leyenda del mapa de series de vegetación a escala 1:50.000"
Autores: Loidi, Javier; Biurrun, Idoia; Campos, Juan Antonio; García-Mijangos, Itziar & Herrera, Mercedes
Edición Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea
ISBN: 978-84-694-4731-4
2011

Esta libro se debe citar de la siguiente manera/This book should be cited as:

Loidi, J., Biurrun, I., Campos, J.A., García-Mijangos, I. & Herrera, M. 2011. La vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Leyenda del mapa de series de vegetación a escala 1:50.000. Ed. Universidad del País Vasco (edición electrónica).

SUMARIO



Marco geográfico. El medio físico	7
Situación, extensión y límites	7
Estructura, morfología y relieve	8
Rasgos generales de los Pirineos	8
Los Montes Vasco-Cantábricos	9
1. Los Montes Vascos (arco plegado vasco)	10
2. Las montañas y depresiones de la Navarra media occidental, Álava y norte de Burgos	11
La depresión del Ebro	12
Los cambios de la vegetación en el tiempo: paleogeobotánica o geobotánica histórica	14
Introducción. Las glaciaciones del Cuaternario	14
La vegetación de Europa en el Terciario	20
El tránsito Plioceno-Pleistoceno y el Pleistoceno antiguo	21
El Pleistoceno medio y reciente	23
El Tardiglaciario y el Holoceno	25
La expansión de <i>Fagus sylvatica</i> en el Holoceno	29
La Península Ibérica	30
El clima actual del la Comunidad Autónoma del País Vasco y regiones limítrofes	33
El régimen climático general del territorio noribérico	33
La ubicación geográfica	33
Centros de acción	34
Altas presiones	34
Bajas presiones	34
Las masas de aire	34
Los frentes y las corrientes principales	34
El contexto geográfico	35
La clasificación bioclimática	37
El paisaje vegetal a través de las unidades bioclimáticas: macroclimas, bioclimas y pisos bioclimáticos	41
El macroclima Templado	41
Piso Termotemplado (Termocolino)	42
Piso Mesotemplado (Colino)	42
Piso Supratemplado (Montano)	43
El macroclima Mediterráneo	44
Piso Mesomediterráneo	44
Piso Supramediterráneo	44
Biogeografía	46
Biogeografía: definición y concepto	46
Corionomía	47
Biogeografía del norte-centro de la Península Ibérica	48

Descripción y caracterización de las principales unidades biogeográficas.....	50
Provincia Atlántica Europea.....	50
Subprovincia Cantabroatlántica.....	50
Sector Cántabro-Vascónico.....	50
Distrito Santanderino-Vizcaino.....	50
Distrito Vascónico Oriental.....	51
Distrito Navarro-Alavés.....	51
Provincia Mediterránea Ibérica Central.....	52
Subprovincia Oroibérica.....	52
Sector Castellano Cantábrico.....	52
Subprovincia Bajoaragonesa.....	53
Sector Riojano.....	53
Flora de la CAPV y territorios limítrofes.....	54
1. La flora eurosiberiana.....	54
1.1. Especies boreo-álpicas-pirenaicas.....	55
1.2. Especies orófilas europeas de amplia distribución.....	55
1.3. Especies europeas templadas.....	56
1.4. Especies submediterráneas.....	57
1.5. Especies atlánticas.....	57
1.6. Especies atlántico-macaronésico-pantropicales.....	59
1.7. Especies cantábricas.....	59
1.8. Especies pirenaicas.....	60
1.9. Especies pirenaico-cantábricas.....	60
2. La flora mediterránea.....	61
2.1. Especies de amplia distribución en la Región Mediterránea.....	62
2.1.1. Especies de amplio rango altitudinal.....	62
2.1.2. Especies de tendencia termófila.....	63
2.1.3. Especies de tendencia orófila (orófitos circunmediterráneos).....	63
2.2. Especies de la flora endémica y subendémica de la Península Ibérica.....	63
2.2.1. Especies de amplia distribución.....	64
2.2.2. Especies ibérico-occidentales.....	64
2.2.3. Especies ibérico-orientales.....	64
2.2.3.1. de amplio rango altitudinal.....	65
2.2.3.2. central-ibéricas.....	65
2.2.3.3. termófilas.....	66
3. La flora endémica.....	66
Series, Geoseries y Geopermaseries de Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco.....	68
Los cambios de la vegetación en escala temporal reducida: dinamismo y sucesión. Concepto de Serie, Geoserie y Geopermaserie de Vegetación.....	68
Algunas teorías y modelos sobre los mecanismos de la sucesión.....	68
Clasificación de la sucesión.....	71
Conceptos básicos en sucesión.....	71
Estrategias de las plantas en relación con la sucesión.....	76
Serie, Geoserie y Geopermaserie de vegetación.....	78
Series climatófilas y temporihigrófilas.....	84
1. SERIE OROCANTABROATLÁNTICA NEUTROBASÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (<i>Carici sylvaticae-Fago sylvaticae sigmetum</i>).....	84
2. SERIE OROCANTABROATLÁNTICA E IBÉRICA SERRANA SUBMESOFÍTICA NEUTRÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (<i>Epipactido helleborines-Fago sylvaticae sigmetum</i>).....	90
3. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA ACIDÓFILA Y NEUTRO-ACIDÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (<i>Saxifrago hirsutae-Fago</i>	

<i>sylvaticae sigmetum</i>).....	92
4. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PEDUNCULADOS (<i>Hyperico pulchri-Quercu roboris sigmetum</i>).....	98
5. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA DE LOS BOSQUES DE ROBLES ALBARES (<i>Pulmonario longifoliae-Quercu petraeae sigmetum</i>).....	104
6. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA ACIDÓFILA DE LOS BOSQUES DE ROBLES MELOJOS (<i>Melampyro pratensis-Quercu pyrenicae sigmetum</i>).....	106
7. SERIE ASTURIANO-VASCÓNICA DE LOS BOSQUES DE FRESNOS EXCELSOS Y ROBLES (<i>Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris sigmetum</i>).....	110
8. SERIE NAVARRO-ALAVESA TEMPORIHIGRÓFILA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PEDUNCULADOS (<i>Crataego laevigatae-Quercu roboris sigmetum</i>).....	118
9. SERIE NAVARRO-ALAVESA Y CÁNTABRA MERIDIONAL DE LOS BOSQUES DE QUEJIGOS IBÉRICOS (<i>Pulmonario longifoliae-Quercu fagineae sigmetum</i>).....	120
10. SERIE PIRENAICA OCCIDENTAL Y NAVARRO-ALAVESA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PUBESCENTES (<i>Roso arvensis-Quercu pubescentis sigmetum</i>).....	124
11. SERIE CASTELLANO CANTÁBRICA, RIOJANA Y CAMERANA DE LOS BOSQUES DE QUEJIGOS IBÉRICOS (<i>Spiraeo obovatae-Quercu fagineae sigmetum</i>).....	126
12. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA Y OVETENSE DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ILICIFOLIAS (<i>Lauro nobilis-Quercu ilicis sigmetum</i>).....	128
13. SERIE CASTELLANO CANTÁBRICA Y CAMERANA CALCÍCOLA DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ROTUNDIFOLIAS E HÍBRIDAS (<i>Spiraeo obovatae-Quercu rotundifoliae sigmetum</i>).....	133
14. SERIE RIOJANO-ARAGONESA MESOMEDITERRÁNEA DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ROTUNDIFOLIAS (<i>Quercu rotundifoliae sigmetum</i>).....	137
Geoseries fluviales.....	140
15. GEOSERIE FLUVIAL CÁNTABRO-VASCÓNICA SEPTENTRIONAL Y OVETENSE LITORAL DE LOS BOSQUES DE ALISOS (<i>Hyperico androsaemi-Alno glutinosae geosigmetum</i>).....	143
16. GEOSERIE FLUVIAL NAVARRO-ALAVESA Y CÁNTABRA MERIDIONAL DE LOS BOSQUES DE ALISOS (<i>Lonicero xylostei-Alno glutinosae geosigmetum</i>).....	148
17. GEOSERIE FLUVIAL CASTELLANO CANTÁBRICA Y RIOJANA DE LOS BOSQUES DE ALISOS (<i>Humulo lupuli-Alno glutinosae geosigmetum</i>).....	152
Halogeopermaseries (Geopermaseries costeras): los sistemas costeros.....	158
18. Complejo de vegetación de las dunas costeras.....	159
19. Complejo de vegetación de las marismas.....	166
20. Complejo de vegetación de los acantilados costeros.....	175
Saxigeopermaseries (Geopermaseries rupícolas): crestas, acantilados y gleras.....	181
21. Complejos de vegetación de los cantiles y crestones silíceos.....	185
22. Complejos de vegetación de los cantiles y crestones calcáreos.....	185
Higrogeopermaseries (Geopermaseries higrófilas): turberas, charcas y lagunas.....	187
23. Complejo de vegetación de turberas y medios paraturbosos.....	187
24. Complejos de vegetación de charcas y lagunas.....	191
Bibliografía	194

MARCO GEOGRÁFICO. EL MEDIO FÍSICO



SITUACIÓN, EXTENSIÓN Y LÍMITES

El territorio de la Comunidad Autónoma del País Vasco (CAPV) se halla ubicado en el tramo central de la franja septentrional de la Península Ibérica limitando al norte con el mar Cantábrico, al este con Francia y la Comunidad Foral de Navarra, al sur con la Comunidad de La Rioja y al suroeste y oeste con Castilla-León (Burgos) y Cantabria. Su extensión es de 7234 Km², y se divide en tres Territorios Históricos: Álava (3037 Km²), Vizcaya (2217 Km²) y Guipúzcoa (1980 Km²). Se enmar-

ca en las coordenadas 43° 27' 50" (Cabo Matxitxako, Bermeo) y 42° 28' 45" (El Esperal, Laguardia) de latitud N y los 3° 23' (Lanestosa) y 1° 43' (Endarlaza) de longitud W, mientras que su forma, aproximadamente triangular, distribuye los Territorios Históricos en sus tres vértices: Vizcaya se ubica al noroeste, Guipúzcoa al noreste y Álava al sur. Hay dos enclaves de importancia que quedan englobados en territorio de la CAPV: Villaverde de Trucios (Cantabria) en el interior de las Encartaciones de Vizcaya, y el Condado de Treviño (Burgos) en el interior de Álava (Fig. 1).

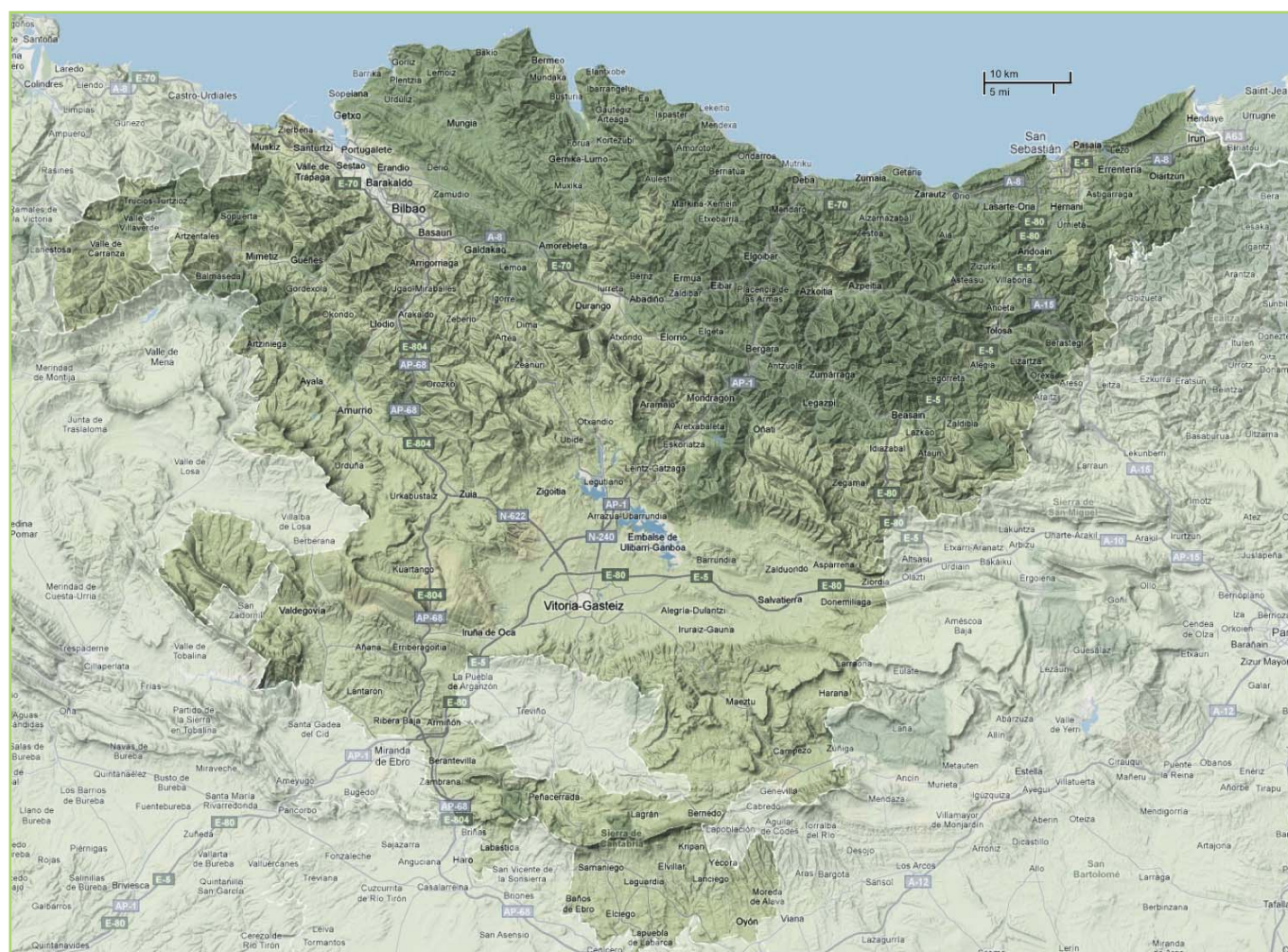


Figura 1. Mapa de la Comunidad Autónoma del País Vasco.

ESTRUCTURA, MORFOLOGÍA Y RELIEVE

En primer término, procederemos a dar una visión general del soporte físico de los ecosistemas terrestres, y por tanto de la vegetación, del territorio, haciendo énfasis en sus aspectos morfológicos y litológicos, cuya importancia en la distribución de las comunidades vegetales es primordial. La información ha sido obtenida principalmente de dos obras generales, editadas por Bosque Maurel & Vilá Valentí (1990) y Gutiérrez Elorza (1994) respectivamente; en ellas hemos consultado principalmente los trabajos de Ugarte (1994), Gutiérrez Elorza & Peña Monné (1994 a y b), Gómez Piñeiro (1990), Floristán, Creus & Ferrer (1990), Ortega Valcárcel (1990) y García-Ruiz & Arnáez (1990). Las cartas geológicas de la Península Ibérica (IGME 1980) y del País Vasco (ITGME 1991) han sido también fuente importante de información para este capítulo. Con objeto de ilustrar este apartado, presentamos una síntesis del mapa geológico en la figura 2.

Aunque el territorio de la CAPV se halla fuera del ámbito estrictamente pirenaico, su estructura y condiciones geológicas están fuertemente influidas por las de este gran macizo, por lo que estimamos pertinente hacer una breve introducción sobre ello. Por lo demás, la CAPV

se halla inmersa en los que denominamos Montes Vasco-Cantábricos, unidad a la que dedicaremos una mayor atención. Por último, se hará un comentario sobre la Depresión del Ebro en la medida en que la Rioja Alavesa participa de esta unidad.

RASGOS GENERALES DE LOS PIRINEOS

Los Pirineos constituyen la formidable barrera que se alinea a lo largo del istmo que une la Península Ibérica y el continente europeo, separando ambos en su nexo de unión. Entre las orillas del Mediterráneo y las del Cantábrico, se extiende a lo largo de 435 Km con una orientación básicamente E-W. Sus altitudes más elevadas se hallan en el sector central, donde varias cumbres superan los 3.300 m, mientras que hacia los extremos tiene lugar un descenso en altitud. Igualmente, la máxima anchura se registra en el tramo aragonés (150 Km), estrechándose hacia los extremos. Desde el punto de vista geológico, los Montes Vasco-Cantábricos pueden considerarse como la prolongación hacia el oeste de la cadena pirenaica; sin embargo, características morfológicas y estructurales están claramente diferenciadas y se consideran, por ello, unidades separadas.

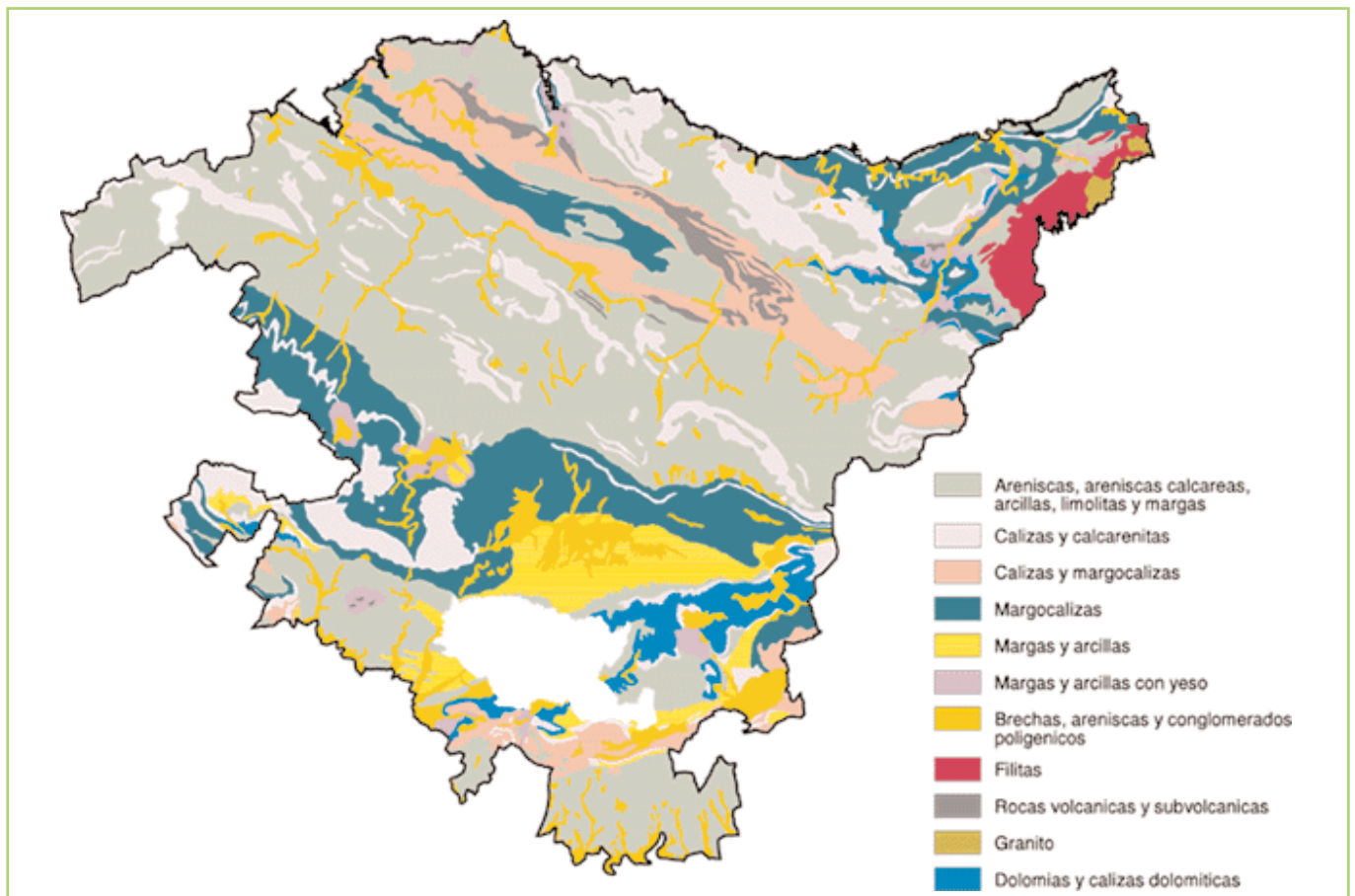


Figura 2. Mapa litológico de la CAPV.

Los Pirineos se vertebran en torno a un eje axial correspondiente al viejo zócalo hercínico, eminentemente paleozoico, orlado por una serie de bandas de materiales más modernos, secundarios y terciarios, que corresponden a la cobertera. Estos últimos constituyen lo que se conoce como Prepirineo.

El plegamiento alpino causó la elevación del zócalo paleozoico, que fue posteriormente denudado de su cobertera mesozoica por la erosión a lo largo del Terciario y Cuaternario. Se compone básicamente de rocas metamórficas y cristalinas que afloran sobre todo en el sector central del Pirineo. En el extremo occidental, este eje paleozoico se va adelgazando hasta hundirse en las inmediaciones de Peña Forca-Acherito, aflorando de nuevo más al oeste en varios macizos aislados (Oroz-Betelu, Alduides-Quinto Real y Cinco Villas). Las pizarras, esquistos, cuarcitas y calizas, con distinto grado de metamorfismo según la influencia de las intrusiones de diques y plutones graníticos (como el de Peñas de Aia), constituyen su litología.

LOS MONTES VASCO-CANTÁBRICOS

El conjunto montañoso, con sus valles y depresiones internas, comprendido entre el Pirineo Occidental y los relieves paleozoicos del Macizo Asturiano, conforma una unidad geológico-fisiográfica que presenta una cierta homogeneidad en sus trazos fundamentales. Su límite oriental se marca por la línea que se puede trazar desde la desembocadura del Bidasoa hasta el encajonamiento del Arga-Arakil en su salida de la Cuenca de Pamplona, marcando la separación entre las Sierras de Andia y El Perdón. Ello incluye las montañas vascas de la franja costera desde el valle del Oria y los tramos exteriores de los del Urumea, Oiartzun y Bidasoa, junto con el macizo de Aralar y la sierra de Andia en Navarra, y excluye los territorios extremos del Pirineo Occidental que se describen en su apartado correspondiente (a pesar de que esta unidad es manifiesta continuación de ellos). El límite occidental se halla en el dominio peri-asturiano, zona donde se manifiesta la influencia del zócalo paleozoico de la Cordillera Cantábrica. Los valles de los ríos Saja, en la vertiente cantábrica, y Ebro, en la mediterránea, sirven para marcar el confín occidental, con inclusión de las tierras bajas del Campoo (Reinosa). El límite meridional, en continuidad con las Sierras Exteriores prepirenaicas, está marcado por una serie de alineaciones que, desde la Sierra de Cantabria-Codes, se prolonga por los Montes Obarenes hasta los páramos norburgaleses de La Mazorra, Masa y La Lora, cerrando por el sur el sector más meridional del Campoo cántabro (Valderredible).

Este conjunto, de altitudes más modestas que las de las

dos grandes cordilleras noribéricas, entre las cuales se encaja y a las que conecta topográficamente, constituye esencialmente una continuación hacia el oeste del sistema pirenaico. Ello se sustenta en la serie de acontecimientos acaecidos desde el Jurásico, entre los que están los relativos a la apertura del Golfo de Vizcaya, a los movimientos, giros y traslaciones de la placa Ibérica con respecto a la placa Europea, a las condiciones sedimentarias en el Cretácico y el Paleogeno y a las particularidades de la tectónica alpina en esta región.

Como una primera aproximación a la descripción geomorfológica del territorio, vamos a dividirlo en dos subunidades de carácter hidrográfico, separadas por la línea divisoria de aguas atlántico-mediterránea.

a) La subunidad cantábrica abarca la franja al norte de la antedicha divisoria desde el Bidasoa hasta el Saja. Se caracteriza por:

- presentar relieves de cabecera del tipo de montaña media, con altitudes que llegan a los 1.500 m en el País Vasco y a los 1.700 m en Cantabria.
- la escasa masividad de las morfoestructuras, que no suelen alcanzar los 500 Km², y su poca distancia del litoral.
- la importancia de las morfoestructuras calizas, que constituyen relieves dominantes, tanto en cabeceras como en interfluvios, y que suelen estar karstificadas.
- el perfil longitudinal de tipo torrencial de las cuencas hidrográficas, entre el 2 y el 3% de pendiente media.
- la modesta extensión de las cuencas, menor de 1.000 Km², excepto la del Nervión-Ibaizabal.
- la red de drenaje en disposición anaclinal, discordante con la estructura geológica, con excepción de la cabecera del Bidasoa, el Butrón y el Ibaizabal.
- el marcado perfil transversal en V de los valles, con pequeñas planas aluviales en los tramos medios y bajos.
- no haber relación entre el perfil longitudinal del talweg principal y el relieve de los interfluvios que separan las cuencas, de modo que el perfil transversal puede ser abrupto hasta la misma costa.
- una morfología costera y litoral básicamente acantilada, que está frecuentemente interrumpida por numerosos entrantes: estuarios, bahías y rías.

b) La subunidad drenada por el Ebro, al sur de la divisoria de aguas, abarca desde los macizos de Cantabria-Codes y Andia, irrigados por las redes del Ega y del Arakil, hasta la cabecera del Ebro en el Campoo. Sus características son:

- los relieves de cabecera son iguales a los de la vertiente cantábrica pero su nivel de base, determinado por el Ebro, está más elevado, variando entre los 700 m de la zona de cabecera y los 280 m de la Ribera Tudelana.

Ello hace que la pendiente del perfil longitudinal de la red de drenaje sea suave ($< 1\%$) y, por ello, poco torrencial.

- La estructura de la red fluvial es discordante con la de las direcciones estructurales, con abundancia de cañones y estrechamientos; algunos tramos, como las cabezas del Ega, del Zadorra o del Ingleses, tiene recorridos paralelos a las alineaciones.
- Frecuencia de relieves kársticos, que pueden alcanzar notable desarrollo e importancia.
- El paisaje está influido, en una alta proporción, por relieves estructurales.
- Los valles presentan un perfil transversal abierto, mucho más amplio que el cantábrico.
- Los materiales dominantes del Cretácico superior son a menudo perforados por diapiros que hacen aflorar margas irisadas, yesos y ofitas del Triásico.

Desde el punto de vista geoestructural, es posible dividir este territorio de los Montes Vasco-Cantábricos en dos unidades: 1. los Montes Vascos, y 2. las montañas y depresiones de la Navarra media, Álava y norte de Burgos.

I. Los Montes Vascos (arco plegado vasco)

Este conjunto arranca desde los macizos paleozoicos del extremo occidental pirenaico y se prolonga hacia el oeste en los surcos de fondo del revestimiento mesozoico hasta el límite costero cántabro-vasco, al oeste de la ría de Bilbao. Abarca los territorios de Guipúzcoa, casi toda Vizcaya, la Álava de vertiente cantábrica y el NW de Navarra, que también se ha considerado como la parte más occidental del Pirineo. El conjunto está conformado por cuatro elementos paralelos que dibujan un arco de dirección NW-SE, de unos 150 Km de longitud y unos 50 de anchura.

a) Monoclinal litoral

Está formado principalmente por las areniscas y el flysch margo-areniscoso eocenos que forman el tramo costero guipuzcoano desde Hondarribia hasta Zumaia. Conforman un relieve en cuesta cuyo dorso forma el acantilado costero y el frente da lugar a una ladera abrupta hacia el corredor San Sebastián-Irún. Los ríos que desembocan en este sector originan estuarios en ocasiones bien desarrollados, como los del Bidasoa, Urumea, Oria y Urola; en otros casos, como el del Oiartzun, la abertura presenta la forma de pasillo estrecho (Pasajes).

b) Surco anticlinal norte o Anticlinorio de Vizcaya

Este surco arranca del macizo de Cinco Villas y se prolonga hasta el cabo Matxitxako. Además de las montañas de este macizo paleozoico (Saioa, Mendaur, Ekaitza,

Peñas de Aia, etc.), esta banda incluye relieves notables como el Ernio (1.072 m), Izarraitz-Erlo (1.026 m), Arno (602 m), Nabarniz (722 m) y Sollube (684 m), los cuales sobresalen en el paisaje a pesar de ser una zona próxima al litoral. La red fluvial atraviesa anaclinalmente las estructuras, formando valles con perfil en V, laderas inclinadas y exiguo desarrollo de la plana aluvial de fondo de valle. Hay alta presencia de calizas que suelen presentar modelado kárstico.

c) Sinclinorio axial o Sinclinorio de Vizcaya

Es una banda de entre 7 y 20 Km de anchura que parte del surco de Ezcurra-Baztán (Elizondo), separador de los macizos paleozoicos de Cinco Villas y Aldudes-Quinto Real, y se continúa hasta la Punta Galea, en la desembocadura del Nervión. Los materiales son predominantemente albienses (Cretácico superior) y terciarios (paleocenos y eocenos); los últimos, correspondientes al núcleo del sinclinorio, afloran en el tramo vizcaino, a partir de Eibar-Ermua. En su tramo intermedio, en las montañas de los interfluvios Urola-Deba y Deba-Artibai (zona de Bergara, Soraluze, Eibar y Urretxu), afloran coladas basálticas que se intercalan entre las margocalizas del Cretácico superior, dando lugar a prominentes y abruptos relieves como Arrate, Karakate, Irukutzeta, Elosumendi e Irmo. Los basaltos corresponden a erupciones submarinas que les confieren un aspecto almohadado (pillow), habiendo sufrido posterior relleno hidrotermal con carbonato cálcico y siendo, por ello, de reacción neutro-básica. La alineación de montañas constituidas por areniscas terciarias va perdiendo altura hacia el noroeste: Urko (791 m), Oiz (1.026 m), Bizkargi (563 m), Berriaga (366 m), Umbe (301 m), etc. El tramo oriental del sinclinorio corresponde al Goierri guipuzcoano (inmediaciones de Zumarraga y Beasain), donde los materiales predominantes corresponden al flysch cretácico superior.

d) Arco anticlinorio externo o Anticlinorio Sur de Vizcaya

Es un amplio pliegue que arranca en el macizo paleozoico de Aldudes-Quinto Real y se prolonga hasta la costa noroccidental vizcaina (montes de Triano y Somorrostro). Gran parte de los cordales que constituyen la divisoria de aguas cantábrico-mediterránea, desde la Navarra noroccidental hasta Vizcaya, están comprendidos en esta unidad. Al este el macizo paleozoico que ya ha sido comentado en el apartado dedicado al Pirineo, presenta la alineación interfluvial del Ortanzurieta-Adisaioa. Los materiales mesozoicos afloran a partir de la Sierra de Aralar (Irumugarrieta 1.427 m), constituida por calizas jurásicas y cretácicas inferiores que presentan un modelado kárstico. El cresterío Aratz (1.442 m)-Aizkorri (1.549 m)-Aloña, que se relaciona con el conjunto de sierras de Elgea, Urkilla y Zaraia conformando un enor-

me macizo que forma la divisoria de aguas en el tramo guipuzcoano-alavés, constituye el siguiente eslabón de la serie. Sus materiales del Aptiense-Albiense (Complejo Urgoniano, Cretácico inferior), se dividen en dos grupos: el de las calizas recifales y calcarenitas y el conjunto de lutitas, areniscas y calizas margosas. Las primeras están sujetas a modelado kárstico y dan lugar a los relieves más prominentes y abruptos, mientras que las segundas forman relieves alomados. Continuando hacia el oeste, el siguiente conjunto es el de la Peñas del Duranguesado (Udalaitz, 1.092 m, Anboto, 1.296 m, Aramotz, Eskubaratz), de similar naturaleza geológica que el anterior. El último macizo de la Divisoria de Aguas correspondiente a este Arco Anticlinorio Externo es el del Gorbea (Lekanda 1.302 m, Aldamin 1.362 m, Gorbea 1.475 m), también formado por materiales urgonianos. El Cretácico inferior se continúa hacia el noroeste hasta alcanzar los límites con Cantabria, con predominio de lutitas, margas y areniscas; estas últimas proporcionan los relieves más prominentes, como el Ganekogorta (998 m) o los Montes de Orduña (Zalama 1.341 m).

El Albiense superior, constituido por las formaciones del Complejo Supraurgoniano dominadas por lutitas, areniscas, conglomerados y calizas en estratos alternantes que conforman una estratificación en flysch, orla estas formaciones al norte y al sur en un amplio halo envolvente. Por el sur la franja se extiende a lo largo de las vertientes meridionales de los cordales de la divisoria de aguas hasta el piedemonte de la Llanada Alavesa, prolongándose por la Tierra de Ayala hasta el sur de las Encartaciones (Balmaseda); por el norte, esta formación se extiende por el valle de Oñate, formando una banda continua hasta Bilbao.

2. Las montañas y depresiones de la Navarra media occidental, Álava y norte de Burgos

Se trata de una unidad que es mera continuación hacia el oeste de la Depresión Media y Sierras Exteriores prepirenaicas, con predominio de los materiales carbonatados o arcillosos; los primeros forman los relieves más sobresalientes y están karstificados en mayor o menor grado, los segundos, fácilmente erosionables, son excavados para formar cubetas y depresiones.

El rosario de cubetas de la Depresión Media se termina hacia el oeste con la Llanada de Álava, comunicada con la Cuenca de Pamplona mediante el Corredor de la Sakana (o Burunda-Arakil), de 34 Km de longitud, con un desnivel inferior al 1%. Ambas se ubican entre los relieves del Anticlinorio Sur de Vizcaya y la cadena montañosa Andia-Urbasa-Montes de Iturrieta-Entzia-Montes de Vitoria, que las cierra nítidamente por el sur.

Estructuralmente se trata de un sinclinorio cuyos relieves han sido desmantelados por la erosión fluvial, correspondiendo los materiales principalmente a margas y margocalizas del Cretácico superior (Turoniense al Campaniense). Hacia el oeste, la Llanada está cerrada por la Sierra de Badaia, que inicia una serie de macizos hacia poniente: Arkamo, Guibijo, Salvada (Aro 1.187 m) y Montes de la Peña (Peñalba 1.243 m); este grupo de sierras conforman un gran relieve en cuesta, en cuyo frente se alojan las depresiones de Orduña (río Nervión), Ayala y de Valle de Mena (río Cadagua), y que luego se prolonga hasta las elevaciones que cierran por el sur la comarca de Espinosa de los Monteros hasta la Merindad de Valdeporres. Dentro de esta cadena, las sierras que hay entre el Puerto de Orduña y el Puerto del Cabrio, toman el relevo a las elevaciones del Anticlinorio Sur de Vizcaya en el cordal divisorio de aguas cantábrico-mediterráneo. En este territorio, los ríos, que fluyen en dirección al sur, excavan una sucesión de valles a expensas de las margas y de las calizas, originando amplias depresiones cuando atraviesan las primeras y angostos desfiladeros o clusas, cuando tallan las segundas. Los relieves en cuesta determinan suaves laderas meridionales y abruptas vertientes norte. Un ejemplo es el contacto entre las sierras de Badaia y Arkamo, que se hace a través de la cluse (o desfiladero) de Subijana tallada por el río Baias, mientras que entre ambas se abre el amplio valle margoso de Kuartango. Los valles de los ríos Zadorra, Baias, Omecillo, Jerea y Trueba se suceden de este a oeste ofreciendo un similar modelo geomorfológico.

Las depresiones de la Llanada de Álava y la Sakana están limitadas por el sur por la importante cadena montañosa que comienza en las hoces del Arakil, que ciñen por el este la Sierra de Andia, y termina con el Zadorra, que forma el boquete de Lapuebla de Arganzón cuando tuerce hacia el sur y se escapa de la llanada alavesa. Este conjunto separa estas depresiones de las de Miranda-Treviño y de la Valdega (Estella), ubicadas, a su vez, entre estas alineaciones y las sierras exteriores (Cantabria-Codes-Montejurra). De este a oeste, el primer grupo se compone de las sierras de Andia (Berriain o San Donato 1.495 m) y Urbasa (1.153 m). Esta última es una meseta flanqueada por farallones calizos que corresponde a un sinclinal colgado vergente hacia el sur. En Álava, la Sierra de Urbasa halla su continuación en la de Entzia (Santa Elena 1.102 m), la cual enlaza con los Montes de Iturrieta, cruzados por el Puerto de Azáceta. Los Montes de Vitoria (Arrieta 998 m, Kapildui 1.180 m), ubicados justo al sur de la capital alavesa, constituyen el final de este encadenamiento.

Entre los Montes de Vitoria y la Sierra de Cantabria se extiende la depresión de Miranda-Treviño, regada por los

ríos Ayuda e Inglares. Al oeste de esta depresión, hay un conjunto de relieves notables producidos por los anticlinales de Sobrón-Lahoz y de Nograro, que dan lugar a las sierras de Arkamo y Bóveda, con cumbres como Vallegull (1.233 m) y Batxikabo (1.173 m).

La Sierra de Cantabria cierra todo este conjunto por el sur, separándolo de la Depresión del Ebro mediante el prominente farallón que levanta en su ladera meridional. Se trata de un pliegue anticlinal fallado y cabalgante hacia el sur sobre el terciario de la Depresión del Ebro. Está constituida por calizas duras del Jurásico y Cretácico que forman este fuerte escarpe de más de 1.000 m de altitud. Las cumbres más elevadas son San Tirso (1.333 m), Cruz del Castillo (1.458), Palomares (1.436 m) y Toloño (1.271 m). Hacia el este se prolonga en la Sierra de Codes (Yoar, 1.414 m) que cierra por el sur la depresión de Santa Cruz de Campezo, y conectada por la pequeña serrezuela de Learza; la alineación alcanza el grupo de Monjardín (890 m), Montejurra (1.045 m) y Monte Eskinza (739 m), que cierran la Valdega (Estellés) por el sur. Hacia el oeste, tras sobreponer la cluse que horada el Ebro a su paso (Conchas de Haro), la continuación se establece con los Montes Obarenes (Humión 1.434 m). Hacia poniente, la alineación se tuerce hacia el norte, adoptando una orientación NW-SE, característica de las sierras de Oña, la Llana, la Tesla (Peña Corba 1.332 m), hasta enlazar con los altiplanos norburgaleses conocidos como páramos: la Mazorra, Villaescusa, Masa y la Lora de la Pata del Cid, cuya altitud ronda los 1.000 m. Entre esta muralla montañosa y los relieves en cuesta que le separan de la depresión de Espinosa de los Monteros, se aloja el sinclinal de Villarcayo-Medina de Pomar, de materiales miocénicos, conglomerados y areniscas, causantes de una morfología aplanada que es recorrida por el río Nela.

El Ebro, proveniente del Campoo cántabro, junto con algunos de sus afluentes norburgaleses, horada varias de estas sierras calizas excavando cañones como los de Valdelateja-Pesquera, Valdenoceda, La Horadada (Trespaderne) o Sobrón.

LA DEPRESIÓN DEL EBRO

Es una vasta unidad de forma triangular encerrada por tres sistemas montañosos: el de los Montes Vasco-Cantábricos y los Pirineos al norte, el Sistema Ibérico por el sur y la Cordillera Costera Catalana por el este. Su ángulo más agudo es el occidental, dando lugar al estrechamiento que presenta la Depresión en sus tramos riojano y navarro; mediante el Corredor de La Bureba se comunica con la Depresión del Duero.

Simultáneamente a la elevación de las cordilleras Ibéricas y Vasco-Pirenaicas por impulso de la orogenia

alpina, se produce el hundimiento del macizo del Ebro que da lugar a la Depresión cuyo relleno terciario está formado por materiales arrancados de las cordilleras que la circundan. Tras la sedimentación marina del Eoceno, con el inicio del plegamiento pirenaico se produce una regresión del mar, que produce, entre otros, los depósitos de sales en Navarra. El final del Eoceno y comienzo del Oligoceno marca el fin de la ocupación marina y el establecimiento de un régimen endorreico que perdura durante buena parte del Terciario, con acumulación constante de aportes continentales. De modo general, en los bordes de la Depresión predominan facies proximales, como conglomerados y areniscas, mientras que más al interior aparecen facies intermedias como areniscas, arcillas e intercalaciones carbonatadas. En las zonas más distales, hacia el centro de la Depresión, domina una sedimentación evaporítica con yesos y sales cloruradas. El techo de la sedimentación terciaria suele estar formado por potentes bancos carbonatados, las "calizas de los páramos", que coronan hoy los relieves de la parte central de la Depresión. Los materiales más antiguos (Paleógeno) presentan claras deformaciones como pliegues y diapiros, mientras que los miocénicos muestran débiles deformaciones y se ordenan en estratos horizontales.

Con el fin del Terciario, la Depresión del Ebro pierde su carácter endorreico y todos estos materiales terciarios son sometidos a una activa erosión que produce un vaciado parcial de la cubeta, a cargo principalmente de la red hidrográfica del Ebro. El relieve actual viene modelado por la acción de dicha red, que ha ido erosionando los sedimentos terciarios a medida que se ha ido jerarquizando. Hay que destacar que en el centro de la Depresión aparecen numerosas depresiones cerradas (cubetas endorreicas) cuyo origen parece deberse bien a procesos de disolución de los yesos o calizas o bien a procesos de deflación eólica.

Entre la zona de las Bardenas y su vértice occidental se halla el tramo riojano-navarro de la Depresión, zona donde ésta se estrecha encajada entre dos alineaciones montañosas: las sierras meridionales del sistema de los montes Vasco-Cantábricos y Prepirenaicos (Obarenes, Cantabria-Codés, Lóquiz, Montejurra, Perdón, Alaiz-Izco y Leyre) al norte y los macizos más septentrionales del Sistema Ibérico (Sierras de Cameros y Demanda) al sur. Su extremo noroccidental se señala por la cluse en que el Ebro entra a la Depresión al horadar las duras calizas de los Montes Obarenes (Conchas de Haro). A pesar de su apariencia llana, las tierras de la Depresión del Ebro en este tramo muestran una pendiente bastante pronunciada desde los bordes hacia el centro: hay un gran diferencia de altitud entre los terciarios adosados a las sierras

marginales y las zonas bajas bañadas por el Ebro, como los más de 1.000 m que hay entre los 1.494 m de los conglomerados del borde de la Demanda (Serradero) y los 358 m del Ebro a su paso por Logroño.

La serie estratigráfica del Terciario en este sector riojano-navarro de la Depresión se inicia con los depósitos marinos de Potasas de Navarra y las areniscas de Liédena, ambas de edad eocena y ligadas a una importante y definitiva regresión. El oligoceno está representado por areniscas, arcillas, calizas y yesos, estos últimos formando el núcleo de muchos anticlinales (yesos de Falces o de Desojo). Los Yesos de Los Arcos o de Lerín marcan el tránsito al Mioceno, que se inicia con la facies Tudela formada por arcillas con niveles de areniscas y calizas. Las calizas de Sancho Abarca (la plataforma de la Plana Negra) coronan la serie terciaria.

Dentro de esta Depresión del Ebro, y para la descripción del relieve, caben hacer divisiones en unidades morfoestructurales (Gutiérrez Elorza & Peña Monné 1994b). Entre las aceptadas está la unidad denominada **Piedemonte de la Sierra de Cantabria o La Sonsierra** que presenta un relieve tabular dispuesto en graderío consecuencia de la erosión de los materiales miocénicos constituidos por las areniscas (de naturaleza calcárea) y las arcillas margosas de la formación Haro. Este conjunto forma un neto escarpe en el contacto con el frente de cabalgamiento que da lugar a los prominentes relieves de la Sierra de Cantabria, límite norte de esta unidad. El Ebro, que marca su confín meridional, recibe el agua de una serie de pequeños ríos que surcan la Sonsierra, excavando valles que, a causa de la blandura de los materiales, pueden llegar a ser angostos y profundos.

LOS CAMBIOS DE LA VEGETACIÓN EN EL TIEMPO: PALEOGEBOTÁNICA O GEBOTÁNICA HISTÓRICA



INTRODUCCIÓN. LAS GLACIACIONES DEL CUATERNARIO

Los cambios acaecidos en la vegetación que cubre las partes emergidas del planeta han sido constantes y profundos desde la aparición de las primeras plantas de vida terrestre en la era primaria hasta la actualidad. Toda la evolución de los grupos más importantes de vegetales que componen dicha vegetación ha tenido lugar en este tiempo y ello es objeto de estudio de la Paleobotánica, disciplina de la que no nos vamos a ocupar aquí. En esta obra nos interesa reseñar principalmente la última parte de esta historia, donde la evolución, por la escala de tiempo en la que tiene lugar, juega un papel secundario, pero que es el período en el que han acaecido los sucesos que han influido básicamente en la distribución actual de las especies vegetales terrestres y de sus comunidades. De entre los acontecimientos que han influido en esta larga serie de transformaciones, destaca el conjunto de los cambios en el clima de la Tierra, tanto los de alcance general como los de ámbito regional o local. El clima,

como es sabido, varía constantemente en el tiempo, y estas variaciones se pueden reflejar a varias escalas temporales: desde las más cortas de décadas o siglos, hasta las más amplias de millones de años (MA). Desde el final de la era Terciaria (Plioceno) y durante el Cuaternario, estos cambios climáticos están marcados por la recurrencia de una serie de etapas frías, que llamamos glaciaciones, que alternan con períodos en los que el clima ha sido parecido al de la actualidad, que reciben el nombre de interglaciares (Fig. 3). En este tiempo, que abarca algo más de 2 millones de años (MA), dichas oscilaciones térmicas tienen lugar en un mundo en el que ya han sido levantadas las grandes cordilleras por la orogenia alpina (habiéndose ya diferenciado la mayor parte de la flora orófila de las montañas), la disposición de los mares y continentes es aproximadamente la actual y en el que ya se han diferenciado las angiospermas hasta niveles similares a los actuales y se han distribuido por casi todo el Mundo; los fósiles hallados de la parte final del Terciario, desde el Mioceno en adelante, apenas se diferencian de las especies actuales (Lang 1994).

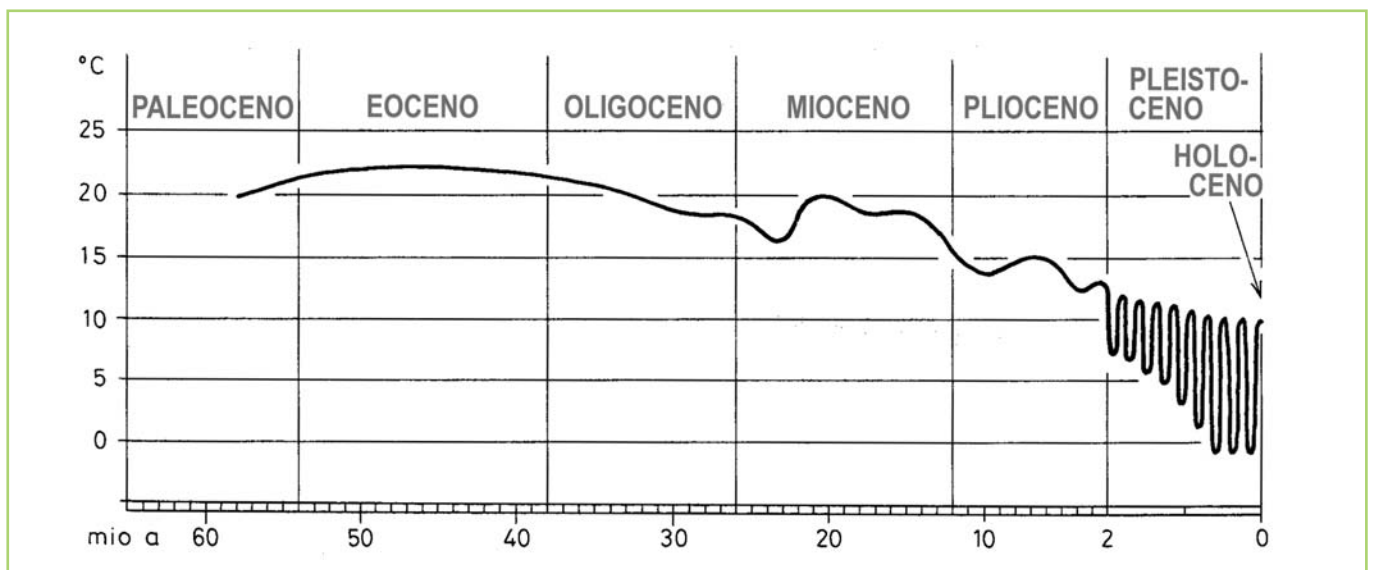


Figura 3. Oscilaciones climáticas en el Terciario y el Cuaternario (de Lang 1994).

Hasta hace unos 50 años, la idea dominante sobre las oscilaciones climáticas cuaternarias, al menos para Europa, era que habían tenido lugar cuatro períodos fríos o glaciaciones alternantes con las correspondientes etapas cálidas o interglaciares. Esta noción ha sido totalmente superada y hoy se sabe que ha habido del orden de 100 oscilaciones de importancia en los dos últimos millones de años, gracias a las nuevas técnicas de datación y detección de los períodos fríos, entre las que destaca la proporción 180/160 en sedimentos marinos. Estas oscilaciones son de diferente intensidad y duración, y se pueden agrupar de modo que se reconozcan unos 12 períodos largos, predominantemente fríos, que identificaremos con las glaciaciones, en cuyo seno hay fases de máximo frío, que denominamos estadios, y etapas de menor rigor, llamadas interestadios. Durante estas glaciaciones se desarrollaba en Europa una extensa capa de hielo que cubría gran parte de las regiones septentrionales, así como un vasto sistema de glaciares en las montañas. Entre las glaciaciones se interponen las fases llamadas interglaciares, mucho más breves que éstas, y en los que el clima era como el actual, o incluso más cálido; en ellos los hielos glaciares llegaban a fundirse total o casi totalmente. Los interglaciares son regulares en su aparición, y guardan bastante similitud en sus características y duración. El Holoceno, que es la fase en la que nos hallamos ahora, corresponde al último interglaciar.

La primera glaciación de la que se tiene registro en la transición Plio-Pleistocena tiene lugar hace 2,4 MA apro-

ximadamente, y desde entonces han sucedido todas las demás alternando con los correspondientes interglaciares. La duración de las fases frías es superior a la de las fases cálidas, por lo que la mayor parte de este tiempo es "frío": las fases frías duran del orden de los 100.000 años mientras que los interglaciares duran unos 15.000. Este modelo de ciclos cada 100.000 años es válido básicamente para la fase final del Cuaternario, es decir los últimos 700.000 años; antes, el ciclo predominante parece que era más corto, de 41.000 años aproximadamente, pero su datación exacta presenta problemas de correlación entre los registros marinos y los continentales. Siguiendo una cadencia bastante regular; que como hemos dicho es válida al menos para la última parte del Cuaternario, los períodos interglaciares interrumpen las glaciaciones cada 100.000 años aproximadamente y se inician, como veremos más adelante, con una fase en la que hay un máximo de temperaturas estivales y un mínimo térmico invernal. En toda esta serie de oscilaciones glaciación-interglaciar; se observa una tendencia descendente en las temperaturas a lo largo de todo el Pleistoceno, que afecta tanto a las fases frías como a los interglaciares, lo que ha conducido a unas glaciaciones cada vez más frías y a unos interglaciares cada vez menos cálidos.

Durante los máximos de frío de dentro de cada glaciación (estadios), se producía en Europa un casquete de hielo que cubría el norte del continente (inlandeis) el cual abarcaba Fennoscandia, las Islas Británicas y zonas aledañas, al que se añadían los glaciares de montaña que se desarrollaban en los Alpes, Pirineos, Cárpatos y otros sistemas montañosos. En su conjunto, la cobertura glaciar sobre el continente debió alcanzar entre 6,5 y 7 millones de Km², unos 2/3 del territorio total europeo, en algunas de las glaciaciones recientes. Semejante casquete de hielo debió alcanzar en algunas zonas espesores del orden de los 2.000 a 3.000 m. La cantidad de agua atrapada en forma de hielo hizo que el nivel de los mares descendiera, adelantando las costas, uniendo islas a tierra firme y cerrando estrechos que hoy están separados por brazos de mar (Fig. 4). Además, las tierras que quedaron bajo los casquetes

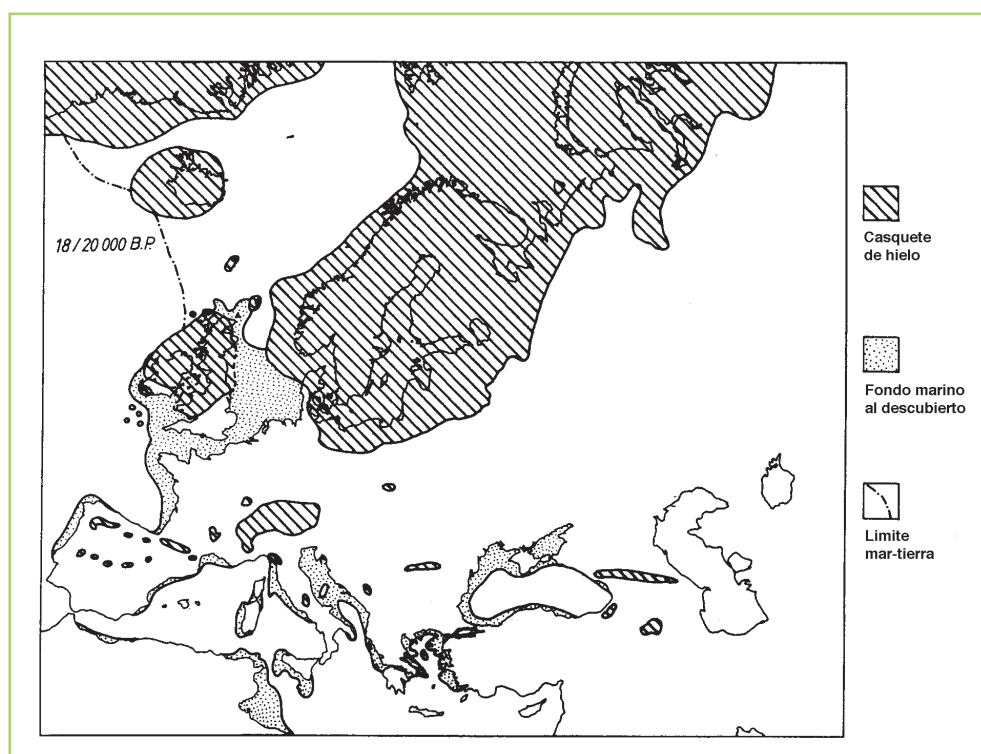


Figura 4. Geografía pleniglacial de Europa. La costa está trazada según la línea batimétrica de los 120 m (de Huntley 1988).

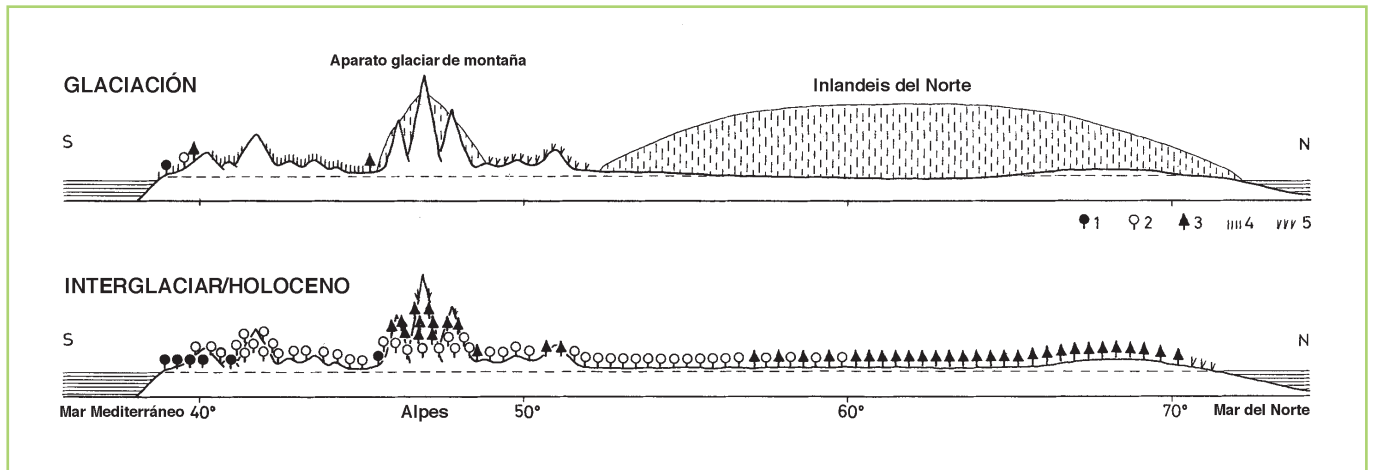


Figura 5. Distribución de las formaciones vegetales y los hielos en las glaciaciones del Pleistoceno medio y reciente (arriba) y en el Holoceno (abajo) a lo largo de un transecto norte-sur de Europa. 1: Bosque esclerofilo siempreverde; 2: Bosque caducifolio; 3: Bosque aciculifolio; 4: Estepa; 5: Tundra esteparia y tundra. La línea de trazos marca el nivel actual de los mares (de Lang 1994).

sufrieron un hundimiento debido al enorme peso que soportaban. Las consecuencias de tales episodios sobre la vegetación fueron evidentemente muy profundas (Fig. 5) por lo que su estudio es inexcusable si se quiere comprender la distribución de la vegetación moderna.

Las causas de tales oscilaciones térmicas son seguramente múltiples, lo que reviste al fenómeno de una gran complejidad. Entre ellas podemos mencionar las de tipo tectónico, como el levantamiento de cordilleras y, sobre todo, la deriva continental que culmina con la actual disposición de océanos y continentes. Esto último determina el modelo de intercambio de calor del planeta entre el Ecuador y los Polos, afectando básicamente a su eficiencia. Además, hay una serie de fenómenos astronómicos que afectan a la órbita terrestre alrededor del Sol que fueron analizados por el astrónomo serbio Milan Milankovitch en los años 20 y 30 (Milankovitch 1941). Según él, hay tres componentes que causan estas variaciones climáticas (Fig. 6):

Cambio de la excentricidad de la órbita terrestre, que oscila desde una órbita casi circular a una elíptica más excéntrica. Este ciclo tiene un período de 100.000 años y es causa de moderación o mayor intensificación de las diferencias entre invierno y verano.

Cambio en la inclinación del eje de rotación de la Tierra con respecto a la perpendicular del plano orbital. Si ahora esta inclinación es de 23,45°, alcanza un máximo de 24,4° y un mínimo de 21,8° en una oscilación de 21.000 años de período. La inclinación máxima causa mayor diferencia entre invierno y verano.

Cambio en la precesión orbital con un período de 23.000 años. Consiste en el giro del eje de rotación terrestre alrededor de la perpendicular al plano de la órbita, determinando si el verano de un hemisferio coincide con el punto más alejado o más cercano al Sol.

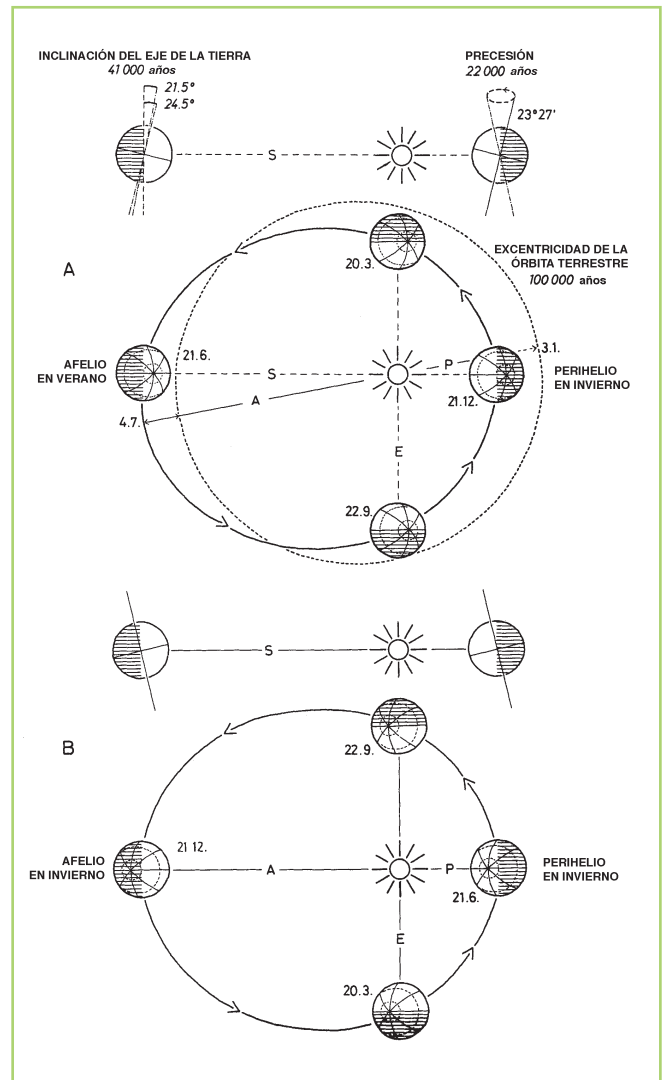


Figura 6. Diferencias en los parámetros orbitales de la Tierra. A: en la actualidad con el perihelio en el invierno del HN; B: hace unos 11.000 años, con el perihelio en verano. En la representación de la órbita terrestre de arriba, se indica la oscilación entre una órbita casi circular (en línea de puntos) y otra elíptica más excéntrica (línea continua). A: afelio; E: línea equinoccial (noche y día de la misma duración); P: perihelio; S: línea solsticial (cambio del invierno al verano).

Los cálculos de Milankovitch sobre la variación de la radiación que llegaba a la Tierra causada por la combinación de las tres oscilaciones antedichas resultaron en que eran de la suficiente envergadura como para explicar los avances y retrocesos de los hielos propios de los ciclos glaciación-interglaciación (Fig. 7). Además, la cronología de los períodos fríos y cálidos coincide con los ciclos calculados.

Otro factor astronómico que se ha estudiado es el de las oscilaciones en la actividad solar que se relacionan con la cantidad de manchas solares observables. La escala temporal de estas oscilaciones es mucho menor, como lo demuestran las observaciones efectuadas sobre las manchas solares que se tienen desde principios de siglo XVII, donde se detecta una periodicidad de 10 a 12 años. Sin embargo, entre los años 1645 y 1715 hay una práctica ausencia de manchas que significa un mínimo en la actividad solar y, por ende, de la radiación que alcanza la Tierra. Este mínimo, acaecido en tiempo histórico, se conoce con el nombre de mínimo de Maunder, que tuvo lugar en el contexto del período frío conocido como "pequeña edad del hielo" (entre los años 1400 y 1850

de nuestra era aproximadamente). Métodos indirectos de determinación de la actividad solar mediante datación con radiocarbono han permitido determinar otras oscilaciones como el mínimo de Spörer, acaecido entre 1450 y 1550 o, por el contrario, el período de actividad solar alta que causó un clima más cálido en la Edad Media entre los años 1100 y 1250 (Llebot 1998).

Los estudios de Kutzbach & Guetter (1986), que reconstruyen la historia del clima desde el último máximo glaciación atendiendo a las variaciones en la radiación estacional para las latitudes medias del hemisferio norte, muestran que entre los 12.000 y 6.000 BP, es decir al inicio del Holoceno, la inclinación del eje de rotación terrestre era mayor que la de ahora y a la vez, el perihelio coincidía con el verano del hemisferio norte. Ello determinaba un máximo de radiación en Julio y un mínimo en Enero, causante con certeza de una mayor estacionalidad o continentalidad climática. El modelo diseñado determina que la mejoría térmica que se produce a lo largo del Tardiglaciación no registra una elevación paralela de las temperaturas del verano y del invierno, sino que aquéllas ascienden más rápidamente que las segundas de

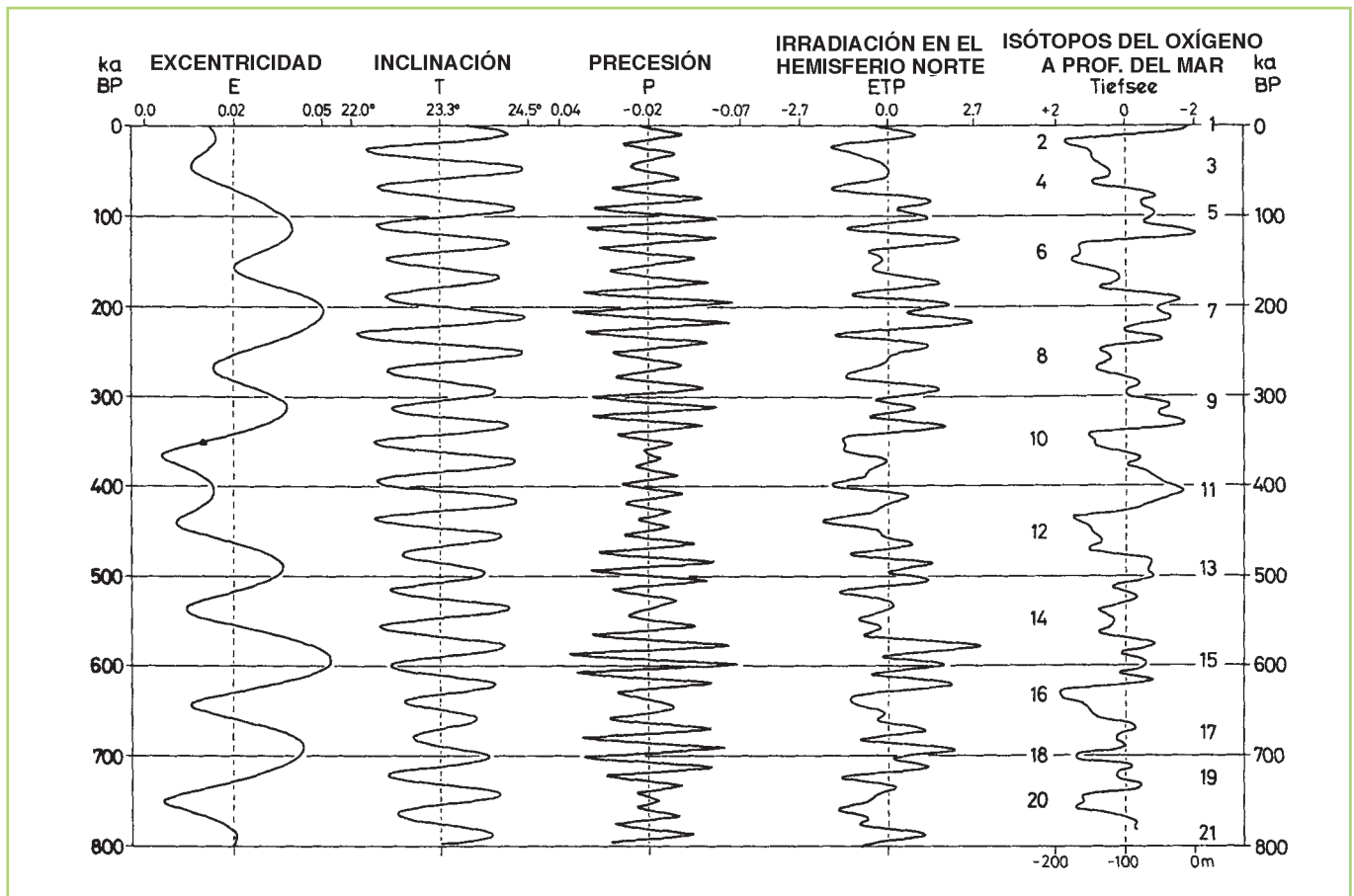


Figura 7. Insulación en el Hemisferio Norte y relación isotópica del oxígeno (O₁₆/O₁₈) en el mar profundo durante los últimos 800.000 años. La curva de ETP es la integrada de las E (excentricidad orbital), T (Inclinación del eje de giro de la tierra) y P (precesión). La curva de la proporción de isótopos (a la derecha) es la promediada de cinco sondeos en profundidad de diversos mares. La escala de abajo señala el efecto sobre el nivel de los mares de las variaciones en la cantidad total de hielo; los períodos cálidos se indican mediante las cifras impares y los fríos mediante los números pares (de Lang 1994).

modo que el estío pasó a ser rápidamente muy caluroso (más que ahora) mientras el invierno aún permanecía muy frío. Si extrapolamos esto al resto de los períodos interglaciares, podemos suponer que cada uno de ellos se inicia con clima muy contrastado, de veranos más calurosos e inviernos más fríos que el actual, y que luego se van suavizando a medida que va avanzando el tiempo; una progresión hacia una oceaneización climática a partir de condiciones continentales.

En base a observaciones en zonas templadas de Europa, Iversen (1958) propuso un modelo cíclico que se repetía en la alternancia de episodios fríos y cálidos en el Cuaternario (Fig. 8):

Una fase *criocrática*, correspondiente a la fase glaciada, con suelos geliturbados y vegetación tundral ártico-alpina sin sombra (árboles).

Una fase *protocrática*, correspondiente al comienzo del interglaciar, con suelos básicos sin lixiviar y vegetación evolucionando hacia un bosque pionero con cierta sombra.

Una fase *mesocrática*, correspondiente al intermedio del interglaciar, con empardecimiento y una cierta lixiviación en los suelos y una vegetación forestal formadora de intensa sombra.

Una fase *telocrática*, correspondiente al final del interglaciar, con acidificación generalizada de los suelos (podsolización), vegetación forestal con claros y espacios ocupados por matorrales (landas). Representa el regreso a las condiciones glaciares.

Estos interglaciares que se inician con la fase protocrática en la que coincide un máximo de radiación (y de temperatura) estival y un mínimo invernal, se repiten cada 100.000 años, como sabemos, interrumpiendo las fases glaciadas. Estas condiciones iniciales de calor estival parecen favorecer la fusión parcial y retroceso de los casquetes de hielo con el consiguiente avance y establecimiento de los bosques mixtos de robles, olmos y tilos que aparecen al principio de estos interglaciares. La fase telocrática, caracterizada por un clima mucho menos contrastado, con veranos frescos e inviernos suaves, se ve dominada por especies como abedules y carpes.

En cada glaciación se repite el episodio de un retroceso de los bosques hacia el sur y el sureste para dejar espacio a las tundras y a las estepas desarboladas, cuando no a los propios hielos glaciares. Casi toda Europa quedaba libre de bosques, los cuales eran confinados en las penínsulas del sur y en algunos refugios de flora, que eran lugares de condiciones localmente favorables donde pequeñas poblaciones de especies sensibles al frío podrían resistir los rigores de la glaciación sin tener que emigrar o perecer. Las zonas montañosas de Europa, particularmente las del sur, así como las comarcas costeras donde la cercanía del mar atemperaba los fríos invernales, ofrecieron numerosos refugios de este tipo. Desde las regiones meridionales y los refugios se abordaba la reforestación en cada nuevo interglaciar. Sin embargo, cada nueva reforestación se hacía con menos efectivos en su contingente de especies a causa de las "bajas" o extinciones que tení-

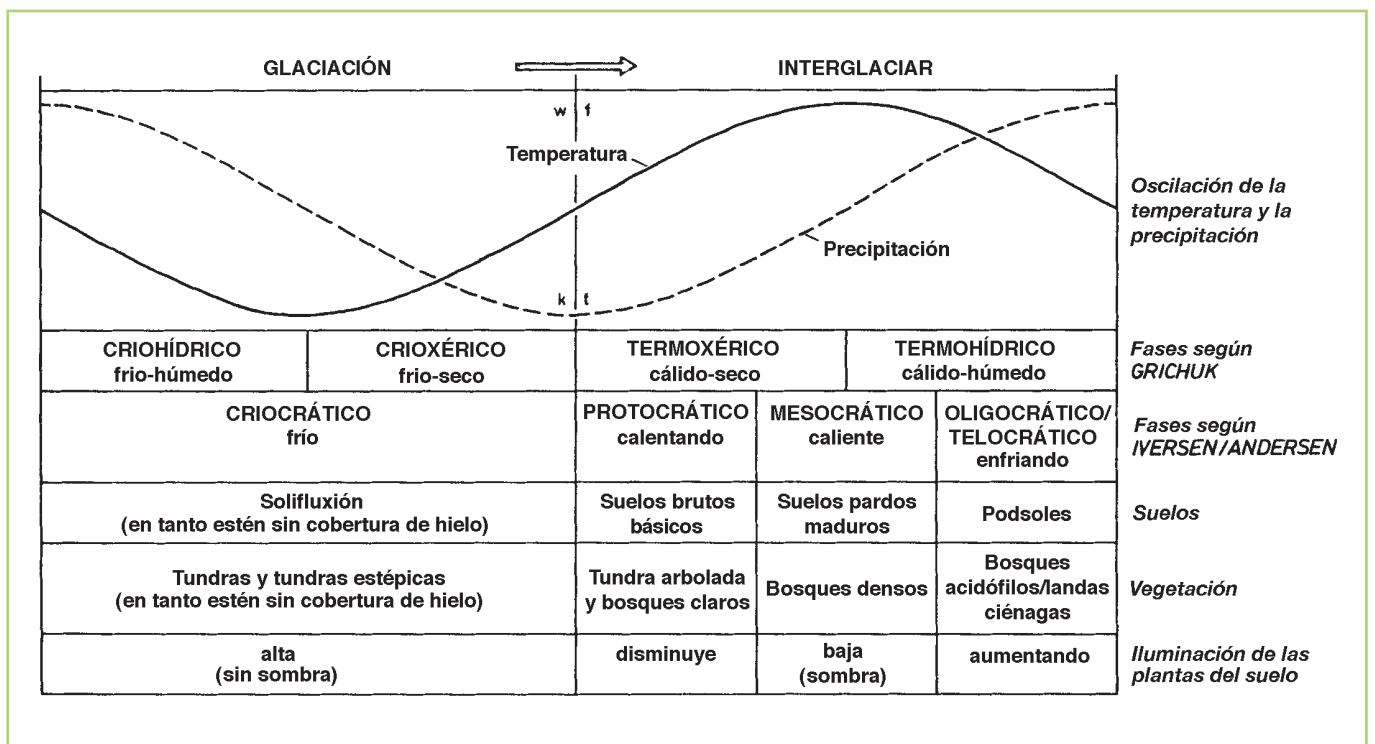


Figura 8. Representación esquemática del ciclo glaciación-interglaciar según Iversen (1958). f: húmedo; k: frío; t: seco; w: cálido (de Lang 1994).

		Re	Pleistoceno					HI
			Te	Wa	Cr	Ho	J Ee	
Coníferas, árboles aciculifolios								
<i>Pseudolarix</i> (Pinaceae)	EA	○	
<i>Sciadopitys</i> (Taxodiaceae)	EA	○	+	
<i>Sequoia</i> (Taxodiaceae)	NA	○	+	
<i>Chamaecyparis</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○	
<i>Thuja</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○	
<i>Tsuga</i> (Pinaceae)	EA/NA	○	○	○	.	.	.	
<i>Abies</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	+	
<i>Picea</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	+	
<i>Pinus</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	○	
<i>Taxus</i> (Taxaceae)		○	○	○	○	○	○	
Planifolios caducifolios								
<i>Aesculus</i> (Hippocastanaceae)	SE	○	
<i>Halesia</i> (Styracaceae)	EA/NA	○	
<i>Liquidambar</i> (Hamamelidaceae)	EA/NA	○	
<i>Stewartia</i> (Theaceae)	EA/NA	○	
<i>Styrax</i> (Styracaceae)	EA	○	
<i>Zelkova</i> (Ulmaceae)	SE	○	
<i>Nyssa</i> (Nyssaceae)	EA/NA	○	+	
<i>Actinidia</i> (Actinidiaceae)	EA	○	○	
<i>Liriodendron</i> (Magnoliaceae)	NA	○	○	
<i>Magnolia</i> (Magnoliaceae)	EA/NA	○	○	
<i>Phellodendron</i> (Rutaceae)	EA	○	○	
<i>Carya</i> (Juglandaceae)	EA/NA	○	○	○	.	.	.	
<i>Castanea</i> (Fagaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	
<i>Juglans</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	
<i>Ostrya</i> (Betulaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	
<i>Celtis</i> (Ulmaceae)	SE	○	○	○	○	.	.	
<i>Eucommia</i> (Eucommiaceae)	EA	○	○	○	○	.	.	
<i>Parthenocissus</i> (Vitaceae)	EA/NA	○	○	○	○	.	.	
<i>Pterocarya</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○	○	○	.	
<i>Fagus</i> (Fagaceae)		○	○	?	+	+	+	
<i>Betula</i> (Betulaceae)		○	○	○	○	○	○	
<i>Carpinus</i> (Betulaceae)		○	○	○	○	○	○	
<i>Tilia</i> (Tiliaceae)		○	○	○	○	○	○	
<i>Ulmus</i> (Ulmaceae)		○	○	○	○	○	○	
Planifolios perennifolios								
<i>Rhododendron</i> (Ericaceae)	SE	○	.	.	.	○	.	
<i>Buxus</i> (Buxaceae)		○	.	.	○	○	+	
<i>Hedera</i> (Araliaceae)		○	.	.	.	○	○	
<i>Ilex</i> (Aquifoliaceae)		○	.	.	○	○	○	
Plantas acuáticas y de humedales								
<i>Azolla tegeliensis</i> (Azollaceae)	*	○	○	
<i>Proserpinaca</i> (Haloragaceae)	NA	○	○	
<i>Euryale ferox</i> (Nymphaeaceae)	EA	○	○	
<i>Azolla filiculoides</i> (Azollaceae)	NA	○	○	○	○	.	.	
<i>Brasenia schreberi</i> (Nymphaeaceae)	EA/NA	○	○	○	○	○	.	
<i>Dulichium arundinaceum</i> (Cyperaceae)	NA	○	○	○	○	○	.	
<i>Salvinia natans</i> (Salviniaceae)		○	○	○	○	○	○	
<i>Trapa natans</i> (Trapaceae)		○	○	○	○	○	○	

Figura 9. Hallazgos de restos de árboles y plantas acuáticas en Europa central y occidental desde el fin del Terciario hasta el Holoceno. Cr: Cromeriense; Ee: Eemiense; HI: Holoceno; Ho: Holsteiniense; Re: Reuveriense (final del Terciario); Te: Tigliense; Wa: Waaliense. En la primera columna después de los nombres se indica la distribución actual. * Extinto; EA: Asia oriental; NA: Norteamérica; SE: Europa suroccidental y meridional; + sólo parcialmente en Europa central y occidental (de Lang 1994).

an lugar en los máximos de frío estadales (Fig. 9). Tales extinciones fueron favorecidas por la disposición en sentido de los paralelos de las grandes cordilleras europeas (Pirineos, Alpes, Cárpatos, etc.) y la presencia del propio mar Mediterráneo, que actuaron como “trampa” al cerrar el camino migratorio a la flora que retrocedía ante el

avance de los hielos. La consecuencia es que la flora leñosa europea es en la actualidad sensiblemente más pobre que la que hay en las regiones extratropicales de Asia oriental y de Norteamérica, territorios homólogos con Europa desde el punto de vista biogeográfico. Además, dentro del continente, las regiones del sur presentan una

mayor riqueza florística, lo que se relaciona sin duda con la abundancia de refugios glaciares en ellas.

LA VEGETACIÓN DE EUROPA EN EL TERCIARIO

A comienzos del Terciario, los grandes grupos de angiospermas, familias y géneros, se habían diferenciado y distribuido por la mayor parte del mundo de modo que a finales de dicha era, a partir del Mioceno, se pueden reconocer ya muchas de las especies actuales u otras muy próximas. En el Terciario antiguo o Paleogeno (del Paleoceno al Oligoceno) la distribución de mares y continentes en el ámbito europeo era bastante diferente a la actual. Se pueden reconocer tres grandes zonas continentales emergidas que estaban pobladas por otros tantos tipos de flora: 1- la región de Gelinden formada por la Europa occidental y suroccidental y poblada por flora y vegetación paleotropical, 2- la región de Groenlandia, a la que estaban unidas las Islas Británicas, que estaba

poblada por flora templada caducifolia y de coníferas, que se ha venido llamando "flora arctoterciaria" en el concepto de Engler (1882), y 3- la región de Volga-Mugodshar al noreste, a la que estaba unida Fennoscandia (Fig. 10). La región de Gelinden albergó una flora de gran riqueza y diversidad adaptada a un clima tropical y subtropical formadora de bosques de lluvia semejantes a los que hay actualmente en el sur de Asia, con representantes de familias como *Anacardiaceae*, *Annonaceae*, *Bombacaceae*, *Moraceae*, *Sterculiaceae*, *Arecaceae*, etc., al tiempo que las costas europeas del mar del Tetis estaban pobladas por manglares con *Rhizophoraceae* (*Ceriops* y *Paleobruquiera*) y *Arecaceae* (*Nypa*). Hacia el Oligoceno, acompañando a un cierto descenso de las temperaturas (Fig. 3), se fueron haciendo más abundantes los bosques lauroides, de clima más fresco, ricos en *Lauraceae*, *Hamamelidaceae*, *Magnoliaceae*, *Theaceae*, etc., que solían estar acompañados por taxodiáceas como *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Taiwania* o *Doliosrobis* más algunas especies caducifolias. Los ejemplos actuales homologables a estos bosques lauroides se encuentran en Asia oriental (Centro de China y sur del Japón y Corea) y, como relictos, en algunas islas de Macaronesia (Canarias, Azores, Madeira). Del mismo modo, la flora y vegetación caducifolia arctoterciaria de la región septentrional, adaptada a un clima templado, halla su similitud en los bosques caducifolios de Norteamérica, Europa y Extremo Oriente.

En el Terciario reciente tuvieron lugar una serie de cambios paleobiogeográficos de importancia que influyeron decisivamente en el paleoclima y en la distribución de las paleofloras. Por un lado tuvieron lugar las sucesivas fases de la orogénesis alpina que culminaron con el levantamiento de las principales cordilleras europeas, con la consiguiente diferenciación de la flora orófila que iba a poblar las cumbres y zonas altas. Por otro, la oclusión del mar de Tetis causó la unión de los territorios europeos con el Asia occidental, poniendo en contacto sus respectivas floras y permitiendo la entrada de elementos centroasiáticos hacia el oeste.

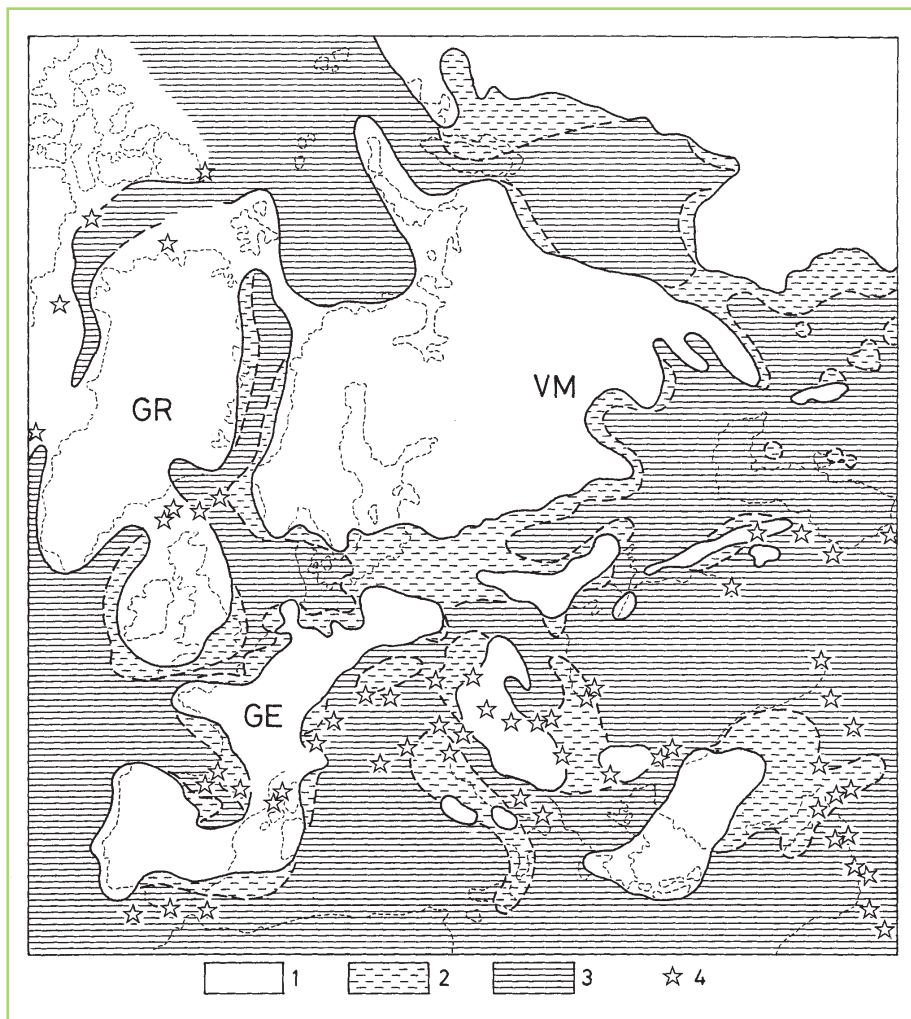


Figura 10. Mapa paleogeográfico de Europa y zonas limítrofes en el Eoceno. 1: Tierra firme; 2: Plataforma continental cubierta por el mar; 3: Mar; 4: Centros orogénicos. GE: región de Gelinden; GR: región de Groenlandia; VM: región del Volga-Mugodshar (de Lang 1994).

Por último, en el sur de Europa el final del Terciario conoce la aparición del llamado clima mediterráneo, de naturaleza extratropical con veranos secos, que parece iniciarse a partir del momento en el que se cierra el estrecho de Panamá (que pasa a convertirse en istmo) y se modifica el anterior modelo de circulación general de la atmósfera con la aparición del cinturón de las altas presiones subtropicales. El clima mediterráneo es, en consecuencia, bastante reciente, pues se inicia hace unos 3,2 MA y afecta a la franja sur del continente europeo, ejerciendo una fuerte presión sobre la vegetación terciaria. Ello se traduce en extinciones y en una rápida evolución adaptativa de la vegetación lauroide preexistente, que se ve empujada a adaptarse a las nuevas condiciones de clima mediterráneo y dar lugar a la vegetación esclerofila formada por *Arbutus*, *Ceratonia*, *Nerium*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Quercus* (gr. *ilex*) etc., y que también consta de algunas coníferas como *Pinus* y *Cedrus*. Parece que al menos parte de la flora esclerofila actual procede de la que estuvo adaptada a un clima tropical bixérico (con dos períodos de aridez separados por dos lluviosos) durante el Terciario. Este proceso culmina hace 2,3 MA, momento en el que se alcanza una xericidad tal que aparece una flora esteparia con *Artemisia*, *Ephedra*, queno-podiáceas y algunas cupresáceas que dominan en las zonas menos lluviosas.

Los bosques lauroides, atrapados entre la vegetación caducifolia arctoterciaria que dominaba en el norte y la aridización que progresaba por el sur del continente, fueron extinguidos en su mayor parte; sólo han llegado hasta hoy algunas notables reliquias que subsisten arrinconadas en unos cuantos refugios, como la Macaronesia o el territorio euxínico (costas meridionales del Mar Negro). En consecuencia, la flora mediterránea actual procede en parte de la antigua flora lauroide subtropical así como de elementos de la flora templada arctoterciaria que había alcanzado ese territorio para la fase final del Terciario.

Como resultado de todos estos cambios, en la Europa media se originó hacia finales del Mioceno un bosque básicamente caducifolio, con algunos elementos lauroides sobre todo en el sotobosque y abundantes lianas y helechos, similar al actualmente existente en Asia oriental (Norte de China, Corea, Japón) o las costas pónticas de Asia Menor. En el Plioceno, la Europa templada quedó, por tanto, cubierta de bosques caducifolios constituidos por géneros actuales como *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Castanea*, *Quercus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Tilia*, *Juglans*, *Pterocarya*, etc. en la que aún subsistían elementos lauroides, de los cuales iban quedando ya menos desde principios del Plioceno. De ellos permanecen ahora algunos pocos representantes como *Buxus*, *Hedera*, *Ilex*, *Laurus*,

Rhododendron o *Smilax*, presentes en los bosque actuales del continente. Algunas coníferas como *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Keteleeria*, *Sequoia* o *Tsuga* ocupaban probablemente los hábitats más xéricos en algunos casos, al tiempo que *Ulmus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Populus*, *Salix*, *Platanus*, *Liquidambar*, *Carya*, *Pterocarya*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* y *Nyssa*, entre otros, poblaban los biotopos edafohigrófilos, como hoy lo hacen en Norteamérica y Extremo Oriente.

El final del Plioceno (Reuveriense) conoce por tanto un panorama en el que en la Europa central y septentrional dominan bosques caducifolios, muy ricos en especies, con lianas, helechos y aún bastantes elementos siempreverdes de tipo lauroide. En la franja sur, bajo clima mediterráneo, se instala la flora y vegetación esclerofila, de reciente formación, y en las zonas altas de las cordilleras recién emergidas, la también moderna flora orófila.

EL TRÁNSITO PLIOCENO-PLEISTOCENO Y EL PLEISTOCENO ANTIGUO

El comienzo de la primera fase fría del Pretigliense, iniciada hace 2,43 MA, se acepta actualmente como la frontera entre el Terciario (Plioceno) y el Cuaternario (Watts 1988). Como ya hemos dicho, las glaciaciones del Pleistoceno temprano fueron menos severas que las que tuvieron lugar en las fases más recientes, lo que determinó que los vaivenes a los que estuvieron sujetas la flora y la vegetación europeas fueran de amplitud creciente a medida que se avanzaba en el Cuaternario. El incremento progresivo de la intensidad de los períodos fríos, además de determinar sucesivos episodios de deforestación-reforestación, iba provocando nuevas extinciones de taxones termolábiles en el continente.

En la flora europea del final del Plioceno (Reuveriense) participan géneros como *Taxodium*, *Sequoia*, *Nyssa*, *Sciadopitys*, *Liquidambar* y *Aesculus*, actualmente ausentes de Europa pero supervivientes en Norteamérica y en el Asia oriental templada. Estos géneros ya no vuelven a presentarse tras el Pretigliense, mientras que otros como *Pterocarya*, *Tsuga* y *Eucommia*, también extintos en Europa, desaparecen más tarde, a mediados del Pleistoceno.

Todos estos géneros y otros similares, correspondientes a los que podemos llamar "árboles del Terciario", representan una elevada proporción del registro polínico de los sedimentos estudiados del final del Plioceno (un 35%). Ello induce a pensar que en esa época dominaban bosques planifolios ricos en especies con bastantes coníferas, parecidos a los que hay actualmente en las zonas templadas y templado-cálidas de Asia oriental y América del Norte. Por similitud con el clima de estas regiones, el de este período debía de ser también templado, con un

invierno en el que se alcanzaran temperaturas bajo cero, pero a salvo de heladas severas y duraderas. Junto a estos géneros aparecen diversos *Quercus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Corylus* y *Picea*. Al final del Reuveriense los "árboles del Terciario" decaen ostensiblemente para desaparecer en los fríos del Pretigliense, donde el dominio pasa a corresponder a las ericáceas y a *Empetrum* (Fig. 11).

Esta primera glaciación, a pesar de ser relativamente suave, supuso una catástrofe biológica de consecuencias mucho mayores que las que sobrevinieron después, toda vez que fue en ella donde tuvo lugar la desaparición de gran parte de la flora del Terciario final, causando un drástico empobrecimiento de la flora leñosa europea al eliminar las especies que no podían soportar los rigores del frío. Las extinciones que tuvieron lugar después, como consecuencia de las posteriores glaciaciones cuaternarias, fueron menos numerosas a pesar de que los fríos fueron siendo cada vez más intensos (Fig. 12).

En el interglaciar llamado Tigliense, que sigue a la primera glaciación, la contribución de los "árboles del Terciario" ha quedado reducida a un 5-10% del registro polínico con géneros como *Carya*, *Pterocarya*, *Tsuga* y *Eucommia*, pero hay, no obstante, una alta presencia de pinos y de hierbas. Ello representa un claro empobrecimiento en comparación con la flora Reuveriense. Tras el Tigliense viene el período frío del Eburoniense que es seguido por el interglaciar del Waaliense en el que se halla una flora parecida a la del Tigliense. Tras el

Waaliense está la glaciación del Menapiense y luego el período del Baveliense en cuyo seno se distinguen dos fases frías alternantes con otras dos cálidas. Todas estas oscilaciones llegan hasta los 750.000 años BP y abarcan lo que se llama el Pleistoceno temprano, período cuya duración se acerca a los 1,6 MA, unos dos tercios de la duración total del Cuaternario.

Mientras en la Europa templada y boreal las oscilaciones tenían un carácter principalmente térmico (períodos fríos y cálidos), en la parte mediterránea la alternancia se complicaba con variaciones en la pluviosidad, apareciendo fases lluviosas y áridas responsables de la expansión de bosques caducifolios o de formaciones esclerofilas o esteparias (Blanco Castro et al. 1997, Carrión et al. 2009, Costa Tenorio et al. 1990, Rodrigues Tarroso, 2007).

En el Pleistoceno, las extinciones de la flora debidas a todos estos acontecimientos revistieron diferentes formas. Algunas especies se extinguieron de forma absoluta, otras desaparecieron sólo de Europa pero sobrevivieron en otros lugares distantes, principalmente el Extremo Oriente o Norteamérica, y otras sobrevivieron en áreas refugio de algunas partes de Europa meridional (Balcanes, Cáucaso, Italia, Península Ibérica) o de Asia Menor. Estas sucesivas pérdidas de flora glaciación tras glaciación, tienen el reverso en algunas especies como *Fagus sylvatica*, que, casi ausente en los registros polínicos de varios interglaciares, es ahora un árbol importante en las regiones templadas de Europa. El papel de estos refu-

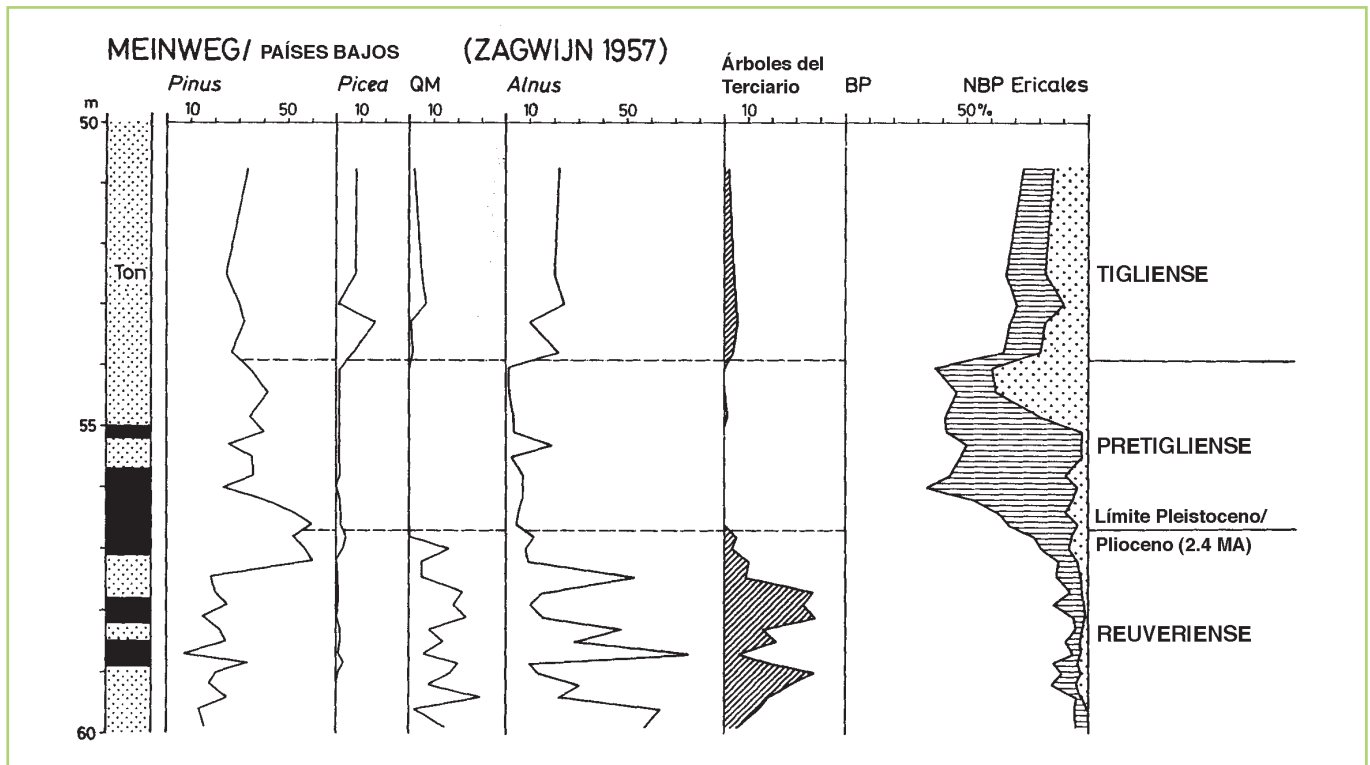


Figura 11. Diagrama polínico simplificado del límite Plioceno/Pleistoceno en los Países Bajos (de Lang 1994).

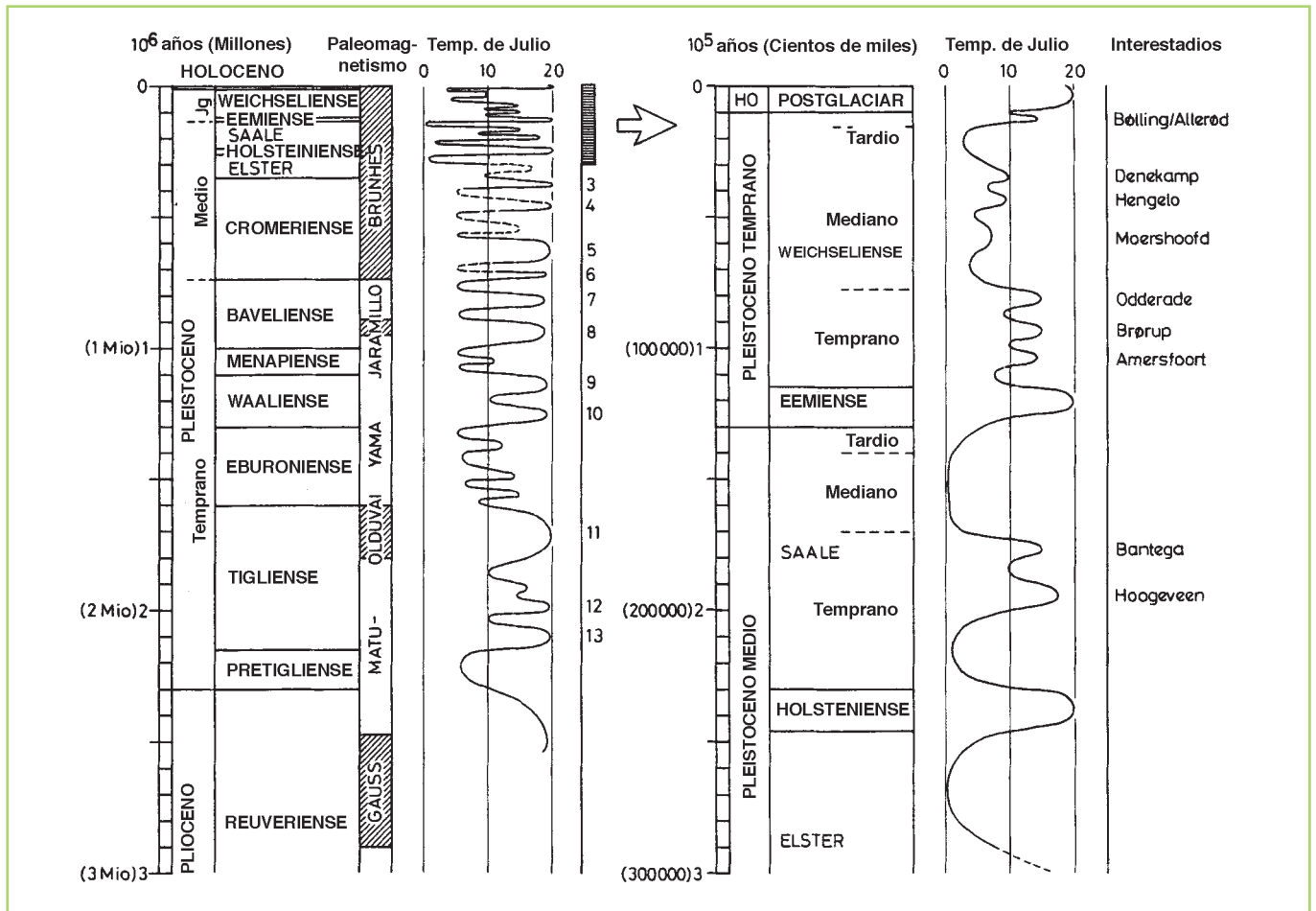


Figura 12. División climatostratigráfica y estimación de la temperatura media de Julio de todo el Cuaternario con mayor atención al Holoceno medio y reciente en los Países Bajos. Los números arábigos indican los interglaciares: 1: Eemiense; 2: Holsteiniense; 3: Cromeriense IV; 4: Cromeriense III; 5: Cromeriense II; 6: Cromeriense I; 7: Leerdam; 8: Baveliense; 9: Waaliense C; 10: Waaliense A; 11: Tigliense TC5; 12: Tigliense TC3; 13: Tigliense A (de Lang 1994).

gios parece haber sido de gran importancia al permitir una rápida recolonización del territorio cada vez que se iniciaba un interglaciar. En la Península Ibérica se han detectado varias de estas zonas de refugio de la flora termófila, tales como las sierras lluviosas del sur: Monchique, el Aljibe o Arrábida. La Cornisa Cantábrica debió ser también una importante zona de refugio a tenor de la presencia actual de elementos como *Woodwardia radicans*, *Calcita macrocarpa* o *Prunus lusitanica*.

EL PLEISTOCENO MEDIO Y RECIENTE (Fig. 12)

El tramo medio del Pleistoceno está dominado por el llamado complejo Cromeriense, período de unos 400.000 años (entre los 750.000 y 350.000 años BP), en cuyo seno se han llegado a distinguir siete fases: cuatro interglaciares y tres glaciaciones. Tras el Cromeriense aun tuvieron lugar las glaciaciones de Elster y Saale.

El penúltimo de los interglaciares registrados (sin contar el Holoceno) recibe el nombre de Holsteiniense y duró entre 15.000 y 16.000 años (de 245.000 a 230.000

años BP) en medio de los períodos glaciares de Saale y Elster. Los registros polínicos prueban la presencia de *Betula* y *Pinus* en su fase protocrática y de *Alnus* y *Pinus* en la mesocrática, en donde también se hallan *Quercus*, *Ulmus* y *Tilia*, pero en menor proporción que en ningún otro interglaciar. La fase telocrática conoce la expansión de *Carpinus* y de *Abies*, alcanzando este último género una expansión en este interglaciar que luego no llegará a tener en los siguientes. *Abies* resulta ser el árbol telocrático por excelencia del Holsteiniense como *Corylus* lo es del Eemiense y *Fagus* del Holoceno. En la fase postrera del período dominado por *Abies* aparece *Pterocarya* en las llanuras noreuropeas, hoy relegado a algunas poblaciones euxínicas (*Pterocarya fraxinifolia*), mientras que en Irlanda, además de *Abies*, *Alnus* y *Taxus*, la fase telocrática presenta *Picea*, *Buxus*, *Rhododendron ponticum* y ericáceas como *Erica mackaiana* y *Daboecia cantabrica*. Hacia el este de Europa (Polonia, Rusia) se extendían taxones como *Ilex*, *Carpinus* y *Abies*, indicadores de un clima menos continental que el actual.

La penúltima glaciación recibe el nombre de Saale y en

ella la cubierta de hielo alcanzó su máxima extensión en Europa. Ello no debe inducirnos a pensar que las temperaturas fueran más bajas que en el Weichseliense, que vino posteriormente, ya que sabemos que en la formación de hielo influye no sólo el frío sino también la precipitación. Parece que hubo un largo período de frío intenso que culminó hacia su final con un pleniglaciario que dio paso a una fase final más suave. En ese pleniglaciario Europa central estaba cubierta por una vegetación desarbolada formada por una franja de tundra que bordeaba al inlandeis, seguida por las correspondientes bandas de tundra esteparia y estepa hacia el sureste.

El interglaciario inmediatamente anterior al Holoceno se conoce como Eemiense, entre las glaciaciones de Saale y Weichseliense; su duración se estima entre los 11.000 y los 13.000 años (de 128.000/130.000 a 115.000 años BP) y es, como es lógico, el mejor conocido de los interglaciares del Cuaternario. Por otro lado, el interés de este interglaciario estriba en que, además de la cantidad de

información de la que se dispone, la reforestación postglaciaria tiene lugar sin la intervención del hombre, factor que condiciona notoriamente la reforestación holocénica. En el Eemiense tiene lugar una primera aparición (período protocrático) de *Betula* y *Pinus*, más tarde aparecen *Quercus* y *Ulmus*, que anteceden a *Corylus*. Hacia la mitad del interglaciario (período mesocrático) se registra una gran abundancia de *Carpinus* que es acompañado de *Picea* poco después de su aparición y alta frecuencia de *Abies* en las regiones montañosas. *Fagus* es escaso al norte de los Alpes, en donde en todo caso juega un papel secundario en los ecosistemas forestales; sólo en algunas zonas del sureste y sur del continente se han encontrado sedimentos con abundancia de polen de este género. En el Eemiense *Corylus* aparece más tarde y *Carpinus* alcanza una mayor expansión que en el Holoceno, asumiendo, en cierto modo, el papel que *Fagus* ha desempeñado en los últimos milenios holocénicos. Durante este interglaciario el polen de herbáceas es

muy escaso, lo que indica la alta densidad y gran extensión de las masas forestales (Pott 2000).

Hay evidencias que permiten saber que el Eemiense fue un período en el que, al menos en parte de su duración, los veranos eran excepcionalmente cálidos (hipopótamos en Gran Bretaña). Los inviernos muy fríos debieron ser resistidos mediante estrategias de hibernación o de migración.

La última de las glaciaciones habidas en Europa recibe el nombre de Weichseliense. Se extiende desde los 115.000 a los 10.000 años BP (momento en el que da paso al Holoceno), por lo que dura unos 105.000 años. En este largo tiempo tienen lugar oscilaciones que permiten reconocer una serie de estadios e interestadios: al principio hay unos cuantos interestadios en los que el bosque llega a alcanzar el área de Europa central y del norte; seguidamente se instaura una larga fase pleniglaciaria de máximo frío que duró unos 60.000 años y coincide con lo que tradicionalmente se ha venido llamando el Würm. La última fase de esta glaciación o tardiglaciaria comprende los últimos 15.000 años, desde los 25.000 hasta los 10.000 BP,

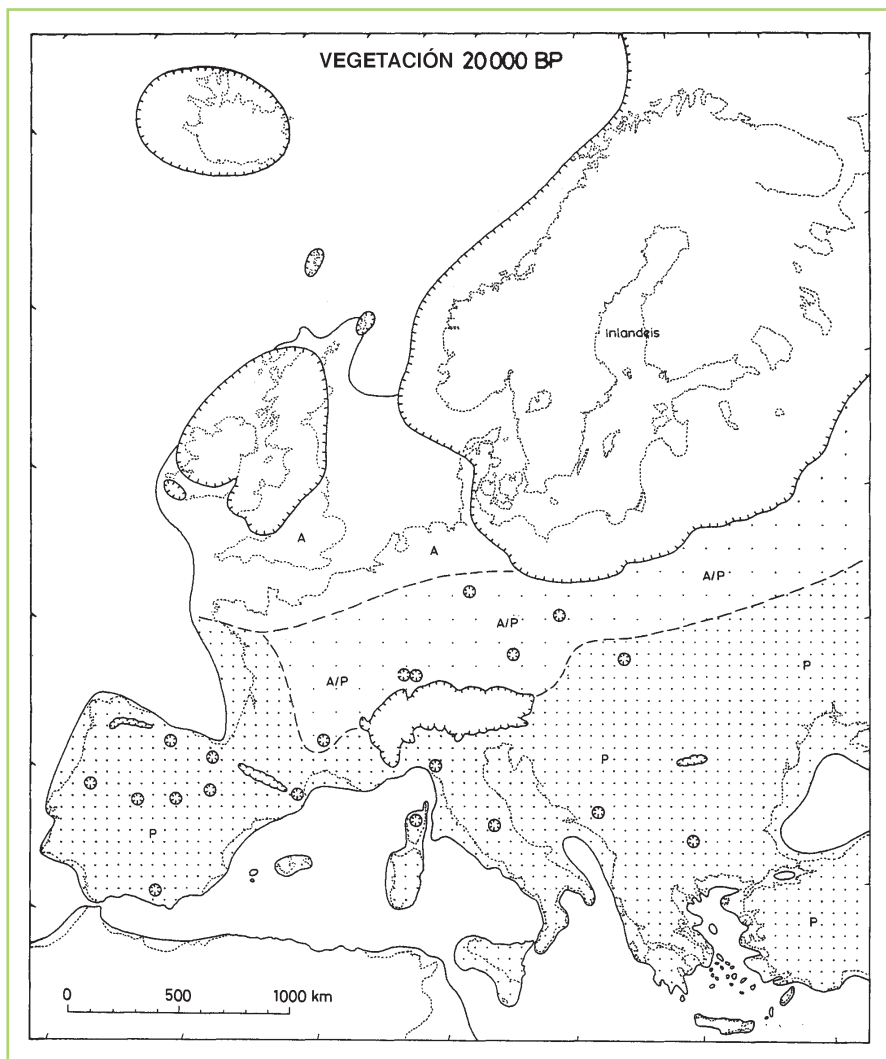


Figura 13. La vegetación en Europa hace 20.000 años. Fin del pleniglaciario Weichseliense en el momento de máxima extensión de los hielos. A (blanco): Vegetación Ártica (tundra); A/P (punteado laxo): Tundra esteparia. P (punteado denso): Estepas con algunos árboles aislados en los biotopos más favorecidos (de Lang 1994).

y es, en la mayor parte del tiempo, un período frío que registra un mínimo de temperaturas hacia el 20.000 BP. Su último tramo, entre los 15.000 y 10.000 BP, conoce los postreros interestadios de Bølling y Allerød, en los que los bosques alcanzan efímeramente Centroeuropa en un preludio del Holoceno. En estos últimos interestadios tuvo lugar, como sabemos, un moderado avance forestal hacia el norte, de tal modo que los bosques boreales alcanzaron la Europa central, mientras que los estadios, y particularmente el pleniglaciario, los empujaron hasta las zonas más meridionales del sur del continente (Fig. 13).

En estos períodos de máximo frío que dieron, como hemos mencionado, refugios de flora leñosa en lugares favorecidos de algunas zonas montañosas o costeras meridionales. Esta flora halló refugio mayoritariamente en las regiones del sureste europeo, aunque hubo también algunas que se confinaron en el suroeste, como es el caso de *Pinus sylvestris*. La fragmentación de poblaciones que, para algunos taxones, supuso este conjunto de refugios separados propició la especiación, de modo que parte de la diversidad actual a nivel de taxones de rango bajo (especies, subespecies) pudo originarse en el transcurso de los largos períodos de confinamiento en los dispersos refugios glaciares.

EL TARDIGLACIAR Y EL HOLOCENO

Tal y como se señala en el esquema de la figura 14, se acepta una división de Holoceno y última fase del Tardiglaciario en una serie de períodos o cronozonas que, de antiguo a moderno, son: Dryas antiguo, Allerød (interestadio), Dryas reciente, Preboreal, Boreal, Atlántico, Subboreal y Subatlántico; el Holoceno comienza con el Preboreal hace 10.000 años.

La fusión de gran parte de la masa de hielo que había en las latitudes altas y montañas durante la última glaciación tuvo grandes repercusiones, entre ellas la elevación del nivel de los mares y océanos en todo el Mundo y las consiguientes modificaciones de las líneas costeras. Así, se estima que durante el máximo glaciario de hace 20.000 años el nivel de los mares era de -120 a -130 m en comparación con el actual; en 12.000 BP (comienzo del período Bølling-Allerød) era de -90 m, en

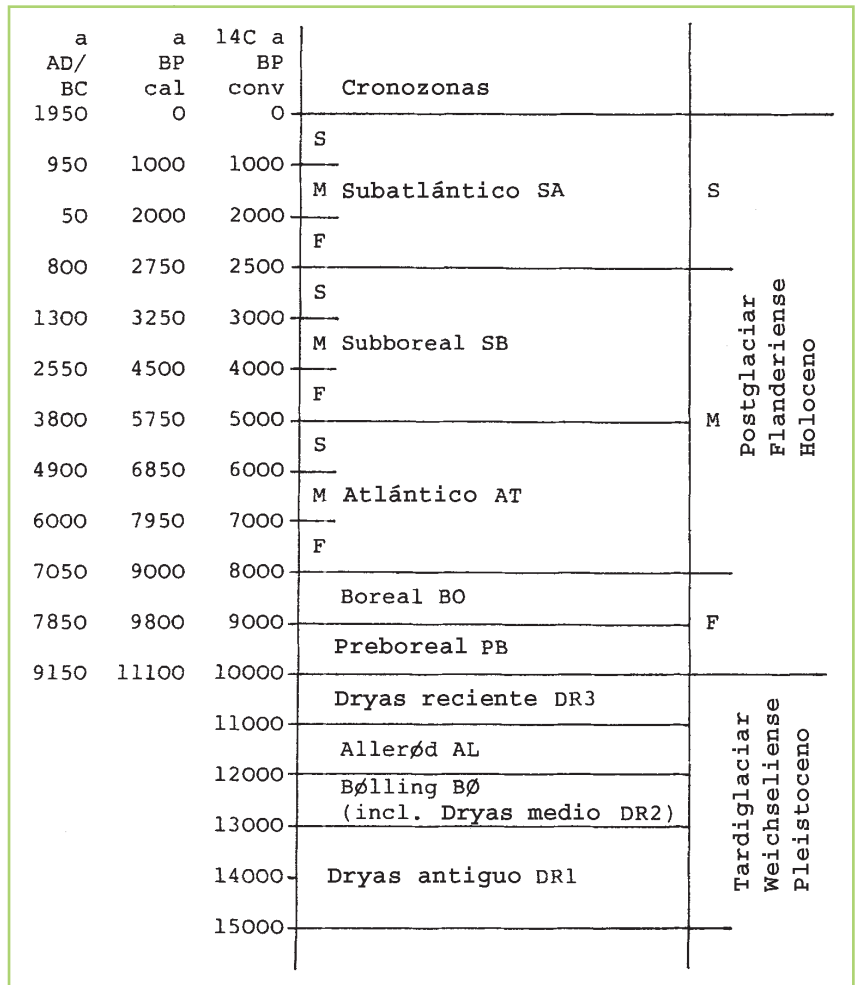


Figura 14. División climatostratigráfica del Tardiglaciario y el Holoceno. F: temprano; M: medio; S: tardío (de Lang 1994).

10.000 BP (comienzo del Holoceno) de -70 ó -60 m, en 8.000 (comienzo del Atlántico) BP de -25 a -20 m y en 5.000 BP (comienzo del Subboreal) de -5 m. Además, al desaparecer el enorme peso del casquete glaciario noreuropeo, amplias regiones septentrionales han experimentado una elevación en altitud por el alivio que ello ha supuesto.

El retroceso de los glaciares no fue continuo, sino que hubo fases de rápida fusión alternando con otras de parada, o incluso de ligero avance, de los hielos (Fig. 15). Desde el máximo glaciario de hace 20.000 años, donde el inlandsis noreuropeo alcanzaba los alrededores de Berlín y el británico el sur de Gales e Inglaterra, hasta el inicio del Holoceno se registra un retroceso lento y con ralentizaciones que dura hasta los 15.000 años BP. De ahí en adelante la fusión de hielo se acelera hasta los 11.000-10.000 años BP, donde tiene lugar una nueva ralentización. En ese momento, es decir, a inicios del Holoceno, el Inlandsis europeo ocupa ya sólo el centro y norte de Fennoscandia y del británico solo queda un pequeño resto en la montañas de Escocia (Fig. 16). Por último, en las primeras cronozonas del Holoceno tiene lugar una

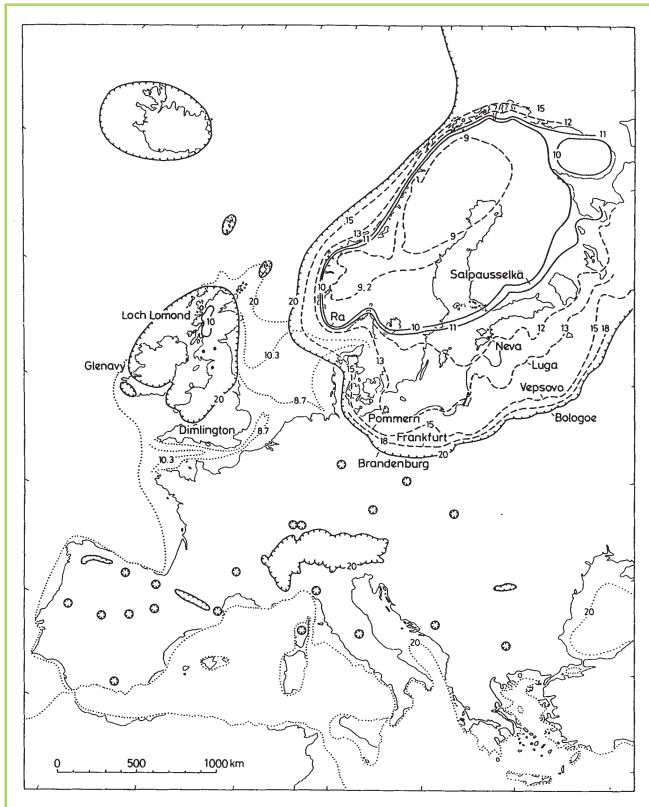


Figura 15. Límites de los hielos y líneas de costa entre los 20.000 y los 8.000 años BP. Los números en kiloaños (de Lang 1994).

rápida fusión del hielo que quedaba, de modo que en menos de 2.000 años (hacia la segunda mitad del Boreal) desaparece totalmente el inlandsis noreuropeo y los glaciares de montaña quedan reducidos a sus actuales dimensiones, o incluso menos.

En cuanto a la evolución de la vegetación, el transcurso de los acontecimientos en el Tardiglaciario y el Holoceno se puede estructurar resumidamente de la siguiente forma (Pott 2000) (Fig. 17):

1. Durante los interestadios consecutivos de Bølling y Allerød (entre 12.550 y 11.450 BP), el abedul y el pino se extendieron ampliamente por territorios no forestados de la Europa central y septentrional a favor de una elevación de las temperaturas, especialmente las estivales que llegaron a alcanzar valores entre 12 y 16° de media para Julio en Centroeuropa. En la Península Ibérica las formaciones estépicas predominantes en su interior durante las fases pleniglaciares, se retraen frente al avance de los caducifolios desde el norte y noroeste y los perennifolios desde el sur y este (Rodríguez Tarroso 2007).

2. Tras el interestadio del Allerød, sobreviene el estadio del Dryas reciente, el último de la glaciación Weichseliense (entre 11.450 y 10.000 BP), con un nuevo enfriamiento y un retroceso de los bosques que se habían extendido, los cuales se abrieron o fueron otra vez reemplazados por tundra. Tras este último pulso de la

glaciación, comienza una mejoría franca que marca el comienzo del Holoceno con una vuelta a la tendencia expansionista de *Pinus* y *Betula* en la Europa centro-septentrional.

3. El Holoceno. La cronozona Boreal (10.000 a 8.000 BP aproximadamente), en cuya primera parte algunos autores diferencian un período Preboreal, es un tiempo de veloz incremento de las temperaturas que culmina con un máximo térmico: hasta 2 a 3° C más altas que las actuales, lo que significa de 17 a 19° de temperatura media en Julio en Centroeuropa. Simultáneamente, en las zonas tropicales sometidas a régimen pluviestacional las precipitaciones se incrementaron en este período a causa del aumento de la circulación monzónica que hubo por la aparición de potentes zonas de bajas presiones en los continentes como consecuencia del calentamiento diferencial que producían las altas temperaturas (sobre todo los calurosos veranos) en relación con los océanos limítrofes, aún fríos. Por ello las lluvias tropicales estacionales eran más copiosas que ahora y las regiones áridas y desérticas ocupaban un espacio más reducido (Bartlein 1988). Esta fuerte mejora climática causa en Centroeuropa una sustitución generalizada de los primeros bosques de pinos y abedules que colonizaron el área

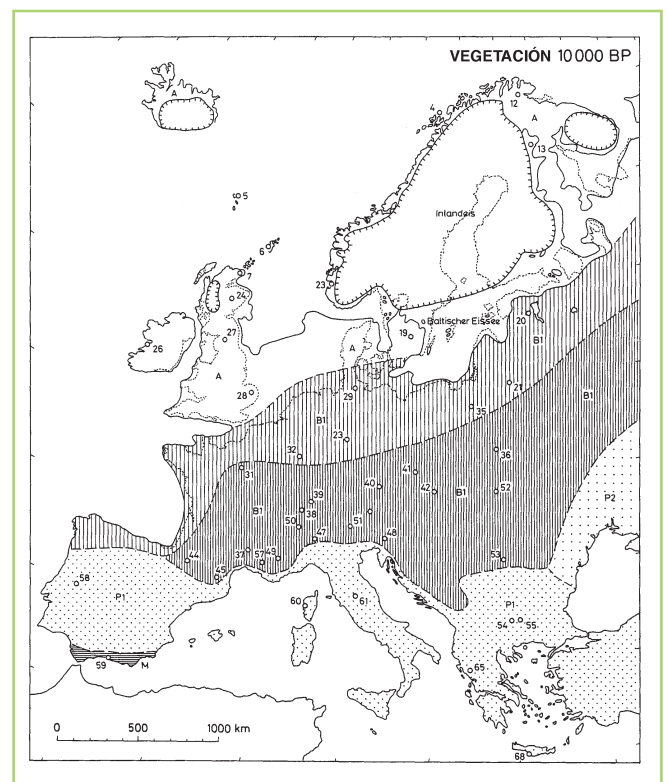


Figura 16. La vegetación de Europa hace 10.000 años (fin del Dryas reciente). A (blanco): Vegetación Ártica (tundra); BI (rayado laxo): Bosque boreal con abedules dominantes B1 (rayado denso): Bosque boreal con pinos (*Pinus sylvestris*) dominantes; M: Bosques mediterráneos esclerofilos siempreverdes (*Quercus ilex* dominante); P1: Estepa arbolada con *Quercus* y otras especies planifolias decíduas; P2: Estepa (de Lang 1994).

por robledales con olmos y arces; en zonas altas se establece *Picea*. El óptimo climático se prolonga en el período Atlántico, en el que las temperaturas estivales se mantuvieron entre 1,5 y 2° C más altas que las actuales, además de iniciarse un aumento de la pluviosidad en la Europa templada. En consecuencia se estabilizó el panorama de dominio de los bosques caducifolios, con *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*, *Fraxinus excelsior*, *Acer* y *Alnus glutinosa* en los registros polínicos. También en este período Atlántico,

que duró unos 3.000 años, se produjo un notable avance de la vegetación esclerofila y termófila mediterránea en los países del sur de Europa. Este dominio de los robledales dura unos 4.000 años hasta el fin del período Atlántico y el comienzo del Subboreal (4300 a 3000 BP), en donde se inicia un descenso de las temperaturas (cerca de 16° en Julio) y un incremento de las precipitaciones que viene acompañado de la expansión de *Fagus* y de *Abies* (Fig. 18).

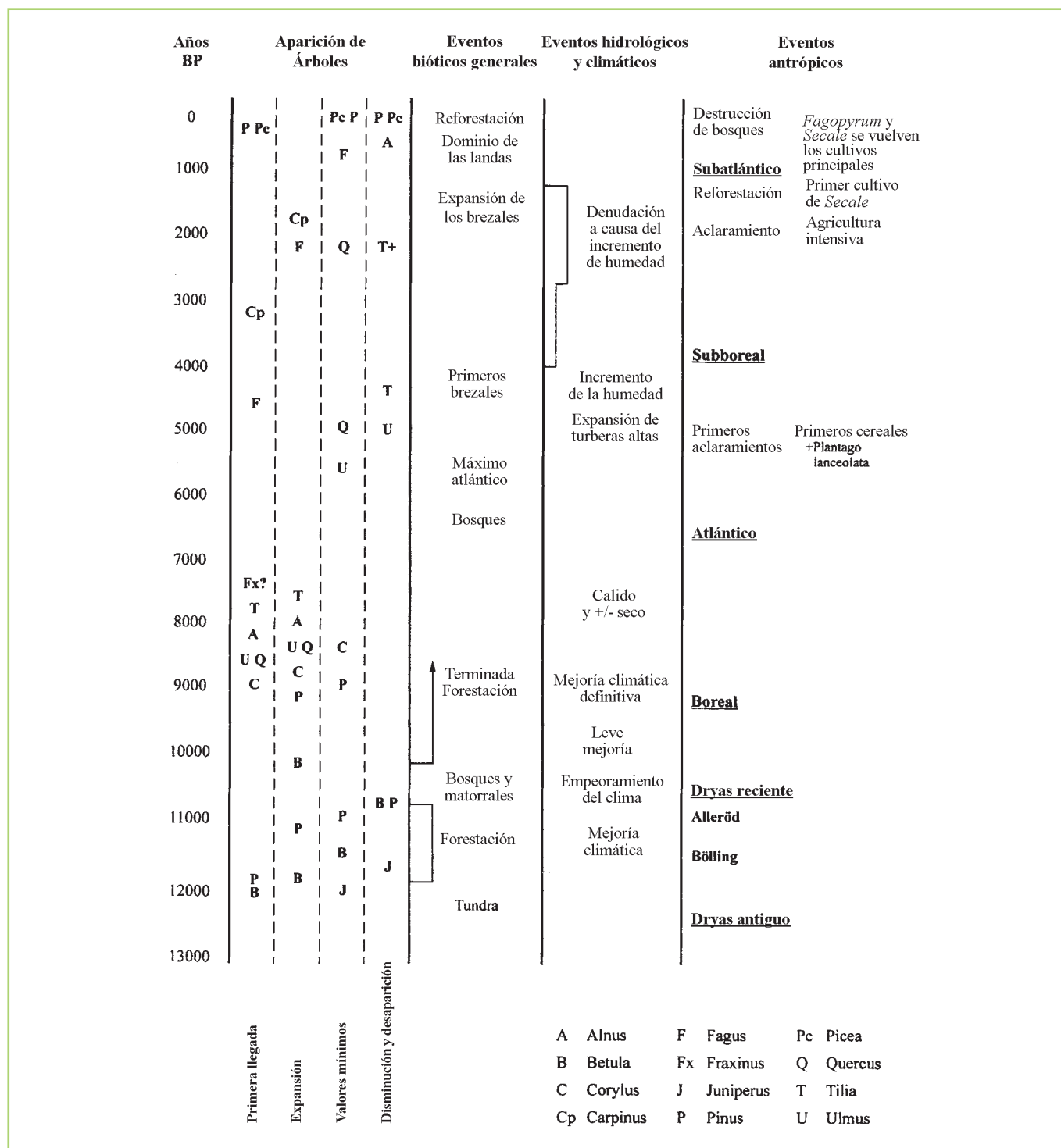


Figura 17. Estratigrafía de eventos para el Tardigaciar y el Holoceno en Europa central (de Pott 2000).

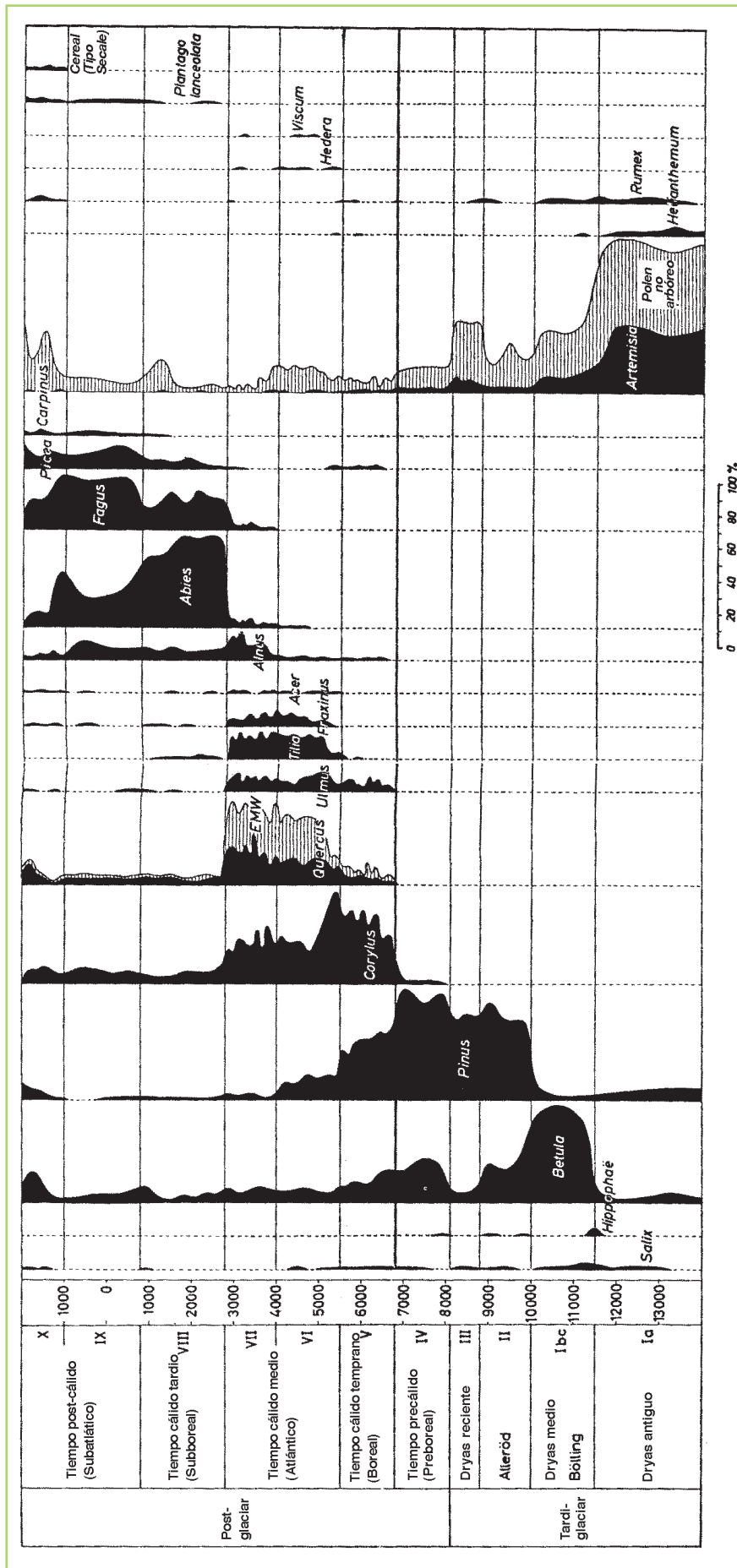


Figura 18. Diagrama polínico simplificado del Horbacher Moor (Selva Negra) (de Dierschke 1994).

Durante las fases más frías de la glaciación de Weichsel, estuvo la mayor parte de Europa sin bosques, quedando su parte norte más las zonas altas de las montañas, bajo el hielo. La subida de temperaturas del final del Tardiglacial y comienzos del Holoceno fundió los hielos y los bosques comenzaron a extenderse por el continente a partir de los refugios. La reforestación postglacial tuvo diferentes velocidades en función de la abundancia de tales refugios y el éxito del avance y expansión de las diferentes especies también fue dependiente del número y distribución de las poblaciones que habían sobrevivido en ellos. No fueron las mismas las posibilidades de una especie que había quedado confinada en numerosos y regularmente distribuidos refugios pleniglaciares que las de otras cuyas únicas poblaciones de partida a la hora de la recolonización eran unas pocas relegadas a lejanas y aisladas montañas meridionales.

La expansión que cada especie ha experimentado en el Holoceno depende de varios factores: 1) de sus particulares exigencias en cuanto a las temperaturas que determinan el momento de inicio de su expansión - al principio sólo pudieron extenderse las especies más resistentes al frío, 2) de su propia capacidad de migrar o avanzar (velocidad de migración potencial), que depende de la cantidad, naturaleza y sistema de dispersión de sus diásporas así como del tiempo que tarda en producirlas (edad mínima de comienzo de producción de semillas, período de vecería, etc.), 3) de la competencia con otras especies, en la que tiene una gran importancia el efecto de primera ocupación, relacionado con la disponibilidad de refugios glaciares en cercanías, 4) de los avatares climáticos, que favorecen o entorpecen la progresión de unas u otras especies, cambiando incluso las condiciones de competencia entre ellas en fases de clima diferente, y 5) de la influencia del hombre, que es impor-

tante en el Holoceno, particularmente en sus últimos milenios, en los que ha pasado a ser el principal modelador del paisaje europeo.

Las principales especies arbóreas europeas sobre las que hay registro polínico de su avance a lo largo del Holoceno, se pueden dividir en tres grupos: a) los árboles protocráticos como *Betula pubescens*, *B. pendula* o *Pinus sylvestris*, cuyas áreas en el Tardiglaciario ocupaban ya amplias zonas de Europa con tal de que no estuvieran bajo el hielo, b) los mesocráticos como *Quercus*, *Corylus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Alnus*, etc., que se extendieron con rapidez por el centro, oeste y norte de Europa en los primeros milenios del Holoceno, y c) los telocráticos como *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Picea abies* y *Abies alba*, que se expandieron por el este y sur del continente al principio del Holoceno, para extenderse por el resto en las fases más recientes (hay que señalar que *Carpinus* fue una taxon mesocrático en los interglaciares del Pleistoceno antiguo y medio).

LA EXPANSIÓN DE *Fagus sylvatica* EN EL HOLOCENO

Fagus sylvatica es, sin lugar a dudas, una especie arbórea relevante en la vegetación actual de la Europa templada y, por ende, del norte peninsular; por lo que su historia a lo largo del Holoceno, reconstruida mediante múltiples observaciones en todo el continente, es de interés primordial. Se trata de una especie típicamente montana que ocupa los niveles medios y medio-altos de las montañas del sur de Europa a la vez que las tierras llanas y bajas del norte de Alemania y Francia, de Dinamarca, y del sur de Inglaterra o Suecia.

Su expansión holocena ha sido reconstruida a la luz de los datos que se han ido acumulando tras múltiples pros-

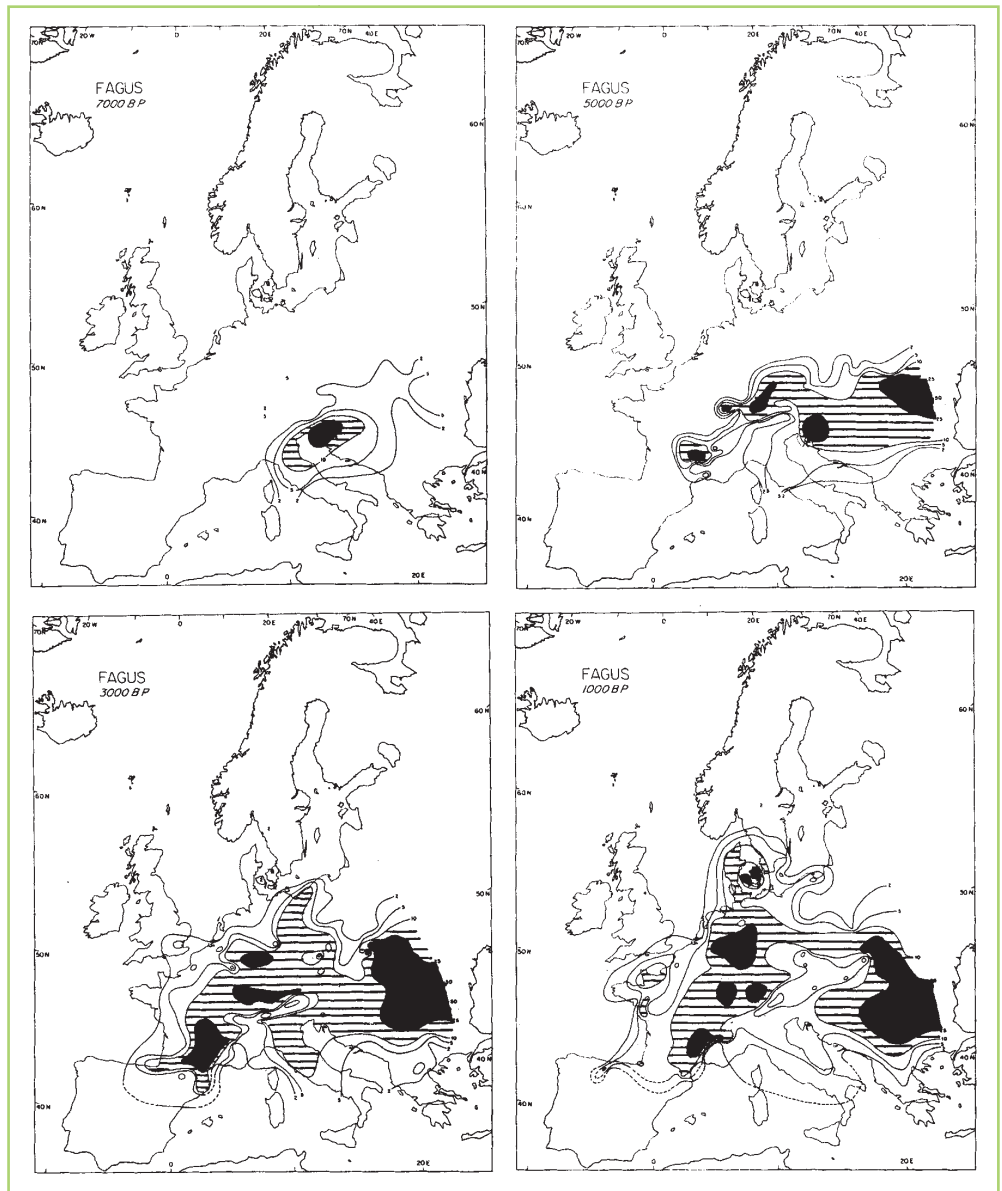


Figura 19. Mapas isopolínicos postglaciares que muestran la distribución de *Fagus sylvatica* (según Huntley & Birks 1983 modificado). Las isolíneas señalan porcentajes de polen de haya en el conjunto del espectro polínico. Las zonas con más del 25% están en negro, por encima del 10% en rayado (de Dierschke 1994).

pecciones en gran parte del continente. Una primera reconstrucción, postulada por Huntley & Birks (1983), sostiene un origen suroriental del haya actual, que quedó confinada en los refugios balcánico-dináricos durante el Weichseliense. Su conquista de Europa (Fig. 19) pasa por tres fases: a) un comienzo bastante lento en el Holoceno temprano, b) una conquista de los territorios de la Europa central y oriental más los Alpes en el Holoceno medio, y c) una expansión por el norte y oeste del continente en los últimos milenios (Huntley 1988). Esto significa que no alcanzó la Península Ibérica hasta esta última fase, lo cual fue avalado por las observaciones de Peñalba (1989, 1994).

Otra hipótesis, fundamentada en una abundante colección de registros polínicos que incluyen testimonios de refugios ibéricos para el haya, sostiene que desde las

diferentes zonas refugio en el sur de Europa en el último período glacial: Grecia, la zona del Adriático, los Alpes meridionales, los Apeninos, los Pirineos y los Montes Cantábricos y Norportugueses (Ramil Rego et al. 1996, Ruiz Zapata et al. 1995), el haya se extendió por Europa siguiendo varias rutas. La principal parece ser la oriental que parte de los Balcanes y recorre los Alpes Dináricos hasta los Alpes Orientales, de ahí alcanza los macizos de Bohemia a través del valle del Danubio, para llegar hasta las llanuras del norte de Alemania, Dinamarca y Polonia; incluso traspone el Báltico y alcanza el extremo sur de Suecia. La central parte de los Apeninos meridionales y llega a los Alpes occidentales, fundiéndose a partir de ahí con la anterior en la Europa central. La vía occidental o "Ibérica" parece que tuvo una participación modesta en las recolonizaciones (Magri et al. 2006).

Esta expansión masiva y veloz coincide, sobre todo en las últimas fases, con el incremento de precipitaciones y el descenso de la continentalidad climática del final del Subboreal, cambios claramente favorecedores de los requerimientos ecológicos del haya. Ello ha producido, al tiempo que veranos menos calurosos, inviernos cada vez menos fríos, permitiendo su avance en las regiones septentrionales; el límite oriental actual de *Fagus sylvatica* (Polonia, Cárpatos) parece determinado precisamente por la continentalidad.

En cualquier caso, teniendo en cuenta que los especímenes de *Fagus sylvatica* precisan tener unos 40 años de edad para empezar a producir semillas, cuya vecería es además del orden de 6 a 7 años, se estima que para cubrir las distancias que suponen las migraciones desde el sur al norte de Europa, han hecho falta entre 10 y 20 generaciones de hayas. Ello solo ha podido ser posible contando con que en la dispersión de sus propágulos hayan colaborado algunos agentes dispersantes, como ciertos animales y tal vez la corriente de los ríos, habida cuenta de que las cúpulas y los hayucos pueden flotar en el agua (Pott 2000).

Tampoco puede dejar de pensarse que la influencia humana debió de tener un papel decisivo en esta expansión, ya que para entonces el hombre había alcanzado el estado cultural del Neolítico y su impacto sobre los ecosistemas terrestres era ya importante. Posiblemente, la apertura de claros en el bosque, al modificar las condiciones de competencia entre las diferentes especies arbóreas, favoreció a una especie oportunista como el haya en su avance por el continente.

En reconstrucciones de la historia de la expansión de otras especies arbóreas por la Europa que quedaba libre de los hielos tras las glaciaciones, cabe señalar a los *Quercus* caducifolios (*Q. robur* y *Q. petraea*), que a partir

de claros refugios en el norte peninsular repoblarían gran parte de Europa occidental (oeste de Francia e Islas Británicas); otros refugios en Calabria y los Balcanes serían los que aportarían los contingentes que hoy ocupan Europa central y oriental. *Alnus glutinosa* tuvo también, entre otros, algunos refugios en el sur de España (Comes & Kadereit 1998).

LA PENÍNSULA IBÉRICA

Como en el caso de las otras penínsulas del sur de Europa, su quebrada orografía y su posición meridional un tanto alejada de las formaciones glaciares que se originaron en el continente durante las fases frías del Pleistoceno, hizo de la Península Ibérica una de las regiones europeas en las que hubo importantes zonas de refugio para la flora y vegetación de los interglaciares, particularmente es sus regiones periféricas. Asimismo, y por idénticos motivos, el modelo de sucesión de los acontecimientos elaborado para Centroeuropa no cabe ser aplicado aquí de forma general; tan sólo los territorios de la franja septentrional pueden asimilarse a dicho modelo, y con las reservas y salvedades que convienen al caso.

En el territorio noribérico, la glaciación de Weichsel provocó la formación de glaciares de montaña en los tramos elevados de los Pirineos, la Cordillera Cantábrica y las sierras Noribéricas (Demanda, Urbión-Cebollera, Moncayo). El resto del territorio quedó libre de hielos pero sometido a un riguroso clima que determinaba una vegetación mayoritariamente desarbolada.

En la Iberia septentrional, actualmente incluida en la región Eurosiberiana, el esquema de la evolución del clima y la vegetación se asemeja al de la Europa templada al norte de los Alpes y Pirineos. Durante los máximos glaciares, se detecta una vegetación dominada por herbáceas, sobre todo gramíneas y ciperáceas con ligulifloras, indicadoras de una vegetación tundral en los tramos altos de la Cordillera Cantábrica y los Pirineos. Solo hay una reducida representación de polen arbóreo, básicamente de *Pinus*, *Betula* y *Juniperus*, que debía corresponder a poblaciones refugiadas en biotopos favorecidos. Los elementos caducifolios estaban confinados en las zonas costeras junto con algunos representantes mediterráneos esclerofilos como *Laurus nobilis*, *Quercus ilex*, *Arbutus unedo*, *Prunus lusitanica*, *Phillyrea latifolia* y otros. Se estima que hace 15.000 años, al inicio de la suavización tardiglacial, la temperatura era unos 10° inferior a la actual (Blanco Castro et al. 1997, Rodrigues Tarroso 2007). A partir de ahí suceden una serie de oscilaciones que ya han sido comentadas (interestadios de Bølling y Allerød, estadio de Dryas reciente, etc.), que terminan

con el comienzo del Holoceno y la rápida mejoría térmica que tiene lugar, de modo que en el 8.000 BP las condiciones ya se asemejan a las actuales.

Los bosques experimentan avances y retrocesos al compás de estas oscilaciones, de modo que en el preboreal se registra una recuperación de los bosques de *Pinus sylvestris* y *P. uncinata* junto con *Betula* en las laderas pirenaico-cantábricas y una expansión de los robledales en las zonas bajas. En los períodos Boreal y Atlántico, continúa la progresión de los bosques caducifolios, principalmente robledales, que llegaron a ocupar los tramos inferiores y medios de las montañas; probablemente *Quercus robur* ocupó las zonas bajas (colino) y *Q. petraea* las de media montaña (montanas). El bosque mixto caducifolio (bosque mesofítico de *Pulmonario-Quercion roboris*) se desarrolló en las zonas bajas de suelos profundos y los encinares de *Q. ilex*, con madroños, olivillos, laureles y aladiernos (encinares cantábricos) ocuparon, también en niveles inferiores preferentemente, biotopos xéricos sobre suelos esqueléticos y zonas con mucha pendiente. Básicamente se alcanzó el modelo de distribución de las principales unidades de vegetación que impera actualmente, a falta de la aparición del haya.

A partir del Subboreal, y de forma más intensa en el Subatlántico, se produce la irrupción de *Fagus sylvatica* en el paisaje pirenaico-cantábrico. Ocupa, favorecida por un leve descenso de las temperaturas, la oceaneización del clima y el incremento de las precipitaciones, los tramos de media montaña (piso montano o supratemplado) de las cadenas y vertientes más lluviosas, desplazando a los bosques de *Quercus* que antes las ocupaban (*Q. petraea* y *Q. pubescens* principalmente). Esta invasión, contemporánea a un cierto incremento de los pinares y abedulares subalpinos, tiene lugar, bien a partir de refugios locales situados en fondos de valle, cañones y otros lugares en los que *Fagus sylvatica* pudo haber sobrevivido los rigores de la última glaciación, o bien tras haber alcanzado el haya nuestro territorio procedente del este tras recorrer un largo camino migratorio desde los refugios balcánicos, como sostienen Huntley & Birks (1983) y Peñalba (1989, 1994). Además de los sedimentos polínicos recientemente investigados, en los que aparece polen de *Fagus* en localidades noribéricas con antigüedades superiores a las que se indican por quienes postulan una llegada reciente del haya (García Antón et al. 1989, Ramil Rego et al. 1996, Ruiz Zapata et al. 1995), la existencia de numerosas poblaciones actuales en lugares protegidos en las zonas bajas de las cordilleras Cantábrica, Pirenaica e Ibérica septentrional, tanto en la vertiente cantábrica como en la mediterránea, nos indica la alta probabilidad de la existencia de tales refugios.

Como residuo de la antigua ocupación del piso monta-

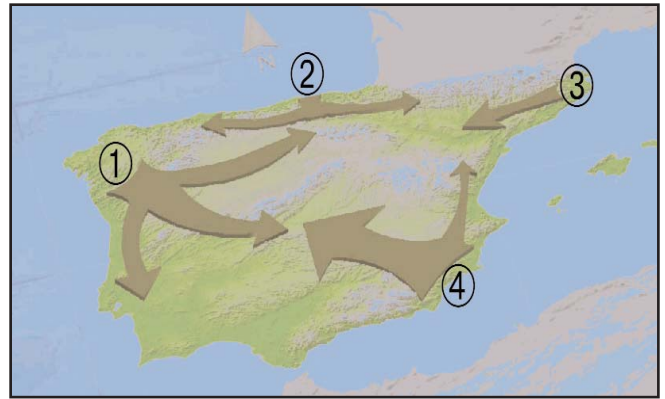


Figura 20. Recolonización holocénica del interior de la Península Ibérica por parte de los distintos grupos de especies arbóreas a partir de los refugios periféricos: 1 *Alnus*, *Betula*, *Castanea*, *Quercus* decídúos; 2 *Fagus*; 3 *Olea*; 4 *Pistacia*, *Olea*, *Quercus* perennifolios, (de Rodríguez Tarroso 2007).

no por *Quercus petraea* en el ámbito cantábrico, quedan numerosos pies de roble albar dispersos dentro de las masas de haya, e incluso hay zonas donde se conservan bosques notables de este roble, como en Muniellos (Asturias), portillos de La Sía y Lunada (Burgos-Cantabria), solana del Gorbea (Álava), umbría del Aloña (Guipúzcoa) o los valles altos de los ríos Urrobi e Irati (Navarra). En cuanto a las coníferas, ocuparon áreas significativas en el mundo cantábrico, pero fueron barridas por los caducifolios en su gran progresión holocénica favorecida por la fuerte oceaneización climática, de modo que actualmente sus poblaciones naturales son residuales, quedando algunos refugios como el de La Puebla de Lillo (León). Se postula que una temperatura media del mes de Julio inferior a 10° determina un orotemplado (subalpino) desprovisto de árboles (coníferas) y el límite del bosque es marcado por los hayedos supratemplados. En los Pirineos, donde la continentalidad climática es mayor, subsisten tanto los bosques subalpinos de *Pinus uncinata* como los altimontanos de *Pinus sylvestris* var. *pyrenaica*, al igual que en el Sistema Ibérico septentrional (sierras de Neila, Urbión y Cebollera) lo hacen los de *Pinus sylvestris* var. *iberica*.

Los abetales se extendieron por el supratemplado pirenaico casi simultáneamente a la expansión de los hayedos, pero no alcanzaron el ámbito cantábrico, de donde hoy se hallan ausentes, tal vez por la baja continentalidad climática que caracteriza este territorio.

En el ámbito mediterráneo ibérico, el Tardiglacial estuvo caracterizado por un clima seco y frío (continental) que permitió el establecimiento de una vegetación arbolada abierta participada por enebros y sabinas (*Juniperus*) en vastas áreas del interior peninsular; al igual que otras zonas del ámbito mediterráneo (Quezel 1999). De ellas quedan todavía notables extensiones en las parameras celtibérico-alcarreñas, maestracenses y manchegas (Campo de

Montiel), en las tierras interiores más xéricas de la Depresión del Ebro (Monegros) y, como reliquiales, en algunos enclaves orocantábricos del subsector Picoeuropeo-Ubiñense meridional (valle de Luna, León). Las formaciones de planifolios mediterráneos constituidas básicamente por especies del género *Quercus*, tanto perennifolias (*Q. ilex*, *Q. rotundifolia*, *Q. suber*) como marcescentes (*Q. faginea*) quedaban relegadas a los territorios costeros de la periferia oriental y meridional, en donde subsistían otras estirpes mediterráneas termófilas como *Pistacia lentiscus* u *Olea europaea* var. *sylvestris*. El Holoceno supone una suavización del clima que permite el asalto a la Meseta y a los demás territorios del interior por los planifolios, que reemplazan en gran medida a los sabinares (Fig. 20). En esta progresión, los quejigares y carrascales se adueñaron de vastas zonas antes dominadas por los *Juniperus*, pero en este avance fueron empobreciéndose progresivamente en los elementos más termófilos del bosque esclerófilo mediterráneo (*Quercetea ilicis*). De este modo, los carrascales mesetarios e interiores modernos muestran una acusada pobreza en este tipo de plantas, que es tanto mayor cuanto más continentales (mesetarias) son las condiciones climáticas. De esta manera, actualmente se distinguen con nitidez los escalones que describen las áreas de distribución peninsular de las diferentes especies mediterráneas, resultado de su diferente éxito en la progresión holocénica hacia el centro, procedentes de sus poblaciones-refugio tardiglaciares en las costas del este, sur y suroeste. Un reflejo de ello es el mapa de los pisos bioclimáticos actuales de la Península Ibérica (Rivas-Martínez & Loidi 1999a), dibujado en parte siguiendo las áreas de distribución de algunos de estos taxones.

En este aspecto, y en lo que atañe al norte peninsular, hay que destacar la gran entrada de flora y vegetación mediterráneas que canalizó el valle del Ebro, que remontaron hasta los territorios que ahora pertenecen al sector Castellano-Cantábrico. Los piedemontes meridionales meseteños del Sistema Ibérico Septentrional y de los montes Vasco-Cantábricos presentan la vegetación de carrascales, quejigares y sabinares propia de la Meseta, antes comentada. Una cuestión incierta es la del origen y procedencia de la flora y vegetación mediterráneas de las zonas costeras cantábricas, particularmente conspicuas desde el este de Asturias hasta Guipúzcoa, y cuyo principal exponente son los encinares cantábricos (*Lauro-Quercetum ilicis*). Se ha postulado de forma reiterada sobre su advenimiento reciente en la época del óptimo climático que coincidió con el período Atlántico, que se ha identificado con un "período xerotérmico". En esta fase del Holoceno la flora y vegetación mediterrá-

neas avanzarían por el valle del Ebro alcanzando una ocupación mayor que la actual, que permitiría haberse asomado a algunos de los puertos más bajos de la cadena divisoria de aguas de los Montes Vasco-Cantábricos (G. & J. Montserrat-Martí 1987). Según esta hipótesis, tras haber superado esos collados, la vegetación mediterránea se extendió valles abajo hasta la franja costera donde halló condiciones para una expansión secundaria. En este sentido se ha hablado del "Pasillo del Nervión" (Aseginolaza et al. 1988), que mejor debiera denominarse "Pasillo del Cadagua", por la profusión de elementos mediterráneos que hay actualmente en dicho valle y que se interpreta como el reguero que dejó la gran entrada de flora mediterránea hacia la costa tras sobrepasar el Puerto del Cabrio. Lo cierto es que, si bien es el valle cantábrico que más rastro de flora mediterránea muestra, no es el único ni mucho menos, por lo que cabe suponer que esta entrada fue a través de varios puertos, aunque la del valle del Cadagua (Valle de Mena, Burgos) fuera la ruta más importante. En favor de esta hipótesis están las áreas de distribución de algunas especies termófilas mediterráneas, como *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Clematis flammula*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, etc., cuyas poblaciones costeras en el Cantábrico oriental sólo pueden explicarse mediante esta vía de entrada. Otras especies mediterráneas, como *Quercus suber*, parecen haber alcanzado las costas vasco-cántabras siguiendo un vía costera desde el occidente peninsular a través de Galicia y Asturias, y su llegada a este territorio no tiene por qué haber tenido lugar en este período "xerotérmico", sino que probablemente sea bastante anterior.

Otra interpretación es que al menos parte de esta flora mediterránea es superviviente de poblaciones que quedaron refugiadas durante el Weichseliense y que en el Holoceno han tenido oportunidad de expandirse. Ello implica que estas especies alcanzaron las costas cantábricas en algún momento anterior al de la última glaciación y que han tenido residencia en esta zona desde tiempos relativamente remotos. Esta hipótesis asimila en parte la anterior habiendo algunas especies, como *Prunus lusitánica* o *Laurus nobilis*, que se ajustan a ella.

Lo más probable es que la realidad sea una combinación de las dos hipótesis y que las especies mediterráneas que viven en el tramo oriental de la franja costera cantábrica hayan llegado a este territorio en distintos tiempos y siguiendo rutas diferentes. Todo ello en combinación con una influencia antrópica que se hace perceptible y cada vez más patente en el transcurso de los últimos milenios y que muy bien pudo haber facilitado la migración y expansión de esta flora.

EL CLIMA ACTUAL DE LA COMUNIDAD AUTÓNOMA DEL PAÍS VASCO Y REGIONES LIMÍTROFES



El clima, según algunas definiciones clásicas, es “el conjunto de fenómenos meteorológicos que caracterizan el estado medio de la atmósfera en un punto de la superficie terrestre” (Hann 1882) o “la serie de estados de la atmósfera encima de un lugar en su sucesión habitual” (Sorre 1934). En ellas se hallan presentes dos elementos fundamentales que caracterizan el concepto de clima: su carácter local o territorial; siempre hay una referencia geográfica cuando se habla de clima, es el clima de un lugar, región, país, etc., y su naturaleza estadística; las expresiones sucesión habitual, serie de estados, estado medio, etc., nos hablan de una repetición de las situaciones de tiempo ligada a las estaciones. La disciplina que estudia el clima desde una perspectiva científica es la climatología.

Se consideran tres los componentes básicos del clima: la presión, la temperatura y la precipitación; ello determina que cualquier estudio deba emplear datos barométricos, termométricos y pluviométricos para conocer el clima de cualquier lugar. En el caso de la bioclimatología, o tratado del clima desde la perspectiva de su incidencia sobre los seres vivos, se suele prescindir de los datos barométricos por su escasa o nula influencia sobre éstos. En estricto rigor, el estudio del clima que nos interesa está referido a los vegetales terrestres, por lo que deberíamos hablar de fitoclimatología; no obstante, la naturaleza sedentaria de las plantas, unido a su estrecha relación con las variables atmosféricas de radiación, agua y temperatura, hace de ellas un material inmejorable para el estudio bioclimático. Además, los vegetales constituyen la principal biomasa y constituyen el productor primario de los ecosistemas. Por último, la vegetación es uno de los elementos básicos del paisaje. Por todo ello, nos permitimos la licencia de hacer coincidir bioclimatología con fitoclimatología, usando el primero de los términos a pesar de referenciar todo nuestro estudio mediante las plantas y la vegetación.

En todo estudio climatológico de cualquier región, hay que considerar dos factores determinantes: en primer

lugar la dinámica atmosférica de las masas de aire que, con sus discontinuidades, centros de acción y sistemas frontales, conforman la circulación general en esa región, y en segundo término hay que observar las características regionales, topográficas y orográficas, que modifican las condiciones generales y dan lugar a las particularidades climáticas locales (situaciones de alta montaña, sota-vento y barlovento, efecto Föhn, etc.). El clima del territorio objeto de esta obra, ubicado en el norte de la Península Ibérica, se halla condicionado de forma decisiva por tal situación geográfica (Font Tullot 1983, Capel Molina 2000), por lo que este capítulo se perfila teniendo siempre en cuenta dicha circunstancia.

EL RÉGIMEN CLIMÁTICO GENERAL DEL TERRITORIO NORIBÉRICO

La ubicación geográfica

El norte de la Península Ibérica se halla en latitudes sureuropeas que están afectadas de lleno por el cinturón de vientos dominantes del oeste, en su franja meridional. Ello significa que las perturbaciones del frente polar (al igual que la corriente en chorro del oeste), en constante circulación de oeste a este por el Atlántico Norte, afectan a Europa Occidental de manera permanente causando las precipitaciones que hacen muy lluviosas las costas atlánticas del continente. Sin embargo, hay una oscilación estacional de este tren de perturbaciones, de modo que en verano circula por latitudes altas y en invierno desciende hacia el sur. La corriente en chorro, asociada a estas perturbaciones, se ubica por encima del paralelo 50° en verano, para desplazarse hacia el sur hasta centrarse entre los 30-45° en invierno. Por eso, dichas perturbaciones afectan plenamente a la Península durante el período invernal, mientras que en verano queda a salvo de ellas y bajo el dominio de los anticiclones subtropicales.

Es importante saber que el territorio que nos ocupa se sitúa, dentro del contexto de la circulación atmosférica

general, en una zona que no es productora de masas de aire. Por ello, conviene prestar atención a los centros de acción que determinan las características físicas (temperatura, humedad, velocidad, trayectoria, etc.) de las masas de aire que con más frecuencia le afectan. Para este capítulo hemos extraído información de las obras de Pejenaute (1990), Ruiz Urrestarazu (1982) y Ortubay (1995).

Centros de acción

● *Altas presiones*

Anticiclón de las Azores. Forma parte del cinturón de las altas presiones subtropicales, sufriendo una característica oscilación estacional: en verano asciende hacia el norte, ejerciendo una poderosa influencia sobre la Península, y en invierno se desplaza hacia el sur. Origina tiempo seco y traslada masa de aire subtropical marítimo; por ello, cuando se instala centrado al oeste de la Península, envía este aire hacia las costas cantábricas con una dirección N o NW, originando una nubosidad de estancamiento que a veces precipita en lloviznas.

Anticiclones polares atlánticos. Ocupan el Atlántico Norte tras el paso de las perturbaciones, pudiendo fusionarse con el de las Azores y formar una gran alta que detiene la circulación zonal. En invierno envían aire polar frío desde latitudes muy altas hacia la Península Ibérica, el cual puede ser más marítimo o continental dependiendo de si procede del NW o del N, y da lugar a las olas de frío, con precipitaciones invernales de lluvia o nieve. En verano estabiliza la situación, aunque puede causar nubosidad de estancamiento en la franja costera.

Anticiclones continentales. La masa continental europea en invierno es una zona que origina altas presiones por anomalía térmica. Estas masas de aire frío y seco alcanzan el norte ibérico y producen heladas con alta presión. El carácter macizo y continentalizante de la Península Ibérica favorece la intrusión de estos anticiclones con la formación de un seno secundario.

● *Bajas presiones*

Bajas presiones de Islandia. Constituyen el centro de presiónario más influyente porque empujan las perturbaciones del frente polar hacia latitudes más bajas, poniendo en contacto el aire frío septentrional con el cálido subtropical, lo que da origen a las familias frontales que le son características. Es el responsable de la arribada de estas borrascas a las costas de la Europa Occidental, causando mal tiempo entre el otoño y la primavera.

Depresión de las Azores. Se forma por la llegada de gotas o vaguadas de aire polar marítimo hasta latitudes más bajas, como disgregación de la circulación zonal general. Se produce principalmente en las estaciones equinocciales y,

a pesar de su carácter secundario, provoca precipitaciones importantes en el occidente y centro de la Península y noroeste de África (Marruecos).

Depresión del Golfo de Génova. También se forma por causa de las coladas frías entre otoño y primavera. Provoca precipitaciones importantes en el noreste peninsular, que pueden afectar a regiones interiores vía valle del Ebro.

Depresión térmica del interior peninsular. El calentamiento térmico estival del interior peninsular origina una baja térmica de escasa incidencia en la pluviometría; tan sólo algunas tormentas en verano si hay aire frío en capas altas.

● *Las masas de aire*

Polares. Bien marítimas o continentales, las masas de aire polares pueden alcanzar el norte peninsular en situaciones en las que se combina el anticiclón atlántico de bloqueo prolongado hasta muy al norte con una fuerte borrasca sobre el continente y el Mediterráneo que envía un potente chorro desde latitudes altas. Son situaciones invernales de ola de frío extremo, poco frecuentes.

El *aire polar continental* llega en invierno de la mano del anticiclón continental, originando un tiempo estable, frío y seco. Sin embargo, el *aire polar marítimo* llega del Atlántico Norte y suele alcanzar nuestras costas cargado de humedad adquirida en su largo recorrido por el mar. Hacia el sur, el contacto con aguas más cálidas provoca un recalentamiento del aire por la base de la masa, causando inestabilidad. Es un aire proclive a causar precipitaciones en las zonas costeras e inmediatas, tanto en situaciones anticiclónicas como, sobre todo, en las ciclónicas, que es cuando se registran las mayores descargas.

Tropicales. El *aire tropical marítimo*, generalmente empujado por el Anticiclón de las Azores, suele ser estable y ha adquirido la humedad por su largo recorrido sobre el océano, mientras que el *tropical continental*, proveniente del norte de África, es cálido y seco, causando las olas de calor estivales y otoñales, con sus altas temperaturas y frecuentes calimas.

● *Los frentes y las corrientes principales*

El frente polar. Separa el aire polar del tropical y se asocia a las perturbaciones que reiteradamente vienen del Atlántico Norte hacia Europa. Causa la mayoría de las precipitaciones en el área de estudio.

Las *corrientes del oeste y noroeste* se forman entre las bajas que hay en el norte del Atlántico (a menudo centradas en las Islas Británicas o Bretaña) y las altas subtropicales (Anticiclón de las Azores). Según la posición de ambas, la corriente circulará del oeste o del noroeste. Si

el anticiclón emite una prolongación (dorsal) hacia el norte hasta el punto de que se transforma en un anticiclón atlántico, el chorro de aire vira hacia posiciones cada vez más meridianas hasta transformarse en la *corriente del norte*, que acarrea frentes con chubascos y mal tiempo.

Las *corrientes del este y noreste* son impulsadas por la baja situada en el sur de Europa y el anticiclón atlántico cuando se prolonga hasta Escandinavia. Suelen traer aire frío y seco. La *corriente del suroeste*, empujada por la baja de las Azores, alcanza la costa portuguesa y penetra en el interior provocando lluvias importantes en el centro y oeste peninsular. Al llegar a la Cornisa Cantábrica ya han dejado gran parte de la humedad en las elevaciones que han hallado a su paso y, tras superar las cadenas montañosas noribéricas, se encajan en los valles cantábricos, recalentándose en su descenso hasta el mar en virtud de un acusado efecto Föhn (viento sur).

El contexto geográfico

El Golfo de Vizcaya

El territorio de estudio se halla fundamentalmente condicionado, en cuanto a su clima, por su situación en la orilla oriental de Atlántico Norte. Como ya hemos visto, de esta porción oceánica provienen la mayoría de las situaciones de tiempo que le afectan, tanto las estables como las inestables, y el carácter de regulador térmico del mar ejerce una fuerte influencia atenuante de la continentalidad, principalmente sobre sus zonas costeras. Además hay una circunstancia de gran importancia en esta parte del Atlántico, y es que un ramal de la Corriente del Golfo de México, de aguas cálidas, baña las costas cantábricas, templando aún más las bajas invernales. En el extremo oriental de la costa cantábrica incluso se produce en verano una anomalía térmica positiva que sobrecalienta las aguas del fondo del Golfo de Vizcaya. Éstas suelen superar los 20° en Agosto al tiempo que apenas se alcanzan los 18° en las costas gallegas, incrementando el efecto suavizador del clima así como la carga de humedad del aire en contacto, que luego se traduce en precipitaciones más copiosas en las montañas próximas.

La Península Ibérica

Su forma y constitución: maciza, de costas poco recortadas, vertebrada sobre una meseta central y con la mayoría de sus cadenas montañosas orientadas en dirección E-W, propician una continentalización climática de los territorios que se alejan de la más inmediata proximidad al mar. En el territorio que se considera en esta obra, este efecto resulta evidente y manifiesto, bastando comparar las comarcas centrales de la Depresión del Ebro o de la del Duero con la franja costera cantábrica. Las

situaciones anticiclónicas, con estabilidad atmosférica, propician el calentamiento estival y el enfriamiento invernal de las zonas interiores de la Península. La baja presión de origen térmico que se origina en verano por sobrecalentamiento suele afectar moderadamente las zonas más interiores con la ocurrencia de fenómenos tormentosos, de cierta entidad en lugares como el Sistema Ibérico.

La topografía regional

Todo el conjunto de circunstancias meteorológicas, climáticas y geográficas antedichas influyen en el territorio que nos ocupa, conformando su contexto climático. Éste incide sobre la topografía, la cual modula los fenómenos generales para producir los climas locales que serán definitivamente los que determinen, junto con los factores relativos al sustrato y a la acción antrópica, la distribución de las comunidades vegetales. Podemos distinguir una serie de zonas climáticas en función de la combinación de las circunstancias meteorológico-climáticas con la topografía:

La vertiente cantábrica

Su clima viene fundamentalmente determinado por la influencia marítima: altas precipitaciones, abundante nubosidad y acusada oceaneidad, se combinan con una accidentada orografía estructurada en torno a una sucesión de valles encajados en dirección S-N. En las montañas, las precipitaciones se incrementan con la altitud al tiempo que descienden las temperaturas, registrándose un moderado aumento de la continentalidad en los tramos más internos de los valles. La franja costera es más fría y lluviosa en el sector oriental (Guipúzcoa) que en el resto (Vizcaya, Cantabria), donde además se aprecia un sensible descenso de las precipitaciones de verano. La anomalía térmica positiva estival del fondo del Golfo de Vizcaya y la incidencia de las masas de aire frío del noreste durante el invierno, fenómenos ambos que confluyen en esta zona costera más oriental del ámbito cantábrico, parecen estar detrás de estas diferencias.

Los Pirineos y las montañas de la Divisoria de Aguas

El encadenamiento montañoso que forma este conjunto constituye la pantalla principal contra la que tropiezan las perturbaciones provenientes del norte y noroeste que barren el territorio hacia el sur y sureste. Ello causa abundantes precipitaciones orográficas, sobre todo en las laderas norte, quedando los carasoles y piedemontes meridionales en sombra de lluvias. Debido a su mayor altitud, la nieve es más frecuente en los Pirineos que en los tramos montañosos que hay entre la Navarra Occidental y Cantabria. Esta diferencia de altitud de los

montes vasco-cantábricos con relación a los de las cordilleras Cantábrica y Pirenaica determina la existencia del llamado "Portillo Vasco", ventana por donde las perturbaciones del primer y cuarto cuadrantes, penetran hacia el interior peninsular con más facilidad, incidiendo así más directamente sobre las montañas del frente norte del Sistema Ibérico Septentrional (Demanda, Cameros). Además el Portillo Vasco propicia la torsión hacia el sur de los flujos de oeste, paralelos a la dirección general del alineamiento cantábrico-pirenaico. Este viraje hace que masas de aire marítimo penetren hacia el interior en busca del valle del Ebro, causando un incremento de las precipitaciones orográficas en las montañas interiores vascas. Cuando la situación es del sur o suroeste, el efecto es inverso, produciéndose un recalentamiento y desecación del aire cuando baja por los valles cantábricos hacia el mar.

El Prepirineo y las depresiones y montañas intermedias y exteriores

Las alineaciones montañosas sucesivas que se interponen en esta franja van vaciando de humedad el aire del norte-noroeste que, ya traspuesta la cadena axial divisoria de aguas, barre este territorio. Ello determina un fuerte contraste, en cuanto a lluvias y nieblas, entre solanas y umbrías que se va acentuando hacia el sur; hasta mostrarse drástico en las sierras exteriores, como en las de Cantabria-Codes, Lóquiz, Perdón, Leyre, etc. Las depresiones y valles que se alojan entre las sierras son menos lluviosas que las umbrías de éstas y sufren con una notable frecuencia fenómenos de inversión térmica invernal que son responsables de una relativamente alta incidencia de las heladas. Todo este conjunto se torna más continental hacia el este, en el tramo prepirenaico, mientras que hacia el oeste se acentúa la mediterraneidad, básicamente en lo referente a una mayor sequía de verano o distribución de las lluvias con un mínimo estival más acusado. En la cadena divisoria de aguas hay un serie de puertos o tramos donde las montañas son menos elevadas, lo que facilita la entrada de las nubes del norte-noroeste hacia las depresiones intermedias, haciéndolas más lluviosas y oceánicas en esos puntos. Es el caso de las comarcas alavesas de Murgia-Izarra (puerto de Altube), de Otxandiano-Legutiano (puertos de Barazar-Kruzeta-Arlaban) y las navarras de Alsasua-Etxarri-Aranaz (puertos de Otzarute-Etxegarate-Lizarrusti) y Lekunberri (puertos de Azpiroz-Huitzi). En cuanto a las condiciones térmicas, en comparación con los valles de la vertiente cantábrica, esta franja es claramente más fría, a causa de su mayor elevación sobre el nivel del mar.

En lo referente a la continentalidad y a la distribución

estacional de las lluvias, hay un gradiente este-oeste en esta franja geográfica que tiene ciertas repercusiones en la distribución de las comunidades vegetales. Los tramos más occidentales son más oceánicos que los del Prepirineo (Loidi & Herrera 1990), mientras que las precipitaciones de verano son proporcionalmente más abundantes hacia el este (Fillat 1982). Ello determina la presencia de quejigares en el tramo occidental y su reemplazo por robledales de roble peloso en el oriental.

La Depresión del Ebro

El confinamiento de la Depresión del Ebro en el triángulo montañoso que la rodea causa una continentalización y una aridización climáticas que le son características. Este efecto es más acusado en el centro de la Depresión, lo que se conoce como Los Monegros, el Bajo Aragón y comarcas adyacentes. En todo caso, este territorio se halla bajo unas condiciones climáticas genuinamente mediterráneas, con zonas semiáridas y con tendencia estépica. No obstante, el cuerno noroccidental de este triángulo es el más influido por el Atlántico y el más alejado del mar Mediterráneo, quedando este matiz reflejado en su clima. Esta influencia occidental sufre un gradiente descendente, a veces muy pronunciado, desde las Sierras Exteriores, que a menudo significan el límite bioclimático entre el clima Templado y el Mediterráneo, y el eje de la Depresión recorrido por el río Ebro. Esta influencia también se atenúa a medida que se transita desde la Rioja Alta hacia el núcleo aragonés de la Depresión, pasando por la Rioja Baja, la Ribera Tudelana, Las Bardenas y las Cinco Villas.

Las montañas y valles del Sistema Ibérico Septentrional

El clima de este amplio conjunto montañoso está influido por dos circunstancias principales: A) Su carácter mesetario que le vincula a las tierras altas del interior ibérico, con sus condicionantes de continentalidad y de aridez estival. B) Su proximidad al mundo cantábrico, del que recibe intensa influencia mediante las perturbaciones que se cuelan hacia el sur por el Portillo Vasco y que, tras sobrevolar La Rioja, causan copiosas precipitaciones en las laderas norte de las montañas, particularmente en los macizos más destacados hacia septentrión, como el de la Demanda. La combinación de ambas condiciones, que se dan con diferente intensidad dependiendo de la zona que se trate, compone el clima de cada lugar. De forma general, las vertientes orientadas hacia el norte y las zonas altas de las montañas suelen ser muy húmedas merced a las precipitaciones orográficas a las que hemos aludido, habiendo amplias zonas en las que el verano es lo suficientemente lluvioso como para que el clima se pueda considerar Templado y no

Mediterráneo. El carácter mediterráneo de meseta se manifiesta más en las comarcas meridionales, orientadas hacia el sur y al abrigo de las perturbaciones oceánicas.

LA CLASIFICACIÓN BIOCLIMÁTICA

La definición climática de los territorios en base a una tipología que se ajuste a los umbrales observables en la variabilidad territorial de la vegetación es un objetivo netamente bioclimático y proporciona un instrumento descriptivo idóneo para la explicación de las relaciones clima-vegetación. En este sentido, se han ensayado numerosas clasificaciones de alcance y precisión diversos, pero en su mayoría muestran una resolución muy baja para una relación entre el tipo de clima-tipo de vegetación que tenga la suficiente precisión y carácter explicativo. La tipología climática ha sido tradicionalmente muy grosera y no ha sido posible establecer una relación satisfactoria con una tipología de la vegetación climatófila (dependiente básicamente del clima). Sin perjuicio de las muy meritorias aproximaciones habidas, el avance habido en este campo ha venido propiciado por dos factores principales

1. El volumen y calidad de la información meteorológica accesible en el mundo. Todas las clasificaciones antiguas debieron hacerse en un escenario de gran escasez de datos fiables: pocas estaciones y muy desigualmente repartidas, con vastas áreas del planeta "vacías", series cortas, interrupciones en las medidas, etc. En la actualidad, estas carencias, sin haber desaparecido ni mucho menos, sí ha disminuido en gran medida.
2. El uso de las variables climáticas de forma independiente, al igual que las dimensiones de un sistema vectorial, donde cada vector representa un parámetro con significación para la vegetación. La combinación de parámetros (índices) es posible y aconsejable cuando ello ayude a una más precisa explicación de la distribución de la vegetación climatófila, pero siempre pueden disociarse y conservar su independencia original.

Las aproximaciones más recientes y ajustadas en el estudio de la reciprocidad clima-vegetación se deben a S. Rivas-Martínez, quien ha ido perfeccionando y consolidando su sistema en sucesivas aportaciones (Rivas-Martínez 1981, 1995, 1996, 2007, Rivas-Martínez & Loidi 1999a, Rivas-Martínez et al. 1999, Fernández-González 1997, Loidi et al. 1997). En ellas, se procede de manera que los parámetros termométricos se conjugan con los pluviométricos para producir una clasificación ombrotérmica que se adapte a la topografía y condiciones de cada territorio. Esta tipología ombrotérmica (**pisos bioclimáti-**

cos: termotipos y ombrotipos) se encaja dentro de los llamados **macroclimas**. Éstas son las unidades amplias (se reconocen sólo cinco en el mundo: *Tropical, Mediterráneo, Templado, Boreal y Polar*) que se separan principalmente por criterios térmicos, y que coinciden con las grandes cinturas latitudinales del planeta; sólo el macroclima Mediterráneo se separa del Templado por su particular estacionalidad en las lluvias. Dentro de cada uno de estos macroclimas se distinguen sus particulares unidades ómblicas y térmicas, que llamamos pisos bioclimáticos y cuya nomenclatura está determinada por el uso de los prefijos *infra-, termo-, meso-, supra-, oro- y crioro-*, en el caso de los termotipos y de los términos *ultra-hiperárido, hiperárido, árido, semiárido, seco, subhúmedo, húmedo, hiperhúmedo e ultrahiperhúmedo*, en el de los ombrotipos.

Además, dentro de cada macroclima se diferencian una serie de **bioclimas** en función de dos variables: el grado de aridez y la continentalidad (que se suele expresar mediante la amplitud térmica). Así, dentro del macroclima Mediterráneo hay los bioclimas mediterráneo *hiperdesértico, desértico, xérico y pluviestacional*, cada uno con la versiones oceánica y continental.

En el territorio considerado en este trabajo, sólo hay representados dos macroclimas: el Templado y el Mediterráneo, cuya diferencia fundamental es, para el caso del Mediterráneo, que hay al menos dos meses en verano en los que la precipitación es menor que el doble de la temperatura ($p < 2t$). El macroclima Templado se halla en su versión oceánica y el Mediterráneo en la pluviestacional-oceánica y en la xérico-oceánica (hacia la parte central de la Depresión del Ebro). En el bioclima Templado oceánico hay un variante de gran importancia por su significación vegetacional: la variante **submediterránea**. En ella, al menos en un mes del verano, la precipitación es menor que el doble de la temperatura.

No obstante, en un territorio de un tamaño como el que nos ocupa, el uso únicamente de los macroclimas y bioclimas proporciona una tipología demasiado corta toda vez que se hallan involucradas muy pocas unidades, del todo insuficientes como para expresar una reciprocidad clima-vegetación con el detalle requerido. Para ello se hace indispensable recurrir a los pisos bioclimáticos: termotipos y ombrotipos, de los que podemos distinguir los siguientes:

Templado: Termotemplado, Mesotemplado, Supratemplado, Orotemplado y Criorotemplado.

Mediterráneo: Mesomediterráneo y Supramediterráneo.

El cuadro siguiente define los tipos (bioclimas y pisos: termo y ombrotipos) y los mapas de la figura 21 muestran su distribución territorial.

Clasificación bioclimática del norte-centro de la Península Ibérica

MACROCLIMAS	BIOClimAS	VALORES CLIMÁTICOS			
Mediterráneo Aridez ($p < 2t$) al menos dos meses en verano	Med. Pluviestac.-oceánico	Ic <21	Io >2,0	$p > 2t$ 3-10	Ombrotipo 2. Seco, 3 Shum.
	Med. Xérico-oceánico	<21	1,0-2,0	0-8	1 Semiárido
	TERMOTIPOS		OMBROTIPOS		
	1.Mesomediterráneo 2.Supramediterráneo	I_{tc} 210-350 80-210	T_p 1500-2150 900-1500	1.Semiárido 2.Seco 3.Subhúmedo	Io 1,0-2,0 2,0-3,6 3,6-7,0
Templado Aridez estival nula o de un solo mes (sub-mediterráneo)	Templado oceánico	Ic 11-21	Io >3,2	Io Ios_i 3,2-3,8 $p > 2t$	
	TERMOTIPOS		OMBROTIPOS		
	1.Termotemplado 2.Mesotemplado 3.Supratemplado 4.Orotemplado 5.Criorotemplado	I_{tc} 300-410 180-300 20-180 - -	T_p 2000-2350 1400-2000 800-1400 380-800 1-380	1.Subhúmedo 2.Húmedo 3.Hiperhúmedo 4.Ultrahiperh.	Io 3,2-6,0 6,0-12,0 12,0-24,0 >24

Los índices y parámetros utilizados en las definiciones de los tipos son:

Ic = Índice de continentalidad simple o intervalo térmico anual

Io = Índice ombrotérmico anual

Ios_i = Índice ombrotérmico de cualquier mes del trimestre estival

Ios₂ = Índice ombrotérmico del bimestre más cálido del trimestre estival (**Tr₃**)

I_{tc} = Índice de termicidad compensado

M = Temperatura media de las máximas del mes más frío

P = Precipitación media anual en mm

T = Temperatura media anual

T_p = Temperatura positiva anual

Temperatura positiva anual (**T_p**)

Suma, en décimas de grado, de las temperaturas medias de los meses de media superior a 0 grados.

Índice de continentalidad simple o intervalo térmico anual (**Ic**)

Diferencia, en grados centígrados, entre la temperatura media del mes más cálido y la del mes más frío.

$$Ic = t_{max} - t_{min}$$

Índice de diurnidad (**Id**)

Diferencia, en grados centígrados, entre la temperatura media de las máximas y la media de las mínimas del mes

más contrastado del año. Se trata de hallar una medida de la diferencia que llega a haber entre el frío de la noche y el calor del día. Para ello se toma el mes en el que esta oscilación es mayor:

$$Id = t_{cmax} - t_{cmin}$$

Índices ombrotérmicos (**Io**)

Cociente, expresado en décimas de grado, entre la suma de las precipitaciones medias de los meses en los que su temperatura media es superior a 0 grados (**P_p** o precipitación positiva) y la suma de las temperaturas medias de los mismos meses (**T_p** o temperatura positiva).

$$Io = 10 \times Pp/Tp$$

Si se abarca el año entero, obtendremos el índice ombrotérmico anual **Io**, si se aplica a uno cualquiera de los meses del verano, obtendremos el índice ombrotérmico de cualquier mes del trimestre estival **Ios_i**, si lo hacemos para los dos meses más cálidos del verano obtendremos el índice ombrotérmico del bimestre más cálido del verano **Ios₂**, siendo **Ios₃** el del trimestre completo (junio, julio y agosto); por último, **Ios₄** será el correspondiente a los meses de mayo, junio, julio y agosto.

Estos índices ombrotérmicos resultan eficaces para la definición de los límites entre el macroclima Mediterráneo y el Templado. Para que un lugar sea considerado mediterráneo, el período de sequía estival (tiem-

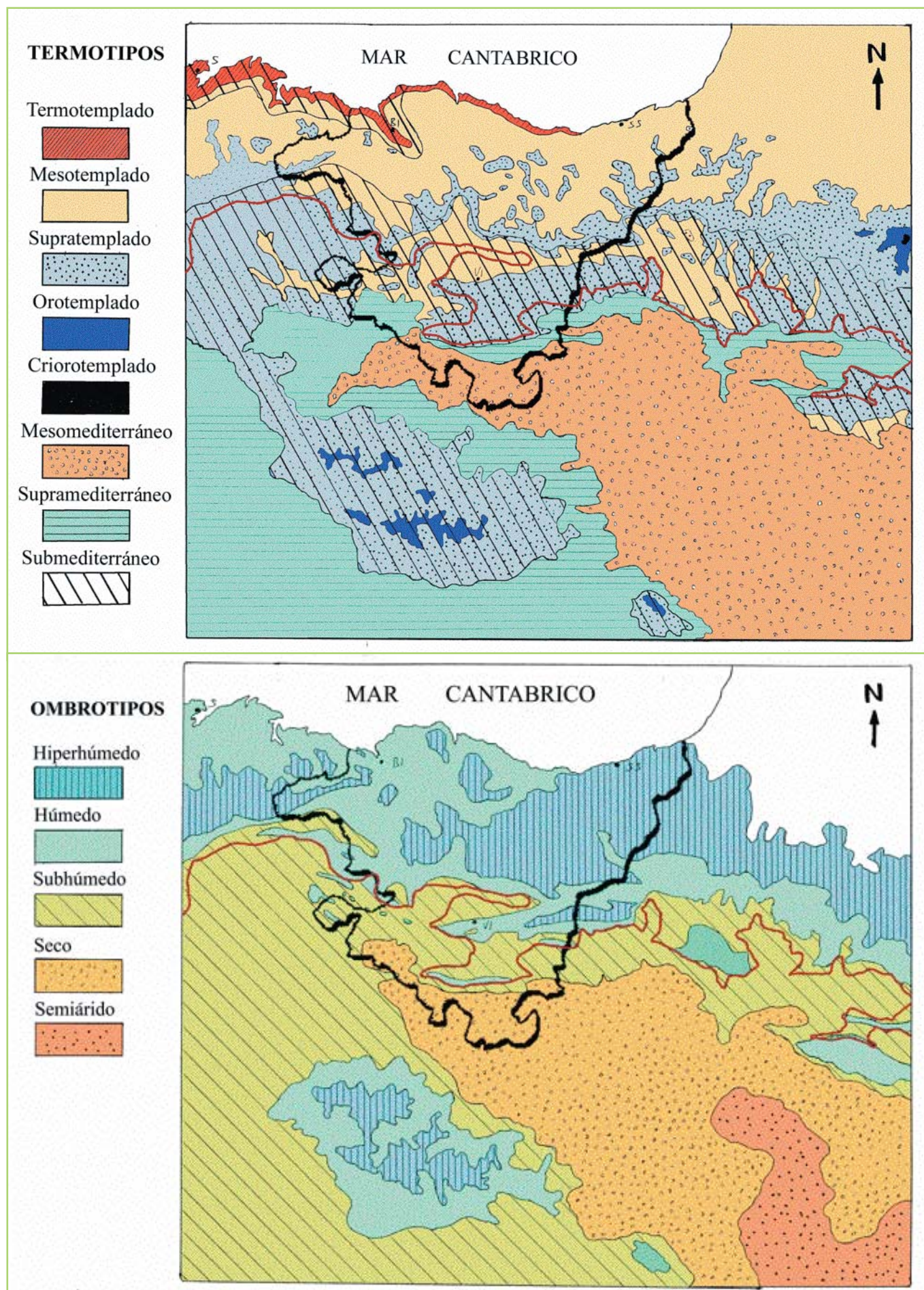


Figura 21. Mapas de termotipos y ombrotipos del norte-centro de la Península Ibérica.

po del verano en el que las temperaturas dobladas superan a las precipitaciones) debe ser igual o superior a dos meses ($p < 2t$). Además de ello, el valor del índice ombrotérmico del bimestre más cálido, por lo general julio y agosto, ha de ser menor o igual a dos ($Ios_2 \leq 2$). Hay situaciones en las que las precipitaciones de los meses anteriores al verano (mayo y junio) son muy altas y ello tiene un efecto compensatorio equivalente a una reducción de la duración de la sequía veraniega que viene luego. Por ello, aún cumpliendo los requisitos anteriores, hay territorios lluviosos en primavera que no son mediterráneos; hace falta que $Ios_3 \leq 2$ (junio, julio y agosto) y que $Ios_4 \leq 2$ (mayo, junio, julio y agosto) para que un lugar sea inequívocamente de macroclima mediterráneo.

Índices de termicidad (It)

Suma, en décimas de grado, de la temperatura media anual (T), la media de las mínimas del mes más frío (m) y la de las máximas del mismo mes (M).

$$It = (T + M + m) \times 10$$

Es un índice que pondera la intensidad del frío, factor limitante para muchas plantas y comunidades vegetales. En las zonas extratropicales muy oceánicas ($Ic < 9$) o en las muy continentales ($Ic > 18$), este índice muestra una menor correlación con los cambios en la vegetación y se puede corregir mediante la adición de un Valor de Compensación (C) al índice simple:

$$Itc = It + C$$

El cálculo de C se hace de dos formas según la continentalidad sea muy baja o muy alta. En el primer caso, es decir en climas muy oceánicos con $Ic < 9$, los valores de It quedan "beneficiados" por un invierno muy templado, lo que requiere una compensación a la baja. Esto se hace multiplicando por - 10 la diferencia entre Ic y 9: $C = - 10 \times (9 - Ic)$. De este modo, C tiene valores negativos que reducen It.

Si, por el contrario $Ic > 18$, el "exceso" de frío invernal que hay en climas tan continentales rebaja demasiado los

valores de It. Ello obliga a una compensación al alza proporcional a esa continentalidad. Esto se hace fraccionando la continentalidad en tramos o clases: si hacemos cuatro de ellos, los valores de compensación Ci para cada tramo son el sumatorio de uno (C1) a cuatro (C1, C2, C3, C4) valores respectivamente, cuyo cálculo se hace mediante un coeficiente o factor multiplicativo (fi) propio de cada tramo. En la tabla siguiente se especifican estos valores:

Ic	fi	Ci	Valores máx. de Ci
$18 < Ic \leq 21$	$f1 = 5$	$Ci = C1;$ $C1 = f1 (Ic - 18)$	$C1 = 15$
$21 < Ic \leq 28$	$f2 = 15$	$Ci = C1 + C2;$ $C1 = f1 (21 - 18);$ $C2 = f2 (Ic - 21)$	$C2 = 105$
$28 < Ic \leq 46$	$f3 = 25$	$Ci = C1 + C2 + C3;$ $C1 = 15; C2 = f2 (28 - 21);$ $C3 = f3 (Ic - 28)$	$C3 = 450$
$46 < Ic \leq 65$	$f4 = 30$	$Ci = C1 + C2 + C3 + C4;$ $C1 = 15; C2 = 105;$ $C3 = f3(46 - 28) = 425;$ $C4 = f4 (Ic - 46)$	$C4 = 570$

Pisos bioclimáticos. Son unidades bioclimáticas caracterizadas mediante parámetros termométricos o pluviométricos: en el primer caso tendremos los termotipos y en el segundo los ombrotipos. Los distintos pisos que se distinguen se definen mediante valores umbrales o limitantes en dichos parámetros, valores que se determinan arbitrariamente buscando las cesuras o discontinuidades observables en la distribución de las unidades de vegetación. Estos pisos, en su expresión territorial, tienden a disponerse en cinturas superpuestas altitudinalmente, toda vez que, tanto la pluviosidad como la temperatura varían con la altitud dentro de un territorio de dimensiones regulares o pequeñas. Esta es la causa del nombre de "pisos", a semejanza de los pisos o plantas de un edificio.

El tratamiento de los datos procedentes de las estaciones meteorológicas existentes en el territorio, arroja los resultados de la tabla siguiente:

Nombre de la estación	Altitud	P	T	It	Tp	Ic	Io	Diagnosis
Amurrio (VI)	219	1088	12,9	256	1542	13,2	7,05	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado inf. ; Húmedo inf.
Berganzo (VI)	578	621	11,9	208	1430	15,09	4,34	Mediterráneo pluviestacional oceánico Supramediterráneo inf.; Subhúmedo inf.
Salinas de Añana (VI)	620	721	11,8	206	1420	15,3	5,08	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado sup.; Subhúm. sup.

Nombre de la estación	Altitud	P	T	lt	Tp	lc	lo	Diagnosis
Villanueva de Valdegobia (VI)	590	791	10,9	184	1309	14,08	6,06	Templado oceánico (submedit.); Supratemplado inf.; Húmedo inf.
Vitoria-Gasteiz (VI)	550	877	11,5	210	1385	14,4	6,33	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado sup.; Húmedo inf.
Arantzazu (SS)	770	1648	10,8	208	1295	12,5	12,72	Templado oceánico; Mesotemplado Sup.; Hiperhúmedo inf.
Azkoitia (SS)	210	1435	12,8	270	1534	11,3	9,35	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado inf.; Húmedo sup.
Deba (SS)	5	1153	13,0	274	1564	11,7	7,37	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado inf.; Húmedo inf.
Eibar (SS)	121	1476	13,6	279	1626	13,1	9,08	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado inf.; Húmedo sup.
Irun (SS)	5	1723	13,7	284	1642	12,7	10,49	Templado oceánico; Mesotemplado inf.; Húmedo sup.
Igeldo (SS)	259	1483	13,0	287	1559	11,1	9,51	Templado oceánico; Mesotemplado inf.; Húmedo sup.
Villabona (SS)	172	1551	13,6	291	1634	12,3	9,49	Templado oceánico; Termotemplado sup.; Húmedo sup.
Bakio (BI)	40	1481	13,1	287	1571	11,4	9,43	Templado oceánico; Mesotemplado inf.; Húmedo sup.
Mercadillo-Sopuerta (BI)	86	1433	13,9	316	1671	10,8	8,58	Templado oceánico; Termotemplado sup.; Húmedo inf.
Otxandio (BI)	559	1449	10,6	180	1267	14,3	11,44	Templado oceánico (submedit.); Supratemplado inf.; Húmedo sup.
Sondika (BI)	34	1210	14,0	316	1677	11,1	7,22	Templado oceánico (submedit.); Termotempl. sup.; Húmedo inf.
Haro (LO)	479	475	11,7	210	1405	15,0	3,38	Mediterráneo pluviestacional oceánico; Supramediterráneo inf.; Seco sup.
Logroño (LO)	379	454	11,0	215	1322	13,2	3,43	Mediterráneo pluviestacional oceánico; Supramediterráneo inf.; Seco sup.
Castro Urdiales (S)	16	882	15,2	347	1824	11,8	4,83	Templado oceánico (submedit.); Termotemplado sup.; Subhúmedo sup.
Alsasua (NA)	525	1303	11,3	201	1356	14,5	9,61	Templado oceánico (submedit.); Mesotemplado sup.; Húmedo sup.

EL PAISAJE VEGETAL A TRAVÉS DE LAS UNIDADES BIOCLIMÁTICAS: MACROCLIMAS, BIOCLIMAS Y PISOS BIOCLIMÁTICOS

En este apartado hacemos una descripción del territorio estructurada según las unidades del cuadro de la clasificación bioclimática, tratando de poner de manifiesto la correlación clima-vegetación.

El macroclima Templado

Es el mayoritario en el territorio de la CAPV. Casi todas las cadenas montañosas, con sus valles y piede-

montes, hasta prácticamente la línea de las sierras exteriores, están bajo macroclima Templado. Dentro de esta unidad, se halla representado únicamente el bioclima Templado oceánico, aunque en su seno se diferencia la variante submediterránea, bastante extendida en las áreas templadas del territorio estudiado. Salvo en los territorios más lluviosos de la Cornisa Cantábrica (montañas de la Divisoria de Aguas y los valles de la vertiente atlántica), donde la mediterraneidad se difumina a causa de las copiosas precipitaciones que también elevan las lluvias de verano, la variante submediterránea, dentro de este macroclima Templado, es la más extendida. Los bosque climatófilos de hoja marcescente o semi-

marchescente, como *Quercus pubescens*, *Q. faginea* o *Q. pyrenaica*, son los dominantes en el ámbito de la variante submediterránea, mientras que *Q. robur*, *Q. petraea* y *Fagus sylvatica* suelen ser los bosques característicos del templado oceánico a secas. Los hayedos también se pueden encontrar en áreas submediterráneas, pero en ese caso, suelen hallarse en laderas o montañas a favor de la acumulación de nieblas y de precipitaciones orográficas que tornan las condiciones localmente no submediterráneas. Algo parecido se puede mencionar de robledales de *Q. robur*, pero en este caso se suelen encontrar en biotopos moderadamente hidrófilos (temporihigrófilos).

Piso Termotemplado (Termocolino)

Beneficiada por la templanza que causa la Corriente del Golfo de México, la franja costera de la Cornisa Cantábrica que se halla bajo la influencia más directa del mar presenta un régimen termométrico que la incluye en este termotipo. Dicha franja es de amplitud varia, de varios kilómetros en los tramos occidentales de la costa cantábrica y en Galicia y de algunos centenares de metros en el rincón oriental del Golfo de Vizcaya, donde, por la proximidad a los Pirineos, hay una mayor incidencia de las masas de aire frío continental que llegan en invierno. En consecuencia, la franja termotemplada (termocolina) penetra bastante hacia el interior en Vizcaya, ocupando los tramos exteriores de los valles hasta el Nervión. En este último valle, el termotemplado (termocolino) penetra hacia el interior hasta el mismo Bilbao gracias al efecto Föhn, que actúa en repetidas ocasiones a lo largo del año y es especialmente notorio en este lugar (Ortubay 1995). Hacia el este, se adelgaza y se pega al mar cada vez más, hasta que en la costa guipuzcoana, a partir del Urola, hasta el Bidasoa, queda reducida a un estrecho pasillo que se asoma al mar interrumpido por modestos divertículos de penetración en los valles. A partir de San Juan de Luz hacia el norte, las costas vascas y landesas se recuperan térmicamente y el termocolino amplía de nuevo su jurisdicción.

Aparte de la vegetación halófila, influida por la salinidad marina, el termotemplado (termocolino) está dominado por las series de vegetación de los robledal-fresnedas mesofíticas (*Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris-S.*), de los robledales acidófilos (*Hyperico pulchri-Quercu roboris-S.*), de los marojales (*Melampyro pratensis-Quercu pyrenaicae-S.*) y, más genuinamente, de los encinares cantábricos (*Lauro nobilis-Quercu ilicis-S.*). Hay pocas plantas indicadoras que separen este piso del colino; tan sólo algunas especies megatermas mediterráneas como *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* var. *sylvestris* y *Ceratonia siliqua*, a las que cabe añadir algunos cultivos como los cítricos.

Piso Mesotemplado (Colino)

Alcanza gran amplitud en el sector Cántabro-Vascónico intercalándose entre el anterior y el piso supratemplado, con el que comparte una larga frontera que surca las laderas de los montes oscilando entre las curvas de nivel de los 550 a 650 m de altitud. En este termotipo se diferencian claramente dos zonas que coinciden en buena parte con sus horizontes superior (submontano) e inferior. La primera corresponde a las tierras bajas de los valles navarro-alaveses, con un clima templado submediterráneo y una continentalidad un tanto mayor que en la Cornisa Cantábrica. Estos terrenos, situados a altitudes entre los 450 y 600 m se hallan, prácticamente todos, en el horizonte colino superior o submontano. Los valles cantábricos, incluidos en los distritos Santanderino-Vizcaino y Vascónico Oriental, abiertos a la influencia del mar, son más oceánicos, más lluviosos y bajan hasta el nivel del mar; ello permite diferenciar los dos horizontes, superior e inferior, en el colino de la vertiente atlántica.

En el ámbito santanderino-vizcaino y vascónico oriental las series predominantes son las ya indicadas para el termotemplado: la de los robledal-fresnedas mesofíticas (*Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris-S.*), la de los robledales acidófilos (*Hyperico pulchri-Quercu roboris-S.*), la de los marojales (*Melampyro pratensis-Quercu pyrenaicae-S.*) y la de los encinares cantábricos (*Lauro nobilis-Quercu ilicis-S.*), esta última concentrada principalmente en el santanderino-vizcaino. Como serie edafohigrófila se halla la de las alisedas riparias de *Hyperico androsaemi-Alno-S.* Como consecuencia de la regresión causada por la acción humana, el paisaje está dominado por etapas de sustitución como prados de siega, brezal-argomales, saucedas con abedules, zarzales, etc., pero sobre todo por cultivos madereros de *Pinus radiata* y, en proporción menor pero creciente, de *Eucalyptus globulus*. El poblamiento rural es muy escaso en la actualidad, si bien presenta una dispersión en granjas-vivienda o caseríos unifamiliares aislados, rodeados de los predios que explotan. El sistema tradicional de explotación es un policultivo de huertas, campos y prados, orientado al autoabastecimiento de los habitantes humanos y animales del caserío, que lograba, por lo general, la producción de un pequeño excedente para el intercambio comercial. Este sistema autárquico está hoy día prácticamente desmantelado por las exigencias y condiciones que impone la economía de escala. Únicamente son relevantes los cultivos madereros y la ganadería de vacuno, aún sustentada en parte por los prados seminaturales de *Cynosurion*, pero cada vez más por praderas artificiales de especies forrajeras seleccionadas.

El distrito Navarro-Alavés presenta un paisaje bien diferente en su mesotemplado (colino) submediterráneo y

algo más continental. Las series son otras: la de los robledales mesofíticos o *Crataego laevigatae-Quercus roboris-S.*, la de los quejigares o *Pulmonario longifoliae-Quercus fagineae-S.*, la de los robledales de roble peloso o *Rosa arvensis-Quercus pubescentis-S.*, a las que se unen las acidófilas del roble o *Hyperico pulchri-Quercus roboris-S.* y del marrojo o *Melampyro pratensis-Quercus pyrenaicae-S.* La vegetación edafohigrófila se encuadra principalmente en la serie de las alisedas o *Lonicero xylostei-Alno glutinosae-S.* Como consecuencia de las diferencias bioclimáticas y en la vegetación, el paisaje vegetal de este colino navarro-alavés es bien distinto. Las comunidades seminaturales, como pastizales y matorrales, están constituidos principalmente por lastonares de *Bromion* y por matorrales de otavera de *Genistion occidentalis*, sin perjuicio de que, en algunos enclaves de sustratos arenosos haya también brezales de *Daboecion* y de que en las depresiones algo más húmedas y en zonas especialmente lluviosas se desarrollen prados de *Cynosurion*, que también están siendo aquí reemplazados por los cultivos artificiales de forrajeras. El uso del territorio es también distinto: la ganadería y la agricultura tienen un mayor protagonismo, dando lugar a un paisaje más pastoril en las zonas abruptas y manifiestamente agrario, basado en el cultivo de cereales, girasol, colza o patatas, en los valles y llanadas aptas para la labranza. El tipo de poblamiento rural es agrupado en pequeñas aldeas, cercanas entre sí, que se distribuyen salpicando el paisaje.

El piso mesotemplado (colino), por causas naturales: topográficas, bioclimáticas y ecológicas, e histórico-sociales, alberga la mayor parte de la población humana del territorio eurosiberiano de la zona que consideramos. En él se ubican los pueblos y ciudades y discurren la mayoría de las infraestructuras; por ello, es el que presenta una mayor alteración de sus ecosistemas y el que soporta los impactos más severos.

Piso Supratemplado (Montano)

Este piso termoclimático se interpone entre el mesotemplado y el orotemplado, al que se entra al superar los 1600-1700 m de altitud. Ocupa también una vasta superficie en la media montaña (de ahí su denominación tradicional como piso montano) y la situación de los ecosistemas es de menor alteración que en el caso del piso mesotemplado o colino; una presión humana menos intensa, basada principalmente en la explotación ganadera y forestal, es la causa de ello. Además de ser un territorio más frío que el anterior, es también por lo general más lluvioso, alcanzándose con frecuencia los ombrotipos húmedo e hiperhúmedo; además, una parte no despreciable de estas precipitaciones lo son en forma de nieve. Todas las partes altas y cumbres de los Montes

Vascos, es decir del sector Cántabro-Vascónico, son supratempladas; el orotemplado es apenas reconocible topográficamente en las zonas cimeras de los montes más altos; no se manifiesta claramente hasta alcanzar los Pirineos (subprovincia Pirenaica) por el este o la Cordillera Cantábrica (subprovincia Orocantábrica) por el oeste.

El tipo de vegetación forestal más genuino del piso supratemplado (montano) es el hayedo, bosque muy exigente en precipitaciones, del que conocemos tres asociaciones en el territorio: hayedos acidófilos (a), hayedos neutro-basófilos ombrófilos (b) y hayedos basófilos xerófilos (c). En algunos montes donde se registra un leve incremento de la continentalidad la potencialidad corresponde a robledales de roble albar (*Quercus petraea*), mientras que en territorio principalmente alavés, bajo condiciones submediterráneas, hay amplios espacios supratemplados donde quejigares y marojales constituyen los bosques potenciales.

El clima más frío causa algunas limitaciones a la agricultura en este piso supratemplado lo que, unido a una topografía más abrupta, determina una utilización tradicional preferente ganadera y forestal. La ancestral cultura pastoril del territorio, que ha originado incluso razas de ganado particulares (oveja latxa, etc.) adaptadas a las condiciones del medio, ha favorecido el desarrollo de los pastizales, muchos de los cuales se explotan desde tiempos remotos. Dependiendo de la naturaleza del sustrato, de la altitud y de la humedad, las unidades más frecuentes son incluíbles en *Nardetalia strictae* en terrenos silíceos o calizos muy lixiviados, *Brometalia erecti* en suelos ricos en bases y *Arrhenatheretalia elatioris* en situaciones muy pastadas con gran aporte de sustancias nitrogenadas.

La dedicación forestal ha propiciado el mantenimiento de masas boscosas naturales sometidas a métodos tradicionales de explotación como el monte bajo o la poda (monte trasmocho) y, en la actualidad, los cultivos madereros. Las especies cultivadas con preferencia son el alerce japonés (*Larix kaempferi*), el ciprés de Lawson (*Chamaecyparis lawsoniana*), el abeto rojo (*Picea abies*) y el pino albar (*Pinus sylvestris*) en las zonas algo más continentales del distrito Navarro-Alavés. El bosque natural de hayas o de otra especie, ha sido la fuente tradicional de productos forestales: básicamente madera para leña, construcción o carbón vegetal y mantillo para la fertilización de campos labrantíos. Ello se combinaba, en bastantes ocasiones, con un aprovechamiento ganadero extensivo del bosque, que conducía a una serie de alteraciones estructurales que conllevaban la eliminación del estrato arbustivo y la alteración del herbáceo, en el que se introducían especies pratenses, cuando no a un claro

adhesamiento. La población arbórea experimentaba una alteración en la pirámide de edades que le era propia por la supresión de la regeneración natural al tiempo que las distintas modalidades de corta para extraer madera causaban una particular morfología en los árboles. El régimen de monte bajo causaba la aparición de múltiples tallos originados del tocón, dando lugar a un bosque bajo con multitud de fustes en el que se intercaban algunos grandes pies que se reservaban como resalvos. La poda, extendida principalmente en la vertiente atlántica del País Vasco, afectaba sobre todo a los hayedos y originaba una morfología de hayas "trasmochas" o podadas a cierta altura del tronco. Con ello, se originaba una corona de ramas de edad diferente que era objeto de la poda. Estas culturas forestales se hallan hoy en desuso o en franca decadencia, con excepción del aprovechamiento ganadero cuya regulación y control se hacen necesarios.

Como hemos apuntado anteriormente, las cumbres y zonas cimerales de los montes del sector Cántabro-Vascónico que alcanzan o superan los 1.000 m presentan algunas comunidades y plantas propias del piso orotemplado, cuyo inequívoco carácter residual testimonia que en dichas cimas estuvo representado este piso en un tiempo no tan remoto. El caso del Gorgebeia como ejemplo de montaña silíceo o el del Aitzkorri para la versión caliza, ilustran sobre este hecho. Esto se corresponde, aproximadamente, con lo que se denomina el horizonte altimontano (supratemplado superior), más frío y nivoso que el mesomontano (supratemplado inferior) y que presenta por ello algunas comunidades quionófilas en los lugares donde se acumula la nieve, como es el caso de pastizales de *Seslerietalia caeruleae* (*Primulion intricatae*) o de megaforbios de *Adenostylenion pyrenaicae*.

El macroclima Mediterráneo

El territorio en el que hay al menos dos meses de sequía estival ($p < 2t$) se halla básicamente extendido por la Depresión del Ebro (La Rioja, Sonsierra, Ribera de Navarra, etc.) y penetra, de forma atenuada, hacia el noroeste por los territorios norburgaleses de las Merindades de Castilla la Vieja, remontando el valle del gran río ibérico. Ello coincide, en gran parte, con las manifestaciones de la vegetación esclerofila mediterránea (carrascales, coscojares) en posición climatofila, situación que se produce en los antedichos territorios. Dentro de este macroclima, en el territorio de la CAPV se puede reconocer el bioclima **Mediterráneo pluviestacional** que se presenta en su versión **oceánica** a pesar de la continentalización que se advierte hacia el centro de la Depresión del Ebro. La xericidad climática es causada por

el efecto de sombra de lluvias, que progresa hacia el centro de la Depresión, donde halla su máximo al hallarse ésta encerrada por cordilleras por todos lados.

El Mediterráneo pluviestacional-oceánico se extiende por las amplias comarcas del Somontano, la Canal de Berdún, zonas intermedias de la Ribera de Navarra (Tafallés, Ribera Estellesa), la Rioja Baja, Rioja Alta y Sonsierra (incl. Rioja Alavesa). En todas ellas la vegetación potencial climatofila está formada principalmente por carrascales de *Quercus rotundifolia*. Por encima de las Conchas de Haro el bioclima Mediterráneo pluviestacional va ciniéndose a las tierras más bajas y cercanas al Ebro, hasta desvanecerse hacia los alrededores de Trespaderne y Oña.

Piso Mesomediterráneo

Se extiende por las tierras bajas de la Depresión del Ebro, desde La Sonsierra y La Rioja, hacia la Ribera de Navarra y zona central de Aragón; por ello, dentro de la CAPV está únicamente representado en La Rioja Alavesa. El límite superior de este piso se establece alrededor de los 500-600 m de altitud, en una larga frontera con el supramediterráneo. Este territorio se incluye en el horizonte superior del mesomediterráneo y en el ombrotipo seco superior.

Este territorio de la Sonsierra o Rioja Alavesa, pertenece al sector Riojano, y se caracteriza por sus relieves ondulados, salvando un notable desnivel entre el piedemonte de la Sierra de Cantabria y el Ebro. En él hay una única serie de vegetación climatofila, que ocupa por tanto la práctica totalidad del territorio: la de los carrascales basófilos mesomediterráneos castellano-aragoneses o *Quercus rotundifoliae*-S. El paisaje a que da lugar esta serie puede considerarse como "paradigma" de lo mediterráneo, con viñedos, olivares, almendros, cultivos cerealistas, etc., en un mosaico reticulado de gran riqueza paisajística. El terreno, formado por calizas y margas terciarias, presenta relieves suaves que se cubren con el mencionado mosaico. En él subsisten escasas muestras de vegetación natural o seminatural correspondiente a las etapas de sustitución del carrascal: coscojares de *Rhamno lycioidis-Quercetum cocciferae*, matorrales de *Salvia lavandulifoliae-Ononidetum fruticosae*, lastonares de *Ruto-Brachypodietum retusi* y, en los bordes de caminos y lindes de piezas de labranza, sisallares de *Pegano-Salsolietum vermiculatae*.

Piso Supramediterráneo

Su límite inferior es el mesomediterráneo y el superior se suele establecer en la mayor parte de la zona considerada con el macroclima Templado (meso o supratemplado). Su mayor extensión territorial en nuestra zona

se alcanza en el sector Castellano-Cantábrico, con sus extensas zonas en Álava occidental. El supramediterráneo ocupa una franja más o menos estrecha por hallarse constreñido entre el mesomediterráneo y el meso-supratemplado (sector Cántabro-Vascónico). Esta franja es de anchura variable, muy delgada en las laderas meridionales de las sierras de Cantabria, donde queda reducida a un pasillo, y más ancha en el bajo Zadorra-Treviño. Todo el supramediterráneo del territorio que abarcamos presenta una mediterraneidad atenuada por las altas precipitaciones estivales que tienen lugar a causa de la influencia atlántica, que rebasa las modestas elevaciones vascas y penetra hacia el sur en mucha mayor medida que en los tramos defendidos por los altos Pirineos o la Cordillera Cantábrica. Ello determina que la mediterraneidad, al tiempo que la continentalidad, se acentúe en el Somontano Aragonés y quede amortiguada en el supramediterráneo de los sectores Castellano-Cantábrico e Ibérico-Serrano. El ombrotipo más frecuente es el subhúmedo, apareciendo el seco en las zonas de contacto con el mesomediterráneo, sobre todo en los tramos más centrales de la Depresión del Ebro.

En el supramediterráneo castellano-cantábrico, el territorio, formado básicamente por materiales carbonatados, está ocupado por las series de los carrascales o *Spiraeo-Quercro rotundifoliae-S.* en calizas duras y por la de los quejigares o *Spiraeo-Quercro fagineae-S.* en las margas. Además, algunas sierras, como la de Arcena, presentan en las franjas altas de sus umbrías hayedos de la serie del *Epipactido helleborines-Fago-S.*, cuya pervivencia está ligada a las frecuentes nieblas que tienden a permanecer (agarrarse) estancadas sobre estas montañas tras haber pasado el frente nuboso con el que llegaron. En el paisaje, donde falta totalmente el olivar y el viñedo se hace escaso, alternan las zonas agrícolas, básicamente cerealistas, que ocupan la serie de los quejigares, con las serranas dedicadas al pastoreo, en las que domina la serie de los carrascales. En estas zonas serranas se conservan buenos ejemplos de carrascales y hayedos, así como matorrales con boj y de otavera (*Arctostaphylo crassifoliae-Genistetum occidentalis*), tomillares y tomillar-praderas (*Koelerio vallesianae-Thymetum mastigophori*), lastonares de *Bromion*, etc. Los cantiles cobijan comunidades de *Campanulo hispanicae-Saxifragetum cuneatae* y los espolones se pueblan de sabinas de sabina negra de *Buxo-Juniperetum phoeniceae*.

BIOGEOGRAFÍA



BIOGEOGRAFÍA: DEFINICIÓN Y CONCEPTO

La biogeografía es la ciencia que estudia la distribución de los organismos vivos sobre la tierra, tratando de averiguar las pautas que se manifiestan y las causas que determinan tales distribuciones. Otro modo de expresarlo es que la biogeografía es la disciplina que trata acerca de las relaciones espaciales de las plantas, tanto en el presente como en el pasado (Good 1974).

En caso de que nos ocupemos sólo de los vegetales, la denominación apropiada es fitogeografía, sin embargo, usaremos biogeografía aun en este caso, considerando ambos términos como prácticamente sinónimos. Ello se justifica porque las plantas, por su inmovilidad, están expuestas a las condiciones mesológicas de cada punto además de que conforman el aparato productor primario y constituyen el soporte o edificio estructural de casi todos los ecosistemas terrestres, siendo por ello el material idóneo para la síntesis biogeográfica. Con frecuencia se ha usado el término *corología* (del griego *χωρος*, lugar determinado, y *λογος*, tratado) para la disciplina que estudia las leyes y pautas de la distribución de los seres vivos sobre la Tierra. Por tanto, corología no es más que un sinónimo de biogeografía.

La distribución de la flora y la vegetación de la Tierra no solo está determinada por las condiciones actuales, sino que también depende de la historia. La adaptación de los vegetales a diversos tipos de hábitats, su organización en comunidades de mayor o menor definición ecológica, todo ello desarrollado en la dimensión espacial de los territorios emergidos del planeta y en la dimensión temporal que abarca el devenir evolutivo de los diferentes grupos, con sus episodios de extinciones, especiaciones, migraciones y evolución adaptativa modelados por los cambios geológicos y climáticos habidos en la Tierra a lo largo del tiempo, son los causantes de la actual distribución de los vegetales sobre la tierra. Por ello, la biogeografía es una disciplina altamente sintética pues ha de incorporar la información de la tectónica, de la geodiná-

mica, de la litología, de la paleobotánica, de la paleoclimatología, de la paleoecología, de la sinecología de las comunidades actuales así como de la corología y de la sincorología.

Las porciones de flora que son resultado de un desarrollo evolutivo conjunto y más o menos independiente a lo largo de las edades geológicas reciben el nombre de *elementos florísticos*, y los territorios o partes del Planeta en que habitan *regiones florísticas*. Cada uno de estos elementos florísticos está formado por un conjunto mayor o menor de taxones que han ejercido una ocupación de un territorio (o conjunto de territorios) determinado por unas condiciones climáticas o geográficas comunes durante un cierto tiempo geológico, habiendo sufrido la presión evolutiva de forma común durante ese tiempo. A lo largo de ese tiempo de vivir y evolucionar juntos, cada taxón vivirá en su hábitat para el que está adaptado, lo que nos aleja de la idea de que un elemento florístico está caracterizado por una afinidad ecológica a pesar de que las condiciones generales del clima imperantes en la región favorecen la abundancia de especies con adaptación a dicho clima. Hay conjuntos florísticos que han sido forjados a lo largo del tiempo bajo determinado clima general, como es el caso de la flora boreal o ártica, en donde todos sus elementos han de estar adaptados al frío, sin embargo, dentro de ese conjunto habrá especies de lugares innivados, de lugares libres de la protección nival, de hábitat rupícola, de hábitat acuático, etc. Todo el repertorio de taxones que pueblen todos los hábitats posibles de la región forman parte de ese conjunto o elemento; lo que lo caracteriza es que esos taxones ocupan un territorio determinado y tienen una historia común. Otro caso es el de las islas, en las que puede haber muy diversas situaciones climáticas en su pequeño territorio generalmente debido a que algunas tienen elevadas montañas. En estos casos se suele considerar a la isla entera como la patria del elemento florístico.

CORIONOMÍA

El estudio comparativo de las floras de los diferentes territorios lleva a la constatación de sus distintos grados de diferencia o similitud. Esto permite la división del Mundo en territorios florísticos y la creación de una sistemática de unidades encajadas o jerárquica que exprese las relaciones entre ellos.

Esta taxonomía de los territorios biogeográficos recibe el nombre de *corionomía* (Takhtajan 1986), por ser la sistemática de los *coria* o territorios biogeográficos de cualquier rango. Un *corion* puede definirse según su fauna (zoocorion) o su flora (fitocorion), pero a pesar de ello haremos corion equivalente a fitocorion y corionomía a fitocorionomía; el término corion fue acuñado por Turrill (1958) y deriva del griego *χωριον* (*chorion*) o territorio (pl. *choria*). La corionomía arranca en los albores de la Geobotánica: su primera aportación se debe a Schouw (1823) que divide el mundo en 25 coria o territorios florísticos que él llamó reinos. Una larga serie de autores que se prolonga hasta nuestros días, ha ido añadiendo cantidades ingentes de información hasta conformar el estado actual del conocimiento biogeográfico del Mundo y la corionomía universalmente aceptada, estado que se puede hallar resumido en las obras de Takhtajan (1986) y Costa (2004).

Cualquier división del territorio en unidades delimitadas por fronteras netas es en alguna medida arbitraria toda vez que hacemos separaciones netas donde siempre hay una franja transicional más o menos amplia. Este ejercicio de hacer categorías netas donde la realidad es difusa resulta, muy a pesar de lo último, ineludible para una organización del conocimiento y para una transmisión del mismo. De cualquier forma, todos los que han practicado y practican esta taxonomía corionómica son perfectamente conscientes de ello y asumen la distorsión o artefacto producido. El trazado de las fronteras se suele hacer coincidir con las franjas en las que se advierte un gradiente de cambio florístico más acentuado.

Además de los criterios florísticos, es posible y necesario aportar criterios vegetacionales en la definición de los diferentes coria; añadir los caracteres geobotánicos a los puramente taxonómicos. Las características de la vegetación que habita en los coria de distintos rangos están, como es de esperar, estrechamente vinculadas a sus respectivas floras, por lo que podrán utilizarse como elemento inherente de su condición como unidades territoriales biogeográficas. En coria de alto rango, la flora es carácter suficiente como para diferenciar unidades contiguas pero en los de rango más bajo, las diferencias florísticas resultan poco perceptibles. Para dilucidar las diferencias entre estos últimos y trazar con precisión sus límites,

el análisis fino de las comunidades vegetales de cada territorio, con atención a su distribución y abundancia relativa, ofrece una información de alto poder resolutivo. Por ejemplo, dos distritos dentro de un mismo sector apenas podrán separarse si tan solo examinamos sus respectivos catálogos florísticos. Sólo un afinado análisis sintaxonómico y dinámico-catenal de sus comunidades vegetales nos revelará diferencias apreciables. Un mismo repertorio florístico en ambos coria pero que se organiza de distinta manera en comunidades vegetales que se disponen en cada territorio siguiendo un patrón diferente.

El uso de criterios geobotánicos además de los florísticos en biogeografía es tan antiguo casi como esta disciplina. Desde Flauhaut (1901) y Braun-Blanquet (1919, 1979) hasta Tolmatchev (1972), Takhtajan (1986), Rivas-Martínez (1987), Costa (2004) o Rivas-Martínez & Loidi (1999b) y Alcaraz (1996), hay una larga tradición de incluir criterios geobotánicos más o menos formalizados en los estudios corionómicos.

Los rangos corionómicos aceptados actualmente y los criterios florísticos y geobotánicos que sirven para caracterizarlos son los siguientes:

✪ **Reino** (Ingl. *kingdom* o *realm*, Fr. *empire*, Al. *Florenreich*). Es la unidad de máximo rango del sistema. Es un territorio de gran extensión, generalmente abarca uno o varios continentes, en cuyo seno quedan circuncritas (son endémicas) entidades taxonómicas de alto rango, como familias, subfamilias o tribus, así como una mayoría de los géneros y las especies que lo pueblan. En la Tierra se reconocen actualmente seis reinos: Holártico, Paleotropical, Neotropical, Capense, Australiano y Antártico.

✪ **Región** (Fr. *région*, Al. *Gebiet* o *Region*). Los reinos se dividen en regiones, que son territorios vastos que se caracterizan por una alta especificidad florística con alguna pequeña familia endémica y un nivel creciente de edemicidad a medida que se desciende a rangos bajos como géneros y especies, donde alcanza a una mayoría de los taxones. Hay familias importantes cuya distribución geográfica se centra en alguna región, de modo que aunque no se pueden considerar endémicas, su centro de dispersión reside en dicha región. Un ejemplo es el de las *cistáceas* con la región Mediterránea. Las regiones se pueden caracterizar por poseer alguna clase fitosociológica que les es exclusiva o, más frecuentemente, haya varias que hallen su óptimo en ella. La *Quercetea ilicis* tiene su óptimo en la región Mediterránea, mientras que la *Molinio-Arrhenatheretea* lo tiene en la Eurosiberiana. A nivel de orden y alianza la endemicidad aumenta exponencialmente. Desde la

perspectiva fisiognómica, en las regiones predominan determinados tipos de formaciones a causa de las condiciones generales del clima, v. gr. dentro del reino Holártico, la durisilva caracteriza las regiones Mediterránea y Californiana, la aestisilva abunda de forma sobresaliente en las Eurosiberiana, Chino-Japonesa y Atlántico Norteamericana, mientras que la aciculisilva lo hace en la Circumboreal y en la de las Montañas Rocosas y la siccideserta en la Saharo-Arábica.

Dependiendo de los autores, en el Mundo se reconocen alrededor de 35 regiones. En nuestro entorno geográfico están hechas tiempo aceptadas las regiones Circumártica, Circumboreal, Eurosiberiana, Mediterránea, Saharo-Arábica e Irano-Turaniana, que se reparten la porción europea, norteafricana y asiática occidental del reino Holártico. En la Península Ibérica solo están representadas las regiones Mediterránea y Eurosiberiana.

★ **Provincia** (Ingl. *province*, Fr. *domaine*, Al. *Provinz*). Es un territorio de dimensiones regulares en el que el grado de endemismo alcanza escasamente el nivel genérico, con algún género mono- u oligoespecífico, siendo aún notable entre las especies. Sintaxonómicamente, hay alianzas endémicas de provincias, si bien es a nivel de asociación donde hay mayor especificidad, habiendo asociaciones de vegetación potencial que les son propias.

★ **Sector** (Al. *Bezirk*). Es un territorio de modestas dimensiones donde la endemismo, que afecta a una proporción reducida de los taxones, desciende al nivel subespecífico, pudiendo alcanzar a algunas especies. Es el conjunto o combinación de los taxones que viven en el sector (el catálogo florístico) lo que le es característico. Puede tener algunas asociaciones exclusivas aunque no de vegetación potencial. Lo que más claramente define al sector es su particular zonación de la vegetación, su geosigmetum en el modelo cresta-ladera-valle.

★ **Distrito** Es la unidad más baja del sistema corionómico. Para Braun-Blanquet (1979) está definida por "*comunidades particulares de rango inferior (variantes, facies), no hay especies endémicas en asociaciones propias*". Es posible también definirla de forma negativa, como hace Rivas-Martínez (1987), para quien el distrito se caracteriza *por asociaciones y especies peculiares que faltan en áreas o distritos próximos* además de *por un uso tradicional (característico) ejercido por el hombre*. Es un territorio generalmente pequeño, donde la endemismo

es nula o simplemente casual, en el que se da la máxima homogeneidad biogeográfica en cuanto a las condiciones del mesoclima, del relieve, de la litología y del origen de la flora que lo puebla. Por ello en un distrito hay un patrón único en la ordenación de las comunidades vegetales en el paisaje, patrón que estará expresado en las relaciones dinámico-catenales de las comunidades vegetales. La menor alteración en este patrón, que puede ser causada por un leve cambio en las condiciones del relieve, del clima o de la litología, determina un cambio de distrito. Otra forma de caracterizar al distrito es mediante especies o asociaciones que faltan en los distritos contiguos: el juego de diferenciales causado por algún cambio leve o circunstancial en las condiciones del medio. Un distrito se puede separar del vecino, perteneciente al mismo sector y con un paisaje vegetal muy parecido, por un afloramiento local de un tipo de roca que no hay en los alrededores, por la existencia de lagunas con vegetación acuática, ausentes en las comarcas vecinas, por un incremento notable pero no muy pronunciado de la pluviosidad, etc., circunstancias que introducen diferencias en la flora y las comunidades que se deben a hechos en alguna medida circunstanciales o de cambios leves en las condiciones climáticas, no a hechos que tengan tanto que ver con una "fitogeografía filogenética" en el sentido expresado por Engler (1899). Podemos resumir que un distrito es un territorio de dimensión variable que, por presentar una homogeneidad geomorfológica, litológica y climática, posee un geosigmetum principal y un (o pocos más) geosigmetum edafófilo; un cambio en la disposición catenal de cualquier sigmetum (cambio en algún geosigmetum) le diferencia de cualquier distrito limítrofe (Alcaraz 1996).

Además de estos rangos principales, si se estima conveniente se pueden emplear los rangos complementarios intermedios de Subreino, Subregión, Subprovincia y Subsector.

BIOGEOGRAFÍA DEL NORTE-CENTRO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

El territorio que abarca el presente trabajo presenta una gran variedad biogeográfica debido a su situación geográfica y a la diversidad topográfica, litológica y climática que presenta. La parte norte, dominada por un clima de tipo templado oceánico, pertenece a la región Eurosiberiana. El sur del territorio, en términos generales con una mayor mediterraneidad climática, marcada por una sequía estival más o menos prolongada, forma parte de la región Mediterránea. Es importante señalar que la

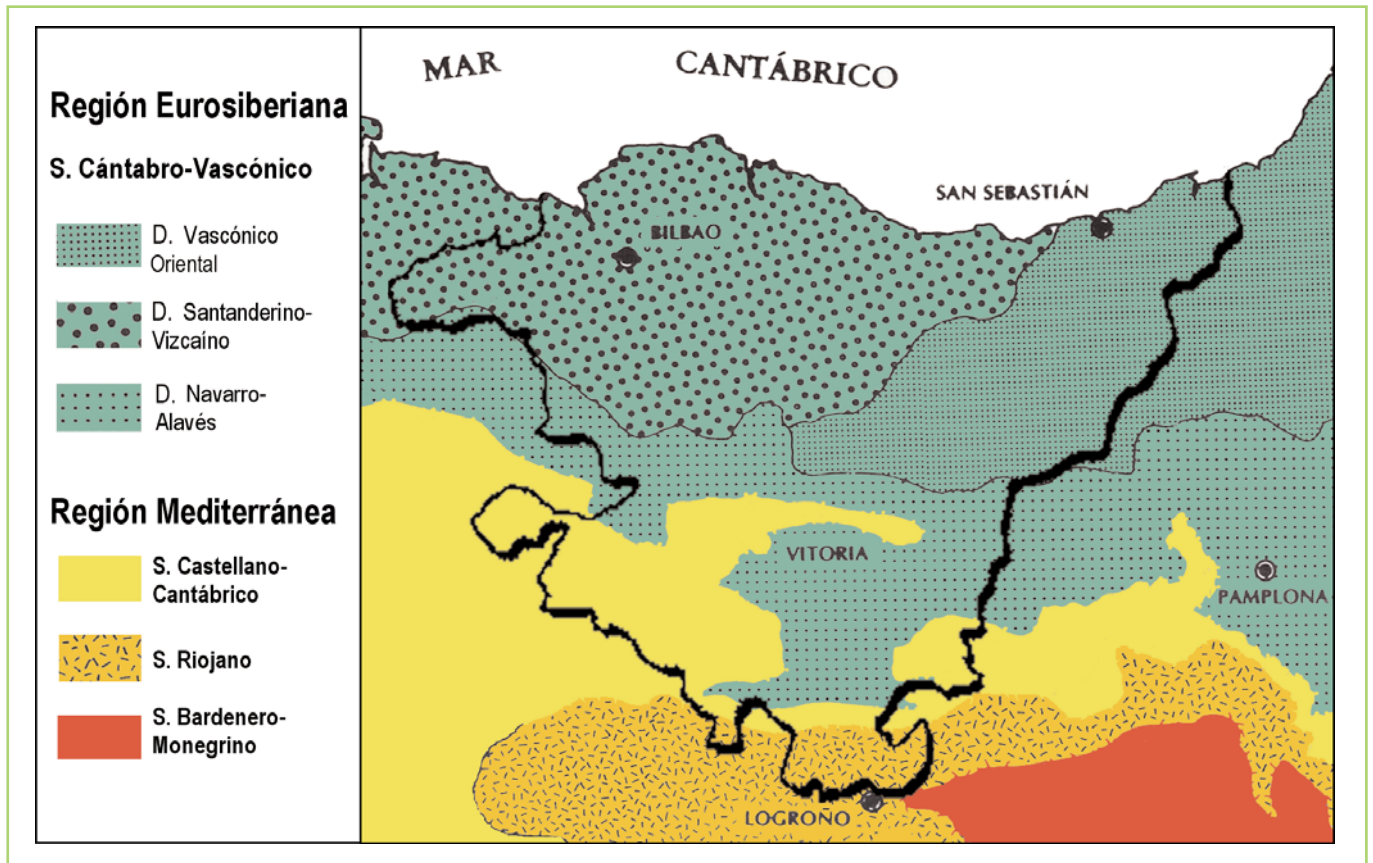


Figura 22. Mapa biogeográfico de la CAPV (Berastegi et al. 1997).

existencia de macroclima templado (submediterráneo) en extensas áreas de la Región Mediterránea favorece la entrada en ella de numerosas especies y comunidades eurosiberianas, llegando incluso a ser dominantes en ciertas zonas. El fenómeno inverso alcanza menor magnitud, si bien es notorio sobre todo en las zonas costeras de la Cornisa Cantábrica. Ello determina que la tipología climática no se superponga a la biogeográfica, pues hay mucho territorio biogeográficamente mediterráneo que está bajo clima templado, y sólo con el análisis de las distribuciones de los taxones y los sintaxones no es suficiente como para construir una corionomía de detalle como la que necesitamos. Por ello, se hace un estudio inspirado en el trabajo de Alcaraz et al. (1991) y que sigue los criterios de Berastegi et al. (1997). La abundancia de cadenas montañosas mas o menos elevadas y con una orientación dominante E-O, ofrece un particular trazado de la frontera entre ambas regiones biogeográficas, con entrantes de la Eurosiberiana hacia el sur causados por las elevaciones montañosas y divertículos hacia el norte que señalan entradas de la Mediterránea a favor de valles o depresiones.

Tras realizar una síntesis de los datos bioclimáticos, florísticos y de vegetación que caracterizan las diferentes unidades biogeográficas reconocidas, de acuerdo con Berastegi et al. (1997) y Rivas-Martínez et al. (2001), establecemos

para este territorio la siguiente tipología biogeográfica que se representa en el mapa de la figura 22:

REINO HOLÁRTICO

+ Región Eurosiberiana

++ Subregión Atlántico-Centroeuropa

* Provincia Atlántica Europea

** Subprovincia Cantabroatlántica

I. Sector Cántabro-Vascónico

Ia. Distrito Santanderino-Vizcaíno

Ib. Distrito Vascónico Oriental

Ic. Distrito Navarro-Alavés

+ Región Mediterránea

++ Subregión Mediterránea Occidental

* Provincia Mediterránea Ibérica Central

** Subprovincia Oroibérica

2. Sector Castellano-Cantábrico

2a. Distrito Merindades-Treiviño

2b. Distrito Páramos-Bureba

2c. Distrito Estellés-Romanzado

** Subprovincia Bajoaragonesa

3. Sector Riojano

DESCRIPCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LAS PRINCIPALES UNIDADES BIOGEOGRÁFICAS

PROVINCIA ATLÁNTICA EUROPEA, SUBPROVINCIA CANTABROATLÁNTICA

Sector Cántabro-Vascónico

La subprovincia Cántabro-Atlántica se extiende desde el norte de Portugal hasta la Bretaña francesa, formando una franja más o menos ancha que incluye casi toda Galicia y la mayor parte de la Cornisa Cantábrica. Presenta un bioclima templado oceánico o hiperoceánico con fuerte influencia marítima que suaviza las temperaturas extremas y proporciona abundantes precipitaciones durante todo el año. Se divide en varios sectores, de los cuales únicamente el Cántabro-Vascónico se encuentra representado en nuestro territorio. Dentro de este sector hay una baja tasa de endemidad, los taxones de distribución cántabro-vascónica que conocemos son: *Armeria euscadiensis*, *Armeria pubinervis* subsp. *orissonensis* y *Soldanella villosa*. El sector Cántabro-Vascónico contiene en la CAPV tres distritos que comentamos brevemente.

Distrito Santanderino-Vizcaino

Abarca desde la mitad de Cantabria hasta la cuenca del Deba, incluyendo la faja costera que alcanza Zumaia y Zarautz. Por el sur el límite de este distrito alcanza la divisoria de aguas en su tramo cántabro y vizcaino, mientras que en Guipúzcoa se retira hacia la costa. Sus fronteras biogeográficas las establece con el sector Galaico-Asturiano, a través del distrito Ovetense, al oeste. Al sur limita con los distritos Cántabro meridional y Navarro-Alavés de oeste a este. Por el este contacta con el distrito Vascónico Oriental.

Presenta ombrotipos húmedo e hiperhúmedo y abarca los termotipos termotemplado, mesotemplado y supra-templado hasta su horizonte superior.

Litológicamente cabe mencionar la alta proporción de las calizas en este distrito frente al dominio de los sustratos pobres en bases en el distrito Vascónico Oriental, lo que influirá en la abundancia y distribución de las diferentes series de vegetación en cada uno de ellos.

Con respecto a la caracterización florística, hay muy pocos endemismos en el distrito Santanderino-Vizcaino, cabe mencionar a *Apium graveolens* subsp. *butronensis* y sobre todo el notable piorno *Cytisus commutatus*.

Las series de vegetación que se hallan presentes en este

distrito son las mismas que las que hay en el vecino distrito Vascónico Oriental, si bien la proporción en la que aparecen es diferente debido a las peculiares características de clima y sustrato. En el piso supratemplado dominan las series de los hayedos, encontrándose la serie acidófila del haya, *Saxifraga hirsutae-Fago-S.*, sobre sustratos silíceos o descarbonatados, y la serie basófila, *Carici sylvaticae-Fago-S.*, sobre sustratos calizos. Las comunidades subseriales corresponden en el primer caso a orlas de la asociación *Pteridio-Ericetum arboreae*, que en suelos más degradados son sustituidas por los brezales de *Erico vagantis-Ulicetum europaei* o de *Pteridio aquilini-Ericetum vagantis*. Sobre los sustratos básicos, los matorrales que sustituyen al bosque pertenecen al *Helictotricho cantabrici-Genistetum occidentalis*, o al *Teucrio-Genistetum occidentalis*.

En el piso mesotemplado sobre suelos ácidos o lixiviados se desarrolla la serie acidófila del roble *Hyperico pulchri-Quercu roboris-S.*, cuya cabeza de serie corresponde a un robledal y las etapas de degradación las constituyen los bosques secundarios del *Salici atrocinereae-Betuletum celtibericae* y los brezales del *Erico vagantis-Ulicetum europaei* y del *Ulici gallii-Ericetum ciliaris*. Dado el uso preponderantemente forestal del territorio, casi la totalidad del terreno correspondiente a esta serie se encuentra ocupada con plantaciones de *Pinus radiata* o de *Eucalyptus globulus*. En las situaciones más xéricas de solana, generalmente sobre areniscas filtrantes, la serie del melojo *Melampyro-Quercu pyrenaicae-S.* reemplaza a la del roble pedunculado. Sobre suelos más éutrofos se instala la serie mesofítica del fresno *Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris-S.* Debido a la mayor fertilidad de los suelos sobre los que se asienta esta serie, los bosques que representan la cabeza de la serie han quedado fuertemente reducidos a unos pocos vestigios y a los árboles que salpican el paisaje, el resto del territorio ha sido ocupado para actividades extractivas: agricultura o ganadería intensiva. Actualmente el espacio de esta serie se halla ocupado mayoritariamente por los prados de siega del *Lino-Cynosuretum*. Las orlas del *Rubo-Tametum* constituyen los setos que delimitan los prados. Los cursos de agua están bordeados por comunidades edafohigrófilas de la serie del aliso *Hyperico androsaemi-Alno glutinosae-S.*

La caracterización de este distrito frente a su vecino el Vascónico Oriental radica principalmente en la abundancia de los encinares, cabeza de serie del *Lauro nobilis-Quercu ilicis-S.*, que se asientan sobre sustratos duros, principalmente calizos, y en áreas de fuerte insolación. La degradación de los encinares da lugar a la instalación de los matorrales de *Helictotricho-Genistetum occidentalis* y de los pastizales del *Helictotricho cantabrici-Seslerietum hispanicae*.

Distrito Vasconico Oriental

Se extiende desde las cuencas altas del Deba y el Urola en Guipúzcoa hasta la ribera del Adour en el País Vasco francés, abarcando por completo las cuencas del Bidasoa, Urumea y Oria en Navarra y Guipúzcoa.

Los límites biogeográficos se establecen con el distrito Santanderino-Vizcaino al oeste y el Navarro-Alavés al sur, ambos del sector Cántabro-Vasconico. Al norte y este contacta con el sector Aquitano-Landés y el distrito Pirenaico Occidental.

Bioclimáticamente está caracterizado por poseer unos ombrotipos húmedo e hiperhúmedo e incluso ultrahiperhúmedo, con unos veranos muy lluviosos debido al fenómeno de sobrecalentamiento estival del agua del mar que se produce en el fondo del golfo de Vizcaya, lo que causa un aumento de las precipitaciones sobre todo en las zonas costeras.

La predominancia de sustratos silíceos, debido a los afloramientos de los materiales paleozoicos correspondientes al macizo de Cinco Villas en la zona nororiental de Guipúzcoa y zona limítrofe de Navarra, y a las areniscas rojas del Trías, unido a la elevada lixiviación producida por la abundancia de lluvias, caracterizan este distrito frente al Santanderino-Vizcaino, donde existe una mayor abundancia de sustratos básicos.

En lo referente a la flora cabe destacar la presencia de *Carpinus betulus*, especie que presenta en este distrito su límite de distribución hacia el suroeste. Como endemismo tan solo cabe mencionar a *Senecio nemorensis* subsp. *bayonnensis*.

Las series de vegetación son las mismas y se estructuran de igual manera que las del distrito Santanderino-Vizcaino; la diferencia entre ambos estriba en su abundancia relativa. Debido a la predominancia de los sustratos ácidos, son mucho más abundantes las comunidades de la serie acidófila del roble, *Hyperico pulchri-Quercus roboris*-S., siendo, sin embargo, muy escasos los encinares del *Lauro-Quercetum ilicis*, que quedan relegados a angostos valles como los de Ataun y Araxes, sobre litosuelos calizos. Por otro lado, es característica la aparición de los hayedos del *Saxifraga hirsutae-Fagetum* en el piso colino, debido a las elevadas precipitaciones, encontrándose a partir de los 300 m de altitud en las zonas con ombrotipo ultrahiperhúmedo.

Distrito Navarro-Alavés

Se trata de una faja de territorio, extendida principalmente al sur de la divisoria de aguas, cuyos extremos son el valle de Mena por el oeste y los valles del Irati y Urrobi

por el este. Abarca las comarcas del valle de Mena, Ayala y Orduña, la Llanada Alavesa, el Corredor de la Burunda (Sakana), la Ulzama y la Cuenca de Pamplona, así como las sierras de Montes de la Peña, Sierra Salvada, Montes de Vitoria, Sierra de Cantabria, Urbasa, Andía, Loquiz, El Perdón, Alaiz e Izco.

Al norte limita con los distritos Santanderino-Vizcaino y Vasconico Oriental y al oeste con el distrito Cántabro Meridional, los tres pertenecientes al sector Cántabro-Vasconico. El límite sur se establece con el sector Castellano-Cántabro, perteneciente a la región Mediterránea, mientras que al este contacta con el distrito Pirenaico occidental.

En este distrito, se aprecia una cierta continentalización climática frente a los distritos Santanderino-Vizcaino y Vasconico Oriental, así como un descenso de las precipitaciones debido a la sombra de lluvias producida por las cadenas montañosas de la divisoria de aguas entre el Cántabro y el Mediterráneo. En consecuencia, los ombrotipos representados corresponden al húmedo y al subhúmedo, siendo muy raro el hiperhúmedo. En cuanto a los termotipos se reconocen el supra- y el mesotemplado.

Florísticamente, este distrito se diferencia sobre todo por la presencia de la especie *Crataegus laevigata*. Entre las especies estrictamente endémicas del distrito podemos indicar *Armeria cantabrica* subsp. *vasconica* y *Narcissus varduliensis*.

Las series de vegetación del piso supratemplado corresponden a las series de los hayedos acidófilos y basófilos del *Saxifraga-Fago*-S. y *Carici-Fago*-S. respectivamente. Hay que destacar la presencia de la serie xerófila del haya *Epipactido helleborines-Fago*-S., cuya etapa de degradación está representada por un matorral de *Teucrio-Genistetum occidentalis genistetosum scorpii*. En el piso supratemplado inferior y mesotemplado, las laderas con sustratos ácidos son ocupadas por la serie del melojo *Melampyro-Quercus pyrenaicae*-S., mientras que aquellas con sustrato básico lo son por las series de los quejigares y robledales pubescentes. En la parte occidental del subsector, hasta Urdiain, se desarrolla la serie del quejigo *Pulmonario-Quercus fagineae*-S. y en la parte oriental la *Roso-Quercus pubescentis*-S., serie también presente en el distrito Pirenaico occidental. Las etapas de sustitución de ambas series corresponden a matorrales de la alianza *Genistion occidentalis*, concretamente a la asociación *Helictotricho-Genistetum occidentalis* para los quejigares y al *Teucrio-Genistetum occidentalis* para los robledales pubescentes, aproximadamente.

Los fondos de valle están ocupados por una serie exclusiva de este distrito, *Crataegus laevigatae-Quercus roboris*-S.,

cuya cabeza de serie corresponde a un robledal del *Crataego laevigatae-Quercetum roboris*, con una orla característica de la asociación *Rhamno-Crataegetum laevigatae*. Por otro lado, en las riberas de los ríos se reconoce la asociación *Lonicero xylostei-Alnetum glutinosae*.

PROVINCIA MEDITERRÁNEA IBÉRICA CENTRAL

Los territorios interiores de la Península Ibérica correspondientes a las dos Mesetas, el Sistema Ibérico y el valle del Ebro, en su mayor parte constituidos por sustratos ricos en bases, constituyen una unidad biogeográfica de fuerte carácter. Su condición interior le confiere a su clima una cierta tendencia continental. Este alejamiento de la influencia oceánica se ve acentuado por la particular orografía de este territorio, que se vertebra principalmente sobre los relieves ibéricos y, en menor medida, sobre los de las Catalánides, los cuales encierran llanuras y depresiones aislándolas de la influencia marítima del Mediterráneo. Es un vasto territorio que abarca desde los confines vasco-cantábricos hasta los relieves subbéticos y desde las cubetas meseteñas hasta los macizos turolenses y el bajo valle del Ebro. Su personalidad florística es muy acusada, así como la que concierne a la vegetación, albergando la mayoría de los sabinares y quejigares ibéricos.

SUBPROVINCIA OROIBÉRICA

Esta subprovincia abarca principalmente los macizos que componen el Sistema Ibérico, así como algunos territorios montañosos adyacentes cuyas condiciones climáticas, florísticas y de vegetación les emparentan con el territorio del macizo ibérico. Tal es el caso de las alineaciones más meridionales del conjunto vasco-cantábrico que recorren el norte de Burgos, la Álava suroccidental y meridional y la Navarra Media.

Sector Castellano Cantábrico

Este sector se extiende ampliamente por el norte de Burgos y Álava, desde su límite occidental en la sierra del Brezo, en Palencia, hasta la sierra de Orba en Aragón. Abarca comarcas como Las Merindades, los Páramos de Masa y La Lora, La Bureba, Valdegobía, parte de Treviño, Estella y los carasoles de las sierras de Cantabria, Izco, Lóquiz y El Perdón. Este sector se extiende también formando una estrecha franja por las estribaciones septentrionales calizas de la sierra de la Demanda.

Los territorios castellano-cantábricos contactan al norte con la región Eurosiberiana, concretamente, y de

oeste a este, con el sector Campurriano-Carrionés y los distritos Cántabro Meridional y Navarro-Alavés del sector Cántabro-Vascónico. Al oeste limitan con el sector Leonés y al sur con los sectores Castellano-Duriense e Ibérico Serrano. Por el este se extienden en una lengua que se interpone entre el sector Riojano y el Cántabro-Vascónico, llegando a alcanzar el sector Somontano Aragonés y el Distrito Pirenaico Occidental.

En cuanto al bioclima, buena parte del sector se halla bajo condiciones de macroclima Templado en su variante submediterránea y prácticamente toda su extensión bajo ombrotipo subhúmedo; en algunas montañas se alcanza el húmedo en sus tramos altos orientados al norte. Los termotipos representados son, por tanto, el supra- y el mesotemplado y, en menor medida, el supra- y el mesomediterráneo, este último muy escaso y sólo en Navarra (comarca de Estella).

Florísticamente, es de reseñar la existencia de los endemismos castellano-cantábricos *Armeria arenaria* subsp. *burgalensis*, *Genista eliasseñenii* y *Sideritis hyssopifolia* subsp. *castellana*.

La vegetación se caracteriza por la presencia de dos series exclusivas que se reparten casi todo el territorio. Sobre los sustratos margosos se desarrolla la serie del quejigo *Spiraeo obovatae-Quercus fagineae-S.* y sobre los sustratos calizos duros la serie de la carrasca *Spiraeo obovatae-Quercus rotundifoliae-S.* Ambas series presentan como etapa de degradación un matorral de la asociación *Arctostaphylo-Genistetum occidentalis*, y cuando el suelo se erosiona aparecen los tomillares del *Koelerio-Thymetum mastigophori*, característicos de este sector. Además de estas series, en las zonas más elevadas y en situaciones de umbría se desarrolla la serie xerófila del haya *Epipactido-Fago-S.* y los enclaves silíceos son ocupados por la serie ibérico serrana del melojo *Festuco braunblanquetii-Quercus pyrenaicae-S.* Esta última presenta como etapa de sustitución un brezal de la asociación *Arctostaphylo crassifoliae-Daboecietum cantabricae*, y si el sustrato es más arenoso es sustituido por un matorral de *Ericetum scopario-vagantis*, ambos característicos de este sector. Asimismo, las riberas de los ríos mantienen una aliseda original, *Humulo lupuli-Alnetum*. Todas estas particularidades, junto con un conjunto de comunidades permanentes características, confieren a esta unidad una gran originalidad, aunque se aprecia una cierta influencia cantábrica representada principalmente por los brezales de *Daboecion* y los matorrales de *Genistion occidentalis*. La influencia aragonesa viene de la mano especialmente de la asociación *Buxo-Juniperetum phoeniceae*, que se acantona en los crestos calizos que rodean al Ebro.

Dentro de este sector pueden reconocerse tres unidades de rango inferior o distritos. Por un lado, el distrito

Merindades-Treviño, que ocupa la zona noroccidental del sector. Se caracteriza por la presencia de sierras y desfiladeros donde las condiciones térmicas permiten el desarrollo de especies más termófilas y, por tanto, de comunidades peculiares como la subasociación *arbutetosum unedonis* del *Spiraeo-Quercetum rotundifoliae*, o los coscojares del *Spiraeo-Quercetum cocciferae*. En contraposición a éste, el distrito Páramos-Bureba no ofrece focos ni desfiladeros que creen refugios para la flora termófila. En la zona de los páramos, con una geomorfología de planicies elevadas sometidas a bajas temperaturas con frecuentes nevadas y ventiscas invernales, y en la ondulada y marga Bureba, donde hay frecuentes fenómenos de inversión térmica, las condiciones para la flora y la vegetación son más severas; también falta la serie de los hayedos en este distrito. La comarca de La Bureba se caracteriza además por el afloramiento de margas yesosas donde se desarrolla la original comunidad correspondiente a la asociación *Sideritido linearifoliae-Gypsophiletum hispanicae*. Por último, la franja castellano-cantábrica que se extiende por los territorios de la Sonsierra (Rioja Alavesa) y Navarra pertenece al distrito Estellés-Romanzado, que se caracteriza por poseer algunas fajas de territorio con termotipo mesomediterráneo, donde aparecen los coscojares, pudiéndose reconocer la subasociación *quercetosum cocciferae* del *Spiraeo-Quercetum fagineae*. En este distrito los tomillares del *Koelerio-Thymetum mastigophori* son muy escasos y solo alcanzan de manera finícola las sierras de Lóquiz y El Perdón.

SUBPROVINCIA BAJOARAGONESA

Dentro de la subprovincia Bajoaragonesa se incluyen los territorios de la llamada Depresión del Ebro, cubeta triangular rellena de materiales de sedimentación continental, principalmente terciarios y cuaternarios. Esta Depresión se estrecha en su extremo noroeste en la comarca natural de La Rioja, ensanchándose hacia el este en los tramos medios y bajos del valle, desde la Ribera de Navarra hacia Aragón y la Cataluña interior. Predominan los sustratos ricos en bases: margas, calizas y yesos. Como consecuencia de estar rodeada por tres sistemas montañosos como son los Pirineos, el Sistema Ibérico y las Catalánides se produce un incremento de la continentalidad, hecho que imprime carácter a esta uni-

dad biogeográfica. Dentro de la misma se reconocen tres sectores, de los que sólo uno está presente en la CAPV.

Sector Riojano

Los territorios pertenecientes a esta unidad conforman una pinza, cuya cabeza va desde Belorado, en su límite oeste, hasta Logroño, de donde parten los dos brazos. El brazo norte llega hasta los Montes de Ujué y el brazo sur alcanza el piedemonte del Moncayo. Abarca la Rioja Alta, Rioja Alavesa, la tierra de Ágreda y las comarcas navarras de Tafalla y Olite más parte del bajo valle del Arga.

El sector Castellano-Cantábrico rodea este sector por el norte, el oeste y parte de la zona sur. El límite meridional en su tramo oriental lo establece con el sector Ibérico Serrano. Los dos brazos de la pinza abrazan el distrito Bardenero (sector Bardenas-Monegros). Por último, hacia el noreste entra en contacto con el sector Somontano aragonés.

Bioclimáticamente, los territorios riojanos pertenecen a los pisos meso- y supramediterráneo (en menor medida), presentando ombrotipos subhúmedo y principalmente seco. Tan solo el microendemismo *Limonium paui* está restringido al territorio del sector Riojano.

La serie climatófila de esta unidad corresponde al *Quercu rotundifoliae-S*. La cabeza de serie está representada por un carrascal del *Quercetum rotundifoliae*, cuya orla o primera etapa de sustitución es un coscojar de *Rhamno lycioidis-Quercetum cocciferae*. Cuando el bosque se degrada se desarrollan matorrales del *Salvio lavandulifoliae-Ononidetum fruticosae*. Las vegas de los ríos presentan la geoserie higrófila mediterránea de vegas y regadíos, donde las comunidades se distribuyen en función del nivel freático. En los bordes de los cauces se desarrollan las choperas y saucedas arborescentes de la asociación *Salicetum neotrichae* y en las vegas las olmedas del *Viburno-Ulmetum minoris*. Al igual que en el sector comentado anteriormente los suelos fértiles que potencialmente corresponden a las olmedas se encuentran casi en su totalidad ocupados por cultivos de regadío.

Esta unidad presenta, en general, un paisaje fuertemente humanizado, donde quedan muy pocas vestigios de las comunidades vegetales naturales y seminaturales, estando casi todo el espacio ocupado por cultivos cerealistas o, de forma predominante, de vid.

FLORA DE LA CAPV Y TERRITORIOS LIMÍTROFES



Para que un análisis biogeográfico de la flora vascular tenga un cierto sentido y se puedan diferenciar y comparar diferentes elementos florísticos, hace falta considerar un territorio de dimensiones mínimas, las cuales exceden con creces las de la CAPV. Por ello, hemos decidido considerar el ámbito geográfico del País Vasco más los territorios circundantes, área de la que se conocen cerca de 4.000 plantas vasculares, entre especies y subespecies, de acuerdo con las últimas recopilaciones y estudios llevados a cabo. Esta riqueza resulta francamente elevada si consideramos el tamaño del área abarcada (unos 40.000 Km² como máximo), lo que nos indica una gran diversidad en climas, sustratos, orografía y biogeografía, factores determinantes de la riqueza florística de un territorio. El conocimiento de esta flora ha alcanzado recientemente una notable profundidad y detalle gracias a la labor continuada de numerosos botánicos durante más de 20 años. Los trabajos de recopilación en los que se compendia tal conocimiento son varios, destacando los de Aizpuru et al. (1997), Aseguinolaza et al. (1984), Medrano et al. (1997) y Rivas-Martínez et al. (2002). Como documento de referencia hay que mencionar la flora "*Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y territorios limítrofes*" de Aizpuru et al. (1999), obra que ha dado un impulso fundamental al conocimiento general de las plantas de este territorio. Además de estos trabajos, hay que destacar el catálogo del Pirineo occidental de Villar (1980) y el del alto Oja de García-Baquero (2005). En lo referente al estudio corológico de la flora, hay que reseñar la importante obra de Dupont (1962) sobre la flora atlántica así como el estudio de los endemismos que se realiza en Rivas-Martínez et al. (1991).

Seguidamente se realiza un intento de caracterizar los elementos florísticos que se pueden distinguir en la flora del territorio considerado. Para ello se han seleccionado una serie de plantas cuya distribución es significativa y reveladora de la biogeografía del territorio. Se han agrupado en una serie de listas de acuerdo con su patrón de distribución, de modo que en cada grupo coincidan aquellas que presentan una distribución más o menos

similar, y conformen el elemento florístico que caracterice una determinada influencia biogeográfica. Cuando el contingente es numeroso y sus especies juegan un papel relevante en la vegetación y paisaje de algún territorio, éste se podrá diferenciar como una unidad biogeográfica o corion del rango que corresponda. Algunas especies cubren sólo una parte de la unidad biogeográfica considerada, mientras que otras la exceden, a veces ampliamente. En este último caso, la especie en cuestión mantiene su óptimo en el territorio "matriz", desde el que irradia hacia otros adyacentes ocupando biotopos que recrean las condiciones mesológicas reinantes en su patria, permitiendo detectar las influencias de los elementos florísticos en zonas separadas de ella.

Los patrones de distribución de las especies son diversos pero su análisis permite reconocer con claridad una estructura que permite establecer una comarcalización biogeográfica. Tales patrones de distribución permiten crear una tipología encajada o jerárquica, donde los tipos de distribuciones amplias engloban a los tipos más estenocoros, en coincidencia con la biogeografía adoptada en el capítulo correspondiente. Dividiremos los grupos en dos grandes categorías, la flora Eurosiberiana y la Mediterránea, y dentro de cada una de ellas diferenciaremos los grupos y contingentes que hayamos hallado en el conjunto total de la flora del territorio.

I - LA FLORA EUROSIBERIANA

Dentro de este gran apartado incluimos todos aquellos grupos de especies cuya distribución halle su óptimo en el territorio de la Región Eurosiberiana, bajo macroclima templado o boreal. En nuestro territorio, la variabilidad climática que existe en las zonas sometidas a macroclima templado, que se manifiesta mediante los distintos pisos bioclimáticos y la presencia de la variante submediterránea, permite distinguir una serie de grupos florísticos afines que son expresión de la diversidad florística en este contexto.

1.1 Especies boreo-álpidas-pirenaicas

Este conjunto, aunque no muy nutrido, tiene una honda significación biogeográfica. Son plantas que alcanzan los pisos altos de las montañas de nuestro territorio, principalmente los Pirineos, pero que se distribuyen en las montañas de un amplio espacio europeo que incluye los territorios boreales y árticos del extremo norte. Representa la relación florística establecida con motivo de los episodios glaciados del Cuaternario entre las zonas frías ártico-boreales y las altas montañas del centro y sur de Europa.

Antennaria dioica, *Arabis alpina*, *Arctostaphylos alpinus*, *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *uva-ursi*, *Asplenium viride*, *Astragalus alpinus*, *Athyrium distentifolium*, *Bartsia alpina*, *Callitriche palustris*, *Carex limosa*, *Carex rupestris*, *Cerastium alpinum*, *Cerastium cerastoides*, *Circaea alpina*, *Cotoneaster integerrimus*, *Cryptogramma crispa*, *Cystopteris alpina*, *Cystopteris montana*, *Diphasiastrum alpinum*, *Drosera intermedia*, *Drosera longifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Dryas octopetala*, *Dryopteris oreades*, *Epilobium alsinifolium*, *Epilobium anagallidifolium*, *Equisetum variegatum*, *Erigeron uniflorus*, *Eriophorum angustifolium*, *Eriophorum vaginatum*, *Galium boreale*, *Gentiana campestris*, *Gentiana nivalis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Hieracium prenanthoides*, *Huperzia selago*, *Isoetes echinosporum*, *Juncus trifidus*, *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Kobresia myosuroides*, *Kobresia simpliciuscula*, *Luzula sudetica*, *Lycopodium clavatum*, *Minuartia verna*, *Moneses uniflora*, *Myosotis alpestris*, *Omalotheca supina*, *Orthilia secunda*, *Oxyria digyna*, *Oxytropis campestris*, *Phleum alpinum*, *Pinguicula alpina*, *Poa alpina*, *Poa supina*, *Polygonum viviparum*, *Polystichum lonchitis*, *Potentilla crantzii*, *Pyrola chlorantha*, *Pyrola minor*, *Rumex longifolius*, *Sagina saginoides*, *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga oppositifolia*, *Sedum villosum*, *Selaginella selaginoides*, *Sibbaldia procumbens*, *Silene acaulis*, *Silene rupestris*, *Silene suecica*, *Sparganium angustifolium*, *Subularia aquatica*, *Trollius europaeus*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Veronica alpina*, *Viola biflora*.

1.2 Especies orófilas europeas de amplia distribución

En este numeroso grupo se enumeran los taxones que viven en las montañas templadas europeas, preferentemente en los pisos supratemplado superior, orotemplado (subalpino) y criorotemplado (alpino) y que no alcanzan los territorios boreales y árticos de Eurasia. Su distribución engloba los Alpes, Apeninos Cárpatos y otros territorios montañosos europeos, además de los Pirineos, pudiendo llegar también a algunas de las cordi-

lleras ibéricas. Todos los taxones citados se hallan al menos en alguna de las mencionadas cordilleras, además de los Pirineos. Corresponde al fondo forístico orófilo europeo, creado a consecuencia de la orogenia alpina y remodelado durante las glaciaciones cuaternarias, por lo que se reparte por las diversas cordilleras que estuvieron intercomunicadas durante aquellos episodios. Dentro del territorio de esta obra, este elemento florístico, al igual que el anterior, se halla principalmente representado en su parte pirenaica, desde donde irradia hacia el Sistema Ibérico septentrional y los montes Vasco-Cantábricos, y en él abundan los taxones rupícolas, quionófilos y de pastizales alpinizados.

Abies alba, *Aconitum anthora*, *Aconitum lycoctonum* subsp. *vulparia*, *Agrostis rupestris*, *Agrostis schleicheri*, *Allium victorialis*, *Alopecurus gerardii*, *Alyssum cuneifolium*, *Androsace lactea*, *Androsace villosa*, *Androsace vitaliana*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris*, *Arabis ciliata*, *Arabis serpillifolia*, *Aster alpinus*, *Astragalus australis*, *Astragalus depressus*, *Astrantia minor*, *Bellardiochloa variegata*, *Brimeura amethystina*, *Bupleurum ranunculoides*, *Campanula cochleariifolia*, *Campanula scheuchzeri*, *Cardamine bellidifolia* subsp. *alpina*, *Cardamine heptaphylla*, *Cardamine pentaphyllos*, *Cardamine raphanifolia*, *Cardamine resedifolia*, *Carduus carlinifolius*, *Carex brevicollis*, *Carex davalliana*, *Carex frigida*, *Carex pyrenaica*, *Carex*



Aster alpinus

sempervirens subsp. *pseudotristsis*, *Carex sempervirens* subsp. *sempervirens*, *Carlina acaulis* subsp. *simplex*, *Cerinth glabra*, *Cicerbita plumieri*, *Cochlearia pyrenaica*, *Crepis conyzifolia*, *Crepis pygmaea*, *Crepis pyrenaica*, *Dianthus barbatus*, *Doronicum grandiflorum*, *Draba aizoides*, *Dryopteris submontana*, *Epilobium alpestre*, *Epilobium duriaei*, *Erigeron alpinus*, *Erinus alpinus*, *Festuca paniculata* subsp. *paniculata*, *Gagea fragifera*, *Gentiana acaulis*, *Gentiana lutea*, *Gentiana verna*, *Geum montanum*, *Gypsophila repens*, *Helictotrichon sedenense*, *Hieracium humile*, *Hieracium lawsonii*, *Hieracium pseudocerinth*, *Hieracium vogesiacum*, *Homogyne alpina*, *Horminum pyrenaicum*, *Hypericum nummularium*, *Kerneria saxatilis*, *Laserpitium gallicum*, *Laserpitium siler*, *Leontopodium alpinum*, *Leucanthemopsis alpina*, *Linaria alpina*, *Linum alpinum*, *Lotus corniculatus* subsp. *alpinus*, *Luzula alpinopilosa*, *Luzula luzulina*, *Luzula nutans*, *Meum athamanticum*, *Minuartia recurva*, *Murbeckiella pinnatifida*, *Myrrhis odorata*, *Oxytropis neglecta*, *Paronychia polygonifolia*, *Pedicularis foliosa*, *Pedicularis tuberosa*, *Petasites paradoxus*, *Petrocallis pyrenaica*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Pinguicula grandiflora*, *Plantago alpina*, *Poa chaixii*, *Polygala alpina*, *Potentilla aurea*, *Potentilla brauniana*, *Potentilla fruticosa*, *Potentilla nivalis*, *Potentilla rupestris*, *Prenanthes purpurea*, *Primula elatior* subsp. *intricata*, *Primula hirsuta*, *Primula integrifolia*, *Pulsatilla alpina*, *Ranunculus aconitifolius*, *Ranunculus carinthiacus*, *Ranunculus platanifolius*, *Ranunculus thora*, *Rhamnus alpina*, *Rhododendron ferrugineum*, *Ribes alpinum*, *Ribes petraeum*, *Rosa pendulina*, *Rumex arifolius*, *Rumex pseudalpinus*, *Salix retusa*, *Saxifraga clusii*, *Saxifraga moschata*, *Saxifraga paniculata*, *Scleranthus uncinatus*, *Scorzonera aristata*, *Scutellaria alpina*, *Sedum alpestre*, *Sedum atratum*, *Selinum pyrenaicum*, *Sempervivum arachnoideum*, *Sempervivum montanum*, *Senecio doronicum*, *Sesamoides interrupta*, *Sesamoides purpurascens*, *Sesleria albicans*, *Sideritis hyssopifolia* subsp. *hyssopifolia*, *Silene saxifraga*, *Silene vulgaris* subsp. *glareosa*, *Silene vulgaris* subsp. *prostrata*, *Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum*, *Soldanella alpina*, *Sorbus chamaemespilus*, *Stachys alopecuroides* subsp. *godronii*, *Stellaria nemorum*, *Taraxacum dissectum*, *Thesium alpinum*, *Thesium pyrenaicum*, *Thlaspi brachypetalum*, *Thlaspi caerulescens*, *Thymelaea dioica*, *Thymus praecox* subsp. *polytrichus*, *Tozzia alpina*, *Trifolium alpinum*, *Trifolium thalii*, *Valeriana montana*, *Veratrum album*, *Veronica aphylla*, *Viola pyrenaica*.

1.3 Especies europeas templadas

Este elemento se distribuye por la Europa templada, enrareciéndose tanto hacia lo boreal en el norte como hacia lo mediterráneo en el sur. En su mayoría son plantas de los bosques caducifolios de la *Quercus-Fagetea*, así

como representantes de sus orlas y mantos. Con exclusión de la parte correspondiente a la Depresión del Ebro y de los territorios castellano-cantábricos, este grupo de flora se halla fuertemente representado en la zona tratada por esta obra, en particular en los sectores Cántabro-Vascónico y Pirenaico central con exclusión de los pisos orotemplado y criorotemplado. En el sector Ibérico Serrano hay también una importante representación de este elemento.

Acer campestre, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Agrostis capillaris*, *Ajuga reptans*, *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides*, *Arctium lappa*, *Arum maculatum*, *Astragalus glycyphyllos*, *Atropa belladonna*, *Blechnum spicant*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus erectus*, *Bromus ramosus*, *Campanula glomerata*, *Campanula persicifolia*, *Cardamine flexuosa*, *Cardamine impatiens*, *Carex sylvatica*, *Carlina vulgaris*, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Cirsium acaule*, *Cirsium heterophyllum*, *Cornus sanguinea*, *Corydalis cava*, *Corydalis solida*, *Crataegus laevigata*, *Crepis biennis*, *Cucubalus baccifer*, *Cynoglossum officinale*, *Daphne laureola* subsp. *laureola*, *Dianthus carthusianorum*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium obscurum*, *Euonymus europaeus*, *Euphorbia angulata*, *Euphorbia dulcis*, *Fagus sylvatica*, *Festuca altissima*, *Festuca gigantea*, *Fragaria vesca*, *Fraxinus excelsior*, *Galium odoratum*, *Genista pilosa*, *Gentiana pneumonanthe*, *Geranium phaeum*, *Geranium pusillum*, *Glechoma hederacea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Gypsophila muralis*, *Hesperis matronalis*, *Hordelymus europaeus*, *Hypericum hirsutum*, *Hypericum montanum*, *Hypochoeris maculata*, *Ilex aquifolium*, *Jasione laevis* subsp. *laevis*, *Lamium galeobdolon*, *Lamium maculatum*, *Laserpitium latifolium*, *Lathraea squamaria*, *Lathyrus linifolius*, *Lathyrus niger*, *Lathyrus sylvestris*, *Leontodon hispidus*, *Lilium martagon*, *Littorella uniflora*, *Lonicera xylosteum*, *Luzula pilosa*, *Lysimachia nemorum*, *Melampyrum cristatum*, *Melampyrum pratense*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Moehringia trinervia*, *Origanum vulgare*, *Paris quadrifolia*, *Pimpinella major*, *Polygonum mite*, *Polystichum setiferum*, *Populus tremula*, *Potentilla anserina*, *Potentilla sterilis*, *Primula elatior* subsp. *elatior*, *Prunus avium*, *Prunus padus*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa arvensis*, *Rumex obtusifolius*, *Rumex sanguineus*, *Salix caprea*, *Sanicula europaea*, *Scorzonera humilis*, *Scutellaria galericulata*, *Sedum telephium*, *Senecio viscosus*, *Silaum silaus*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aucuparia*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria aquatica*, *Stellaria holostea*, *Succisa pratensis*, *Symphytum officinale*, *Symphytum tuberosum*, *Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium medium*, *Trifolium montanum*, *Tussilago farfara*, *Ulmus glabra*, *Vaccinium myrtillus*, *Verbascum nigrum*, *Veronica montana*, *Viburnum opulus*.

I.4 Especies submediterráneas

Se trata de un grupo, no muy numeroso, de plantas cuya distribución coincide con el ámbito de la variante submediterránea del macroclima Templado en el centro y sur de Europa. Su distribución es por tanto amplia y llegan hasta nuestro territorio a través de la media montaña meridional pirenaica, mezclándose con las floras ibérica, templada europea y pirenaica. Alcanza cierta importancia en el Prepirineo y en el distrito Navarro-Alavés.

Acer monspessulanum, *Acer opalus*, *Amelanchier ovalis*, *Anthemis triumfetti*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *sampaioana*, *Arabis turrita*, *Artemisia alba*, *Bupleurum falcatum*, *Bupleurum praealtum*, *Buxus sempervirens*, *Carlina acanthifolia* subsp. *cynara*, *Centaurea alba*, *Chamaecytisus supinus*, *Chamaespartium sagittale*, *Colutea breviaolata*, *Convolvulus cantabrica*, *Coronilla emerus*, *Cotoneaster tomentosus*, *Crepis nicaeensis*, *Crepis pulchra*, *Cruciata glabra*, *Cytisus sessilifolius*, *Fourraea alpina*, *Fumana procumbens*, *Helleborus foetidus*, *Hippocrepis comosa* subsp. *comosa*, *Hypericum hyssopifolium*, *Inula helvetica*, *Laserpitium gallicum*, *Lathyrus latifolius*, *Leucanthemum pallens*, *Ligusticum lucidum*, *Linum viscosum*, *Lithospermum purpureocaeruleum*, *Ononis pusilla*, *Ononis striata*, *Paeonia officinalis* subsp. *microcarpa*, *Plantago maritima* subsp. *serpentina*, *Prunus mahaleb*, *Quercus pubescens*, *Rhamnus saxatilis*, *Rhinanthus*

mediterraneus, *Salix eleagnos* subsp. *angustifolia*, *Senecio doria*, *Seseli montanum* subsp. *montanum*, *Sorbus domestica*, *Sorbus torminalis*, *Spiraea hypericifolia* subsp. *obovata*, *Stachys heraclea*, *Teucrium botrys*, *Teucrium montanum*, *Trinia glauca* subsp. *glauca*, *Verbascum chaixii*, *Veronica orsiniiana*, *Viburnum lantana*.

I.5 Especies atlánticas

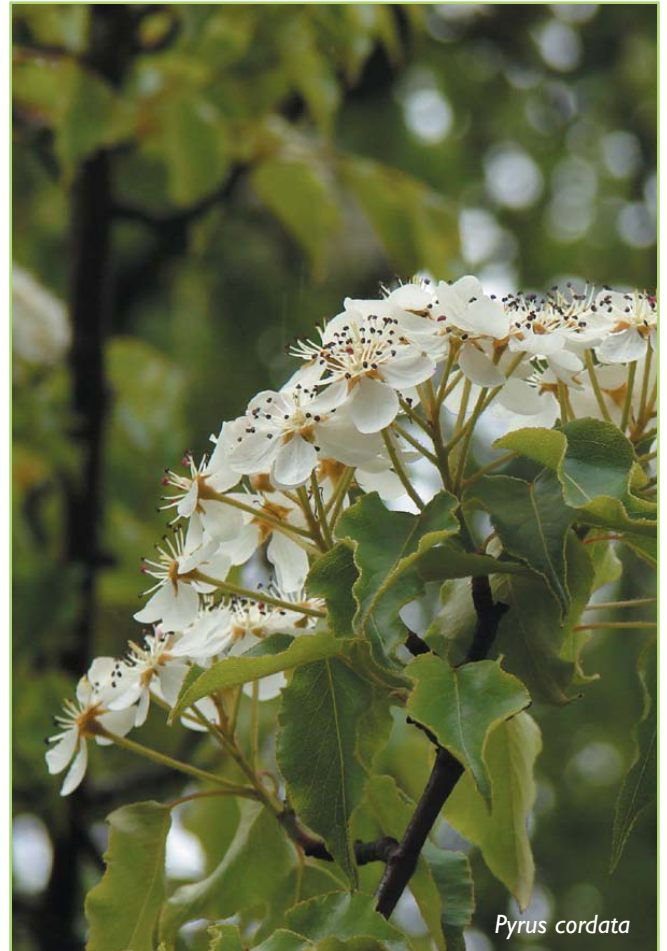
En este grupo se incluyen los taxones cuya distribución se extiende total o parcialmente por la provincia Atlántica Europea excediendo siempre el ámbito ibérico hacia el norte. Los hábitats más frecuentes de estas plantas son los brezal-argomales, las turberas y esfagnales, los ecosistemas costeros, particularmente los acantilados y dunas, y los bosques acidófilos.

Adenocarpus complicatus subsp. *parviflorus*, *Agrostis curtisii*, *Alyssum loiseleurii*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *iberica*, *Arnica montana* subsp. *atlantica*, *Asparagus officinalis* subsp. *prostratus*, *Asperula cynanchica* subsp. *occidentalis*, *Avenula sulcata*, *Betula pubescens* subsp. *celtiberica*, *Brassica oleracea*, *Cakile maritima* subsp. *integrifolia*, *Carduncellus mitissimus*, *Carex arenaria*, *Carex binervis*, *Caropsis verticillatundata*, *Carum verticillatum*, *Centaurea debeauxii*, *Cerastium diffusum*, *Ceratocarpus claviculata*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Cirsium filipendulum*,



Carlina acanthifolia subsp. *cynara*

Cochlearia aestuaria, *Cochlearia danica*, *Daucus carota* subsp. *gummifer*, *Dianthus hyssopifolius* subsp. *gallicus*, *Dryopteris aemula*, *Elytrigia juncea* subsp. *boreoatlantica*, *Erica ciliaris*, *Erica cinerea*, *Erica tetralix*, *Erica vagans*, *Euphorbia hyberna*, *Euphorbia portlandica*, *Festuca ovina* subsp. *hirtula*, *Festuca paniculata* subsp. *longiglumis*, *Festuca rubra* subsp. *litoralis*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, *Galium arenarium*, *Galium saxatile*, *Genista anglica*, *Herniaria ciliolata* subsp. *robusta*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Hypericum elodes*, *Hypericum pulchrum*, *Koeleria albescens*, *Laserpitium prutenicum* subsp. *dufourianum*, *Lathraea clandestina*, *Lepidium heterophyllum*, *Leucanthemum ircutianum* subsp. *crassifolium*, *Limonium binervosum*, *Limonium ovalifolium*, *Linaria supina* subsp. *maritima*, *Lithodora prostrata*, *Meconopsis cambrica*, *Myosotis lamottiana*, *Narcissus bulbocodium* subsp. *citrinus*, *Narcissus pallidiflorus*, *Narthecium ossifragum*, *Ononis spinosa* subsp. *maritima*, *Ornithopus perpusillus*, *Pentaglottis sempervirens*, *Pinguicula lusitanica*, *Polygala serpyllifolia*, *Potentilla montana*, *Prunella hastifolia*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Puccinellia maritima*, *Pulmonaria longifolia*, *Pyrus cordata*, *Ranunculus omiophyllus*, *Salicornia dolichostachya*, *Salicornia lutescens*, *Salicornia obscura*, *Saxifraga fragosoi*, *Saxifraga hirsuta* subsp. *hirsuta*, *Scilla verna*, *Scrophularia scorodonia*, *Scutellaria minor*, *Sedum anglicum*, *Sedum forsterianum*, *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, *Sibthorpia europaea*, *Silene uniflora* subsp. *thorei*, *Silene uniflora* subsp. *uniflora*, *Simethis mattiazzi*, *Solidago virgaurea* subsp. *macrorhiza*, *Teesdalia nudicaulis*, *Thymus praecox* subsp. *britannicus*, *Trichomanes speciosum*, *Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum*, *Trifolium occidentale*, *Ulex europaeus*, *Ulex gallii*, *Vicia orobus*, *Viola lactea*, *Wahlenbergia hederacea*.

*Pyrus cordata**Meconopsis cambrica**Pinguicula lusitanica*

1.6 Especies atlántico-macaronésico-pantropicales

Este pequeño grupo de helechos posee una distribución muy amplia que abarca algunas de las islas del Atlántico (Macaronesia), como Azores, Madeira y Canarias, donde habitan en ambientes húmedos y oceánicos, algunas zonas termomediterráneas hiperhúmedas del sur peninsular y, en algunos casos, se extiende incluso al mundo paleotropical. Su presencia en el ámbito atlántico, lógicamente en las áreas más oceánicas y térmicas de las tierras costeras bajas de la Cornisa Cantábrica, tiene una honda significación paleobiogeográfica que nos indica antiguas relaciones entre estos y aquellos territorios. Este reducido grupo de helechos suele vivir en lugares sombríos, húmedos y libres de heladas, lo que indica las condiciones climáticas reinantes en el tiempo en el que estas relaciones estaban vigentes, tal vez en el Terciario, antes de los episodios de aridización y enfriamientos que caracterizaron el final de esta era y el Cuaternario.

Calcitra macrocarpa, *Cystopteris diaphana*, *Hymenophyllum tunbrigense*, *Stegnogramma pozoi*, *Woodwardia radicans*.

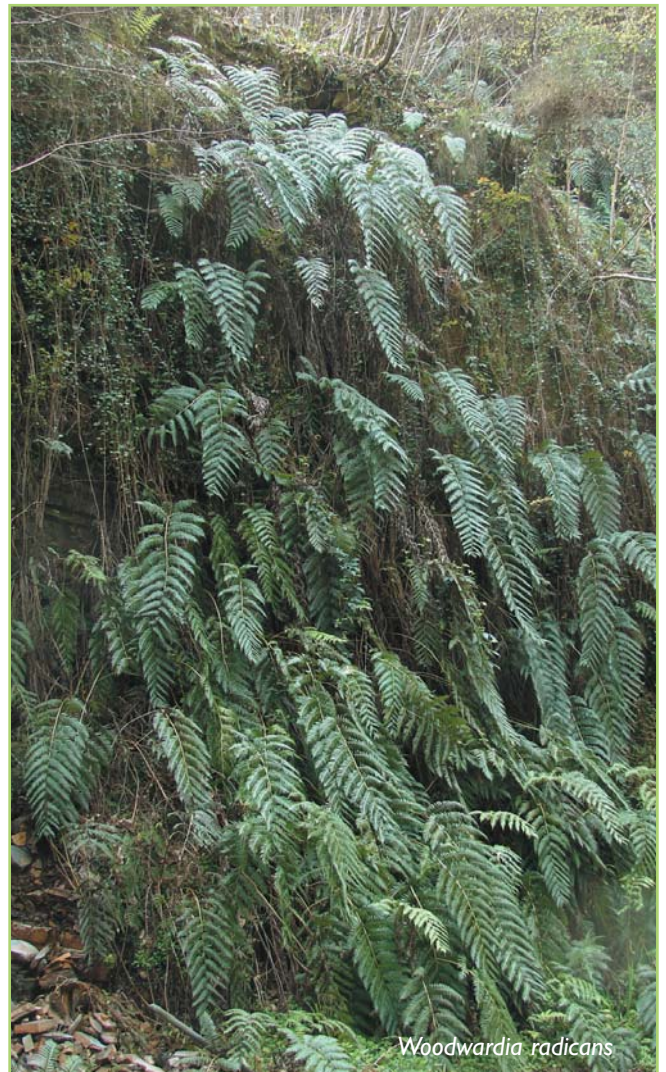


Stegnogramma pozoi

1.7 Especies cantábricas

Dentro de este grupo incluimos las plantas que se distribuyen principalmente en las subprovincias Orocantábrica y la parte ibérica de la Cantabroatlántica, aunque algunas penetren en territorios adyacentes como los sectores Castellano Cantábrico e Ibérico Serrano o el subsector Pirenaico occidental. Se trata de un grupo heterogéneo desde el punto de vista del hábitat de las especies; cabe mencionar la abundancia de los taxones basófilos.

Agrostis hesperica, *Allium ericetorum*, *Anemone pavoniana*, *Antirrhinum braun-blanquetii*, *Arenaria grandiflora* subsp. *incrassata*, *Berberis vulgaris* subsp. *cantabrica*, *Carex asturica*, *Carex caudata*, *Carex paniculata* subsp. *lusitanica*, *Centaurea lagascanica*, *Cytisus cantabricus*, *Daboecia cantabrica*, *Digitalis parviflora*, *Erysimum duriaei*, *Euphorbia flavicomis* subsp. *occidentalis*, *Euphorbia polygalifolia*, *Festuca juncifolia*, *Festuca picoeuropeana*, *Festuca rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*, *Festuca vasconensis*, *Galium asturiocantabricum*, *Genista legionensis*, *Genista micrantha*, *Genista obtusiramea*, *Genista occidentalis*, *Leucanthemum gaudinii* subsp. *cantabricum*, *Lithodora diffusa*, *Luzula sylvatica* subsp. *henriquesii*, *Narcissus asturiensis* subsp. *brevicoronatus*, *Narcissus nobilis*, *Onobrychis reuteri*, *Oreochloa confusa*, *Petrocoptis lagascae*, *Salix cantabrica*, *Saxifraga conifera*, *Saxifraga trifurcata*, *Sempervivum vicentei* subsp. *cantabri-*



Woodwardia radicans

*Daboecia cantabrica*

cum, *Seseli cantabricum*, *Thymelaea coridifolia*, *Thymelaea ruizii*.

1.8 Especies pirenaicas

Este conjunto está formado por taxones endémicos o subendémicos de los Pirineos. La mayoría son endemismos estrictos mientras que algunos presentan localidades fuera de él en clara representación de la influencia pirenaica en el exterior de la subprovincia Pirenaica.

Allium pyrenaicum, *Androsace ciliata*, *Androsace cylindrica*, *Angelica razulii*, *Arenaria oscensis*, *Armeria bubanii*, *Armeria pubinervis* subsp. *pubinervis*, *Asperula pyrenaica*, *Aster pyrenaicus*, *Astragalus sempervirens* subsp. *catalaunicus*, *Bupleurum angulosum*, *Campanula ficarioides* subsp. *orhyi*, *Cirsium glabrum*, *Echinopartum horridum*, *Erodium manescavii*, *Erysimum seipkae*, *Festuca altopyrenaica*, *Festuca pyrenaica*, *Galeopsis pyrenaica*, *Galium cespitosum*, *Genista ausetana*, *Gentiana burseri*, *Geranium cinereum*, *Helianthemum nummularium* subsp. *pyrenaicum*, *Hieracium atopictum*, *Hieracium cordatum*, *Hieracium lamprophyllum*, *Hieracium loeflingianum*, *Hieracium subsericeum*, *Iberis bernardiana*, *Iberis spathulata*, *Jasione crispa* subsp. *crispa*, *Laserpitium nestleri* subsp. *nestleri*, *Lathyrus*

vivantii, *Lavandula angustifolia* subsp. *pyrenaica*, *Leontodon pyrenaicus* subsp. *pyrenaicus*, *Leucanthemum gaudinii* subsp. *barrelieri*, *Lithospermum gastonii*, *Minuartia cerastifolia*, *Narcissus abscissus*, *Onosma tricosperma* subsp. *catalaunica*, *Pedicularis pyrenaica*, *Petrocoptis hispanica*, *Petrocoptis pyrenaica*, *Pinguicula longifolia*, *Pinus uncinata*, *Pulmonaria affinis*, *Ramonda myconi*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Salix pyrenaica*, *Saponaria caespitosa*, *Saxifraga hariatii*, *Saxifraga pentadactylis* subsp. *pentadactylis*, *Saxifraga pubescens* subsp. *iratiana*, *Saxifraga umbrosa*, *Senecio pyrenaicus* subsp. *pyrenaicus*, *Thalictrum macrocarpum*, *Thymelaea nivalis*, *Thymus nervosus*, *Trisetum baregense*, *Veronica nummularia*.

1.9 Especies pirenaico-cantábricas

En esta lista se incluyen taxones cuya distribución se restringe al ámbito pirenaico y cantábrico (a veces pueden aparecer poblaciones en otras montañas ibéricas o austrogálicas). Se reseñan tanto plantas de área pirenaica que penetran en localidades cantábrico orientales (cántabro-vasconicas, piceo-europeanas, etc.) como las que, inversamente, tienen una distribución preferentemente cantábrica y alcanzan el Pirineo occidental, así como las que presentan una distribución más regular por ambos

territorios. Abundan los taxones orófilos ligados a hábitats rupícolas, glerícolas y quionófilos comunes en la alta montaña, con dominancia neta de los de preferencias basófilas. Junto a ellos, hay algunas plantas notables que participan en comunidades de matorral o bosques, cuya área suele exceder un tanto al estricto ámbito biogeográfico descrito.

Adenostyles alliariae subsp. *hybrida*, *Adonis pyrenaica*, *Agrostis durieui*, *Aquilegia pyrenaica*, *Arenaria purpurascens*, *Asperula cynanchica* subsp. *pyrenaica*, *Asperula hirta*, *Carduus argemone*, *Carduus carlinoides*, *Carex macrostyla*, *Cirsium richterianum*, *Crepis lampanoides*, *Daphne laureola* subsp. *philippi*, *Dethawia tenuifolia*, *Erucastrum nasturtii-folium* subsp. *sudrei*, *Euphorbia pyrenaica*, *Festuca eskia*, *Festuca glacialis*, *Festuca paniculata* subsp. *font-queri*, *Fritillaria pyrenaica*, *Galium pyrenaicum*, *Gentiana occidentalis*, *Geum pyrenaicum*, *Helictotrichon cantabricum*, *Hieracium cerinthoides*, *Hieracium colmeiroanum*, *Hieracium fontanesianum*, *Hieracium mixtum*, *Hieracium nobile*, *Hieracium olivaceum*, *Hieracium ramondii*, *Hieracium souliei*, *Hugueninia tanacetifolia* subsp. *suffruticosa*, *Hypericum richeri* subsp. *burseri*, *Iris latifolia*, *Laserpitium nestleri* subsp. *eliasii*, *Lathyrus ochraceus* subsp. *hispanicus*, *Leontodon duboisii*, *Leucanthemum maximum*, *Lilium pyrenaicum*, *Linaria propinqua*, *Medicago suffruticosa* subsp. *suffruticosa*, *Merendera montana*, *Oxytropis foucaudii*,

Pedicularis mixta, *Pimpinella siifolia*, *Potentilla alchimilloides*, *Pritzelago alpina* subsp. *auerswaldii*, *Ranunculus amplexicaulis*, *Ranunculus gouanii*, *Ranunculus parnassiifolius* subsp. *favargerii*, *Reseda glauca*, *Rumex aquitanicus*, *Saxifraga aretioides*, *Saxifraga hirsuta* subsp. *paucicrenata*, *Saxifraga praetermissa*, *Scilla lilio-hyacinthus*, *Scrophularia alpestris*, *Seseli montanum* subsp. *nanum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica*, *Teucrium pyrenaicum*, *Valeriana apula*, *Valeriana pyrenaica*, *Veronica nummularia*, *Veronica ponae*, *Viola bubanii*, *Viola cornuta*.

2 LA FLORA MEDITERRÁNEA

La flora de distribución mediterránea alcanza una muy notable representación en el territorio considerado, toda vez que su mitad meridional se incluye biogeográficamente en la Región Mediterránea. Como es lógico, esta flora tiende a ocupar las zonas en las que las condiciones de mediterraneidad se hacen patentes, como el valle del Ebro y las zonas cumbreñas de los Montes Ibéricos. En la franja formada por las sierras exteriores de los montes vasco-cantábricos y prepirenaicos, bajo condiciones de clima templado submediterráneo, hay una fuerte penetración de la flora mediterránea, que se produce también en la franja costera de la vertiente atlántica, aunque en este caso tiene siempre un carácter más mesofítico y termófilo.



Potentilla alchimilloides

2.1 Especies de amplia distribución en la Región Mediterránea

En este conjunto se agrupan los taxones cuya distribución abarca amplios territorios en la Región Mediterránea o al menos en su mitad occidental, además de en la Península Ibérica. Una gran parte de estas plantas son terófitos que forman parte de comunidades nitrófilas o de pastizales anuales. Otro gran conjunto es el de las plantas de los ecosistemas forestales esclerofilos y de matorrales.

2.1.1 Especies de amplio rango altitudinal

Achillea ageratum, *Aegilops geniculata*, *Aegilops triuncialis*, *Agrostis castellana*, *Alkanna tinctoria*, *Allium ampeloprasum*, *Alyssum simplex*, *Anacyclus clavatus*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Arbutus unedo*, *Arceuthobium oxycedri*, *Argyrolobium zanonii*, *Aristolochia paucinervis*, *Asparagus acutifolius*, *Asphodelus cerasiferus*, *Asplenium onopteris*, *Astragalus monspessulanus*, *Astragalus sesameus*, *Astragalus stella*, *Bellis sylvestris*, *Bifora testiculata*, *Bombycilaena erecta*, *Brachypodium phoenicoides*, *Brachypodium retusum*, *Campanula erinus*, *Carduus pycnocephalus*, *Carex distachya*, *Carex hallerana*, *Carthamus lanatus*, *Catananche caerulea*, *Celtis australis*, *Centaurea aspera*, *Centaurea melitensis*, *Cephalaria leucantha*, *Cerastium gracile*, *Cirsium echina-*

tum, *Cirsium monspessulanum*, *Cistus albidus*, *Cistus laurifolius*, *Cnicus benedictus*, *Convolvulus lineatus*, *Coris monspeliensis*, *Corynephorus fasciculatus*, *Crupina vulgaris*, *Cynoglossum cheirifolium*, *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica*, *Daphne gnidium*, *Dipcadi serotinum*, *Dorycnium hirsutum*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Echinaria capitata*, *Echinops ritro*, *Echium asperrimum*, *Echium plantagineum*, *Ephedra nebrodensis*, *Erodium botrys*, *Erodium malacoides*, *Erodium moschatum*, *Euphorbia characias*, *Ferula communis*, *Fraxinus angustifolia*, *Fumana thymifolia*, *Genista scorpius*, *Globularia vulgaris*, *Hedypnois cretica*, *Helichrysum stoechas*, *Hippocrepis ciliata*, *Hypericum tomentosum*, *Iberis ciliata*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus oxycedrus*, *Juniperus phoenicea*, *Leontodon taraxacoides* subsp. *hispidus*, *Leontodon tuberosus*, *Leuzea conifera*, *Linum narbonense*, *Lonicera etrusca*, *Lonicera implexa*, *Lotus angustissimus*, *Matthiola fruticulosa*, *Medicago monspeliaca*, *Medicago orbicularis*, *Melilotus neapolitanus*, *Micropyrum tenellum*, *Moehringia trinervia* subsp. *pentandra*, *Nigella damascena*, *Onobrychis saxatilis*, *Ononis minutissima*, *Ononis reclinata*, *Opopanax chironium*, *Ornithogalum narbonense*, *Ornithopus compressus*, *Osyris alba*, *Pallenis spinosa*, *Paronychia capitata*, *Phillyrea angustifolia*, *Phillyrea latifolia*, *Phlomis herba-venti*, *Pinus halepensis*, *Pistacia terebinthus*, *Plantago afra*, *Plantago sempervirens*, *Polygala monspeliaca*, *Quercus ilex*, *Quercus suber*, *Rhagadiolus stellatus*, *Rhamnus alaternus*, *Rosmarinus officinalis*, *Rubia peregrina*,



Genista scorpius

Rubia tinctorum, *Rumex bucephalophorus*, *Rumex intermedius*, *Ruscus aculeatus*, *Ruta angustifolia*, *Ruta chalepensis*, *Ruta montana*, *Salvia lavandulifolia*, *Santolina chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*, *Satureja montana*, *Scolymus hispanicus*, *Sedum amplexicaule*, *Sedum caespitosum*, *Sedum sediforme*, *Senecio gallicus*, *Senecio lividus*, *Silene italica*, *Silene muscipula*, *Stachelina dubia*, *Stipa offneri*, *Thapsia villosa*, *Thymus vulgaris*, *Tolpis barbata*, *Trigonella gladiata*, *Tuberaria lignosa*, *Velezia rigida*, *Vicia narbonensis*, *Vicia peregrina*, *Vincetoxicum nigrum*, *Vulpia ciliata*, *Vulpia unilateralis*, *Xeranthemum inapertum*.

2.1.2 Especies de tendencia termófila

Aetheorhiza bulbosa, *Aizoon hispanicum*, *Allium neapolitanum*, *Alyssum granatense*, *Alyssum linifolium*, *Ammophila arenaria* subsp. *australis*, *Anacyclus radiatus*, *Anacyclus valentinus*, *Arabis parvula*, *Arctium chabertii*, *Arisarum vulgare*, *Artemisia caerulescens* subsp. *gallica*, *Artemisia herba-alba*, *Asphodelus fistulosus*, *Asplenium petrarchae*, *Asteriscus aquaticus*, *Astragalus echinatus*, *Atractylis cancellata*, *Bellardia trixago*, *Bupleurum fruticosum*, *Bupleurum lancifolium*, *Bupleurum semicompositum*, *Bupleurum tenuissimum*, *Campanula fastigiata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Carlina lanata*, *Centaureum spicatum*, *Ceratonia siliqua*, *Cistus clusii*, *Clematis flammula*, *Coleostephus myconis*, *Convolvulus althaeoides*, *Coronilla valentina* subsp. *glauca*, *Crucianella maritima*, *Crucianella patula*, *Cutandia maritima*, *Cynara cardunculus*, *Cytinus hypocistis*, *Elytrigia elongata*, *Emex spinosa*, *Ephedra distachya*, *Ephedra fragilis*, *Filago congesta*, *Frankenia pulverulenta*, *Galactites tomentosa*, *Globularia alypum*, *Glycyrrhiza glabra*, *Haplophyllum linifolium*, *Hedysarum spinosissimum*, *Helianthemum syriacum*, *Hordeum murinum* subsp. *leporinum*, *Lathyrus ochrus*, *Launaea fragilis*, *Laurus nobilis*, *Lavatera cretica*, *Limonium echioides*, *Linum maritimum*, *Lycium europaeum*, *Lygeum spartum*, *Lythrum junceum*, *Malcolmia africana*, *Malva aegyptia*, *Malva nicaeensis*, *Malva parviflora*, *Marrubium alysson*, *Medicago littoralis*, *Medicago marina*, *Medicago secundiflora*, *Medicago truncatula*, *Moricandia arvensis*, *Nonea echioides*, *Nonea micrantha*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Ononis natrix* subsp. *ramosissima*, *Peganum harmala*, *Phagnalon rupestre*, *Phagnalon saxatile*, *Picris hispanica*, *Pistacia lentiscus*, *Plantago albicans*, *Plantago loeflingii*, *Platycapnos spicata*, *Plumbago europaea*, *Polygonum equisetiforme*, *Pulicaria odora*, *Pulicaria paludosa*, *Quercus coccifera*, *Reichardia picroides*, *Reseda stricta*, *Rhamnus lycioides*, *Rosa sempervirens*, *Salsola vermiculata*, *Silybum eburneum*, *Smilax aspera*, *Sonchus maritimus*, *Sonchus tenerrimus*, *Stachys ocymastrum*, *Tamarix africana*, *Tamarix canariensis*, *Trachelium caeruleum*, *Urtica pilulifera*, *Urtica membranacea*, *Viburnum tinus*.

2.1.3 Especies de tendencia orófila (orófitos circunmediterráneos)

Aethionema saxatile, *Alyssum serpyllifolium*, *Anthyllis montana*, *Arenaria grandiflora* subsp. *grandiflora*, *Astragalus depressus*, *Centranthus lecoqii*, *Crepis albida* subsp. *albida*, *Cynoglossum dioscoridis*, *Draba hispanica*, *Gagea soleirolii*, *Galium verticillatum*, *Helianthemum oelandicum* subsp. *incanum*, *Hormathophylla spinosa*, *Inula montana*, *Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica*, *Juniperus sabinana*, *Linum campanulatum*, *Lithospermum incrassatum*, *Minuartia hamata*, *Paronychia kapela*, *Paronychia polygonifolia*, *Rhamnus pumila*, *Saponaria ocymoides*, *Scabiosa graminifolia*, *Silene ciliata* subsp. *ciliata*, *Silene nemoralis*, *Telephium imperati*, *Valeriana tuberosa*, *Vicia onobrychioides*.

2.2 Especies de la flora endémica y subendémica de la Península Ibérica

En este apartado se comenta y se enumera el nutrido conjunto de taxones presentes en la zona de estudio cuya corología es básicamente ibérica. El concepto "ibérico" se toma en un sentido laxo, al incluir también especies ibero-provenzales e ibero-magrebina, pero cuyo óptimo corológico corresponde a los territorios peninsulares.



Arisarum vulgare

2.2.1 Especies de amplia distribución

Es posible distinguir un reducido grupo de especies cuya distribución abarca un amplio área en la Península Ibérica (y zonas adyacentes norteafricanas y austrogálicas) cuya presencia en la zona objeto de esta obra es notable y merecedora de ser destacada. La amplitud de su valencia ecológica les impide ser reconocidas como pertenecientes a una de las dos grandes agrupaciones en las que se puede separar la flora mediterránea ibérica: la Ibero-Levantina y la Ibero-Atlántica, sino más bien a participar de ambas.

Andryala ragusina, Atractylis humilis, Carduus bourgeanus, Centaurea ornata, Cirsium pyrenaicum, Conopodium pyrenaicum, Conopodium ramosum, Fritillaria lusitanica, Galium pinetorum, Inula helenioides, Legousia castellana, Linaria aeruginea, Linaria spartea, Mercurialis tomentosa, Nepeta tuberosa subsp. reticulata, Phlomis lychnitis, Piptatherum paradoxum, Quercus rotundifolia, Retama sphaerocarpa, Scorzonera angustifolia, Senecio minutus, Sideritis hirsuta, Silene legionensis, Thymus zygis, Vincetoxicum nigrum.

2.2.2 Especies ibérico-occidentales

La patria de este conjunto de plantas son los territorios silíceos del occidente ibérico (provincia Mediterránea Ibérica Occidental). El mundo cantábrico occidental, sobre todo el orocantábrico, se halla fuertemente penetrado por este nutrido elemento, solapándose con la flora atlántica y la genuinamente cantábrica. Algunas especies alcanzan incluso el suroeste de Francia, pero su óptimo sigue permaneciendo en el occidente ibérico. En la zona considerada, este elemento se manifiesta sobre todo en los pisos altos (orotemplado y criorotemplado) del sector Ibérico Serrano, por lo que en la lista que presentamos la mayoría de las plantas son de media o alta montaña.

Adenocarpus complicatus subsp. complicatus, Adenocarpus hispanicus, Angelica major, Arenaria montana, Avenella iberica, Campanula lusitanica, Carduus carpetanus, Cistus populifolius, Cytisus oromediterraneus, Doronicum carpetanum, Erica australis subsp. aragonensis, Erica lusitanica, Festuca curvifolia, Festuca heterophylla subsp. braun-blanquetii, Festuca rivas-martinezii subsp. rivas-martinezii, Genista florida subsp. polygaliphylla, Gentiana boryi, Halimium lasianthum subsp. alyssoides, Hieracium carpetanum, Hieracium vahlii, Hyacinthoides hispanica, Halimium umbellatum subsp. viscosum, Helianthemum apenninum subsp. masguindalii, Jasione crispa subsp. centralis, Jasione laevis subsp. carpetana, Jasione sessiliflora, Lathyrus nudicaulis, Lavandula stoechas subsp. pedunculata, Leontodon carpetanus,

Leucanthemopsis pallida subsp. pallida, Luzula hispanica, Luzula lactea, Margotia gummifera, Myosotis stolonifera, Odontites tenuifolius, Origanum virens, Periballia involucrata, Phalacrocarpum oppositifolium, Pimpinella villosa, Prunus lusitanica, Pterospartum tridentatum subsp. cantabricum, Quercus pyrenaica, Salix salviifolia, Santolina rosmarinifolia, Saxifraga pentadactylis subsp. willkommiana, Sedum brevifolium, Sedum hirsutum, Sempervivum vicentei subsp. vicentei, Senecio carpetanus, Silene ciliata subsp. elegans, Spargularia capillacea, Spargularia rubra, Thymus mastichina, Trisetum hispidum, Veronica fruticans, Viola montcaunica.

2.2.3 Especies ibérico-orientales

En este conjunto se listan los taxones ibéricos (s.l.) cuyo óptimo en su distribución geográfica corresponde a los territorios orientales y centro-orientales ibéricos. Ello implica que casi todos ellos sean basófilos o indiferentes a la naturaleza química del sustrato. Debido a la configuración climática y litológica del territorio, este elemento se concentra en los territorios aledaños al Ebro y en los de la transición hacia la Meseta.



Prunus lusitanica



Ononis fruticosa

2.2.3.1 de amplio rango altitudinal

En este pequeño grupo se incluyen plantas, en buena parte pertenecientes a matorrales basófilos, cuya distribución es amplia, abarcando desde los pisos cálidos hasta los niveles más fríos de la meseta.

Astragalus alopecuroides, *Bupleurum fruticosum*, *Bupleurum rigidum*, *Hypericum caprifolium*, *Jasonia glutinosa*, *Jasonia tuberosa*, *Lavandula latifolia*, *Lithodora fruticosa*, *Lysimachia ephemerum*, *Odontites eliasseii*, *Odontites longiflorus*, *Onobrychis argentea* subsp. *hispanica*, *Ononis fruticosa*, *Onopordum nervosum*, *Quercus faginea*, *Salvia lavandulifolia*, *Sarcocapnos enneaphylla*, *Sideritis hirsuta*, *Stipa parviflora*.

2.2.3.2 central-ibéricas

En este grupo se listan las plantas que habitan las montañas calizas y dolomíticas, los páramos y las tierras interiores ibéricas; varias de ellas presentan también poblaciones norteafricanas o austrogálicas. En la zona de estudio, esta flora domina en los bordes septentrionales de la Meseta (sectores Celtibérico-Alcarreño y Castellano Duriense), penetra en la Depresión del Ebro y alcanza las sierras exteriores de los Montes Vasco-Cantábricos y el Prepirineo. Los de rango altitudinal más amplio llegan a ocupar los tramos altos de la Depresión del Ebro así como el sector Castellano Cantábrico. Esta distribución

determina que la flora interior ibérica, de cierta tendencia orófila, se pueda encontrar mezclada con la flora termófila iberolevantina en los sectores Riojano y Bardenas-Monegros, con la cantábrica y la atlántica en el distrito Navarro-Alavés, o con la submediterránea y la pirenaica en el sector Prepirenaico. Gran parte de estas especies forman parte de los matorrales y tomillares basófilos de las parameras, montañas y mesetas ibéricas, aunque tampoco faltan casmófitos ni plantas nitrófilas.

Achillea odorata, *Allium moly*, *Aquilegia vulgaris* subsp. *hispanica*, *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *crassifolia*, *Arenaria erinacea*, *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris*, *Armeria arenaria* subsp. *anomala*, *Asplenium celtibericum*, *Aster aragonensis*, *Aster willkommii*, *Astragalus dusii*, *Astragalus macrorhizus*, *Astragalus nevadensis* subsp. *muticus*, *Berberis hispanica* subsp. *seroi*, *Campanula hispanica*, *Campanula speciosa*, *Carduncellus monspeliensium*, *Centaurea paniculata* subsp. *castellana*, *Centaurea triumfetti* subsp. *lingulata*, *Chaenorhinum organifolium*, *Chaenorhinum segoviense* subsp. *semiglabrum*, *Cirsium odontolepis*, *Cochlearia aragonensis*, *Crepis albida* subsp. *macrocephala*, *Crocus nevadensis*, *Deschampsia media* subsp. *hispanica*, *Dianthus pungens* subsp. *brachyanthus*, *Dianthus pungens* subsp. *hispanicus*, *Digitalis obscura*, *Draba dedeana*, *Erinacea anthyllis*, *Erodium daucoides*, *Erodium glandulosum*, *Eryngium bourgatii*, *Erysimum mediohispanicum*, *Euphorbia minuta*,

Euphorbia nevadensis subsp. *aragonensis*, *Festuca gautieri* subsp. *scoparia*, *Festuca gracilior*, *Festuca hystrix*, *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae*, *Genista hispanica*, *Genista pumila* subsp. *rigidissima*, *Helianthemum cinereum* subsp. *rotundifolium*, *Hieracium aragonense*, *Hieracium candidum*, *Hieracium laniferum*, *Hieracium loscosianum*, *Hieracium solidagineum*, *Hormathophylla lapeyrousiana*, *Juniperus thurifera*, *Jurinea humilis*, *Lathyrus pannonicus* subsp. *longestipulatus*, *Leucantheropsis pallida* subsp. *virescens*, *Linaria proxima*, *Linum suffruticosum* subsp. *appressum*, *Lonicera pyrenaica*, *Marrubium supinum*, *Nepeta nepetella* subsp. *aragonensis*, *Onopordum acaulon* subsp. *acaulon*, *Pedicularis comosa* subsp. *schizocalyx*, *Plantago discolor*, *Poa ligulata*, *Pulsatilla rubra* subsp. *hispanica*, *Reseda barrelieri*, *Saxifraga cuneata*, *Saxifraga fragilis*, *Saxifraga longifolia*, *Scrophularia crithmifolia*, *Sedum nevadense*, *Senecio lagascanus*, *Serratula nudicaulis*, *Serratula pinnatifida*, *Sideritis camarae*, *Sideritis pungens*, *Silene boryi* subsp. *barduliensis*, *Thalictrum tuberosum*, *Thymelaea pubescens*, *Thymus fontqueri*, *Thymus mastigophorus*, *Valeriana longiflora*, *Veronica jabalambrensis*, *Vicia pyrenaica*.

2.2.3.3 termófilas

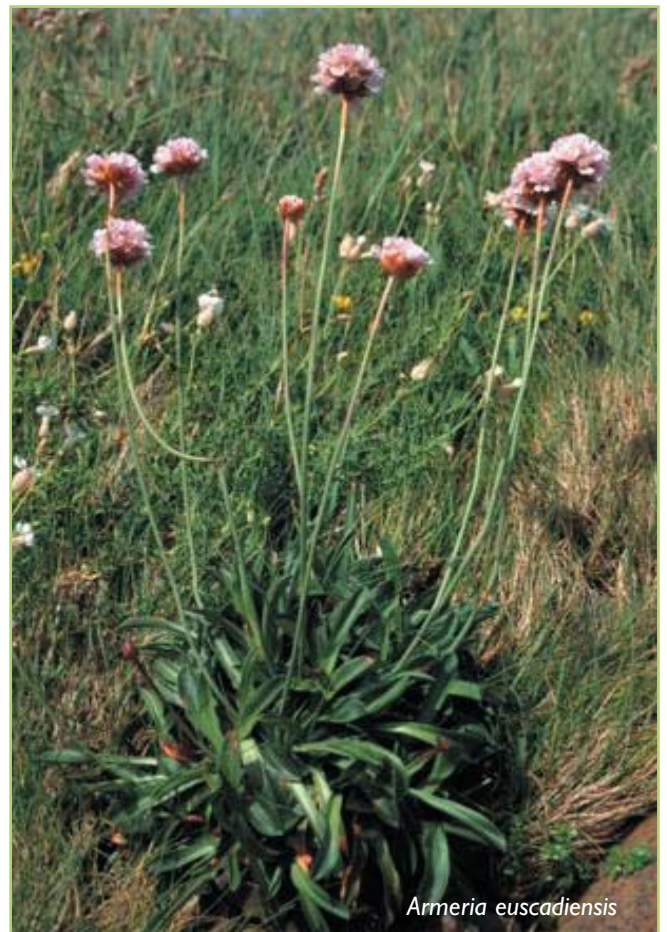
Vinculados a hábitats como saladares interiores, matorrales gipsícolas o tomillares sobre calizas o margas así como a algunas comunidades nitrófilas vivaces, frecuentes en las depresiones y las cuencas de los grandes ríos ibéricos, hay un número de taxones ibéricos o ibero-norteafricanos que se distribuyen en tierras bajas, en termotipos termo y mesomediterráneo, que alcanzan el territorio por la Depresión del Ebro.

Antirrhinum barrelieri, *Armeria arenaria* subsp. *bilbilitana*, *Astragalus turolensis*, *Centaurea linifolia*, *Centaureum quadrifolium* subsp. *parviflorum*, *Diploaxis ilorcitana*, *Diploaxis virgata*, *Fumana hispidula*, *Gypsophila hispanica*, *Gypsophila tomentosa*, *Helianthemum squamatum*, *Herniaria fruticosa*, *Launaea pumila*, *Lavatera triloba*, *Lepidium subulatum*, *Limonium costae*, *Limonium hibericum*, *Limonium latebracteatum*, *Limonium ruizii*, *Linum suffruticosum* subsp. *suffruticosum*, *Malva trifida*, *Microcnemum coralloides*, *Minuartia campestris*, *Moricandia moricandioides*, *Nepeta beltranii*, *Ononis tridentata*, *Onopordum acaulon* subsp. *uniflorum*, *Onopordum corymbosum*, *Pistorinia hispanica*, *Sedum gypsicola*, *Senecio auricula*, *Senecio malacitanus*, *Serratula flavescens* subsp. *leucantha*, *Sideritis scordiooides* subsp. *cavanillesii*, *Sideritis spinulosa*, *Sisymbrium crassifolium*, *Sonchus crassifolius*, *Stipa lagascae*, *Suaeda vera* subsp. *braun-blanquetii*, *Teucrium gnaphalodes*, *Thymus loscosii*, *Trinia glauca* subsp. *dufourii*, *Veronica tenuifolia*.

3 LA FLORA ENDÉMICA

En este grupo se incluyen los taxones cuya distribución está dentro o próxima al área considerada. Entre ellos abundan los microendemismos con bajo rango taxonómico (subespecie), que se concentran en una serie de géneros, como *Armeria*, *Narcissus* o *Sideritis*, cuya especiación reciente ha producido numerosos pequeños taxones en el ámbito ibérico. Los hábitats de estas plantas son variados, abundando los de montaña.

- *Apium graveolens* subsp. *butronensis* (santanderino-vizcaino)
- *Armeria arenaria* subsp. *burgalensis* (castellano-cantábrico)
- *Armeria bigerrensis* subsp. *losae* (urbionense)
- *Armeria bigerrensis* subsp. *microcephala* (moncayense)
- *Armeria cantabrica* subsp. *vasconica* (navarro-alavés)
- *Armeria euscadiensis* (cántabro-vascónico)
- *Armeria pubinervis* subsp. *orissonensis* (cántabro-vascónico)
- *Campanula urbionensis* (urbionense)
- *Cytisus commutatus* (santanderino-vizcaino)
- *Endressia castellana* (navarro-alavés, castellano-cantábrico)



Armeria euscadiensis

- *Erysimum gorbeanum* (castellano-cantábrico, cántabro-vascónico)
- *Festuca aragonensis* (moncayense)
- *Genista eliasseñenii* (castellano-cantábrico)
- *Genista teretifolia* (navarro-alavés, somontano aragonés)
- *Geranium endressii* (pirenaico occidental)
- *Limonium pau* (riojano)
- *Narcissus asturiensis* subsp. *jacetanus* (pirenaico occidental, cántabro-vascónico)
- *Narcissus varduliensis* (navarro-alavés)
- *Saxifraga losae* (castellano-cantábrico, cántabro-vascónico, pirenaico occidental, demandés, urbionense)
- *Saxifraga moncayensis* (moncayense)
- *Senecio nemorensis* subsp. *bayonnensis* (vascónico oriental)
- *Sideritis hyssopifolia* subsp. *castellana* (castellano-cantábrico)
- *Sideritis ovata* (navarro-alavés, castellano-cantábrico)
- *Soldanella villosa* (cántabro-vascónico)



SERIES, GEOSERIES Y GEOPERMASERIES DE VEGETACIÓN DE LA COMUNIDAD AUTÓNOMA DEL PAÍS VASCO



LOS CAMBIOS DE LA VEGETACIÓN EN ESCALA TEMPORAL REDUCIDA: DINAMISMO Y SUCESIÓN. CONCEPTO DE SERIE, GEOSERIE Y GEOPERMASERIE DE VEGETACIÓN

La idea de que la vegetación cambia a lo largo del tiempo es bastante antigua, pero fue Clements quien a partir de su publicación en 1916, que luego rehizo en 1928, formalizó y divulgó su teoría de la sucesión en las comunidades vegetales. Sabemos muy bien que las condiciones mesológicas que afectan a la vegetación no permanecen constantes en el tiempo; ya lo hemos visto con el clima, pero lo mismo sucede con el sustrato (fenómenos de erosión y otras alteraciones topográficas), con el régimen hídrico del suelo (cambios en la escorrentía, etc.) o con otros factores. No obstante, la escala temporal de tales variaciones, con ser diversa, suele ser bastante grande en relación con el tiempo de vida de la mayoría de los individuos vegetales. Esta relativa "brevedad" de la vida de las plantas las hace en cierto modo independientes de las variaciones de las condiciones del medio. Por ello, podemos abstraer la dinámica poblacional de las especies y de las comunidades de los mencionados cambios en las condiciones mesológicas y considerar este conjunto de factores como constantes. Con ello podemos establecer que los cambios que tienen lugar en las comunidades vegetales en escala de tiempo breve obedecen al impulso de lo que llamamos *dinamismo*. *El dinamismo es el conjunto de mecanismos que impulsa la sucesión, que es el fenómeno de cambio o evolución en las comunidades vegetales que ocupan un determinado lugar a lo largo del tiempo.*

La sucesión integra las variaciones en las relaciones entre las poblaciones de las especies constituyentes de la o las comunidades vegetales involucradas. O, dicho de otro modo, integra la historia de la competencia entre las distintas poblaciones de las especies concurrentes, que experimentan el ciclo instalación, expansión, apogeo, estabilización, declive y extinción de forma no sincrónica.

La superposición espacio-temporal de estos fenómenos culmina en un estado de equilibrio o "terminal" en el que las especies que lo componen han llegado a estancarse en la fase de estabilidad, en la que permanecen *sine die*, en tanto no cambien las condiciones mesológicas. El transcurso de tal evolución conduce, por tanto, a la consecución de un estado final maduro al cual se llega tras pasar por todas las situaciones anteriores. Éstas, aunque se suceden de una manera continua, pueden agruparse en tramos o etapas que ocupan una posición determinada en el desarrollo temporal de la sucesión y que son diferenciables por sus características vegetacionales. Los rasgos más útiles para su caracterización son la dominancia o fisonomía y la composición florística. De este modo, definiendo etapas que podemos equiparar a tipos de comunidades vegetales, es posible describir formalmente una determinada sucesión que luego podemos comparar con otras y llegar a conformar un cuerpo de conocimiento organizado sobre este tema. Por tanto, la sucesión progresa comenzando por las etapas juveniles y alcanza la madura pasando por las intermedias.

En consecuencia, como quiera que el dinamismo implica un completo reemplazo de unas comunidades por otras en un mismo lugar, se suele hablar de sindinamismo o sindinámica, que se ocupará del estudio de la sucesión desde el punto de vista de la serie de comunidades que se sustituyen en el tiempo a causa de la sucesión. La sindinámica es una rama muy importante de la fitosociología, o ciencia de las comunidades vegetales, porque introduce el estudio de éstas desde la perspectiva de su variación temporal, cual necesaria animación del esquema formado por los tipos descritos bajo las concepciones estáticas de la sintaxonomía.

Algunas teorías y modelos sobre los mecanismos de la sucesión

Es evidente que en la sucesión operan múltiples mecanismos que además interactúan entre sí; podemos men-

cionar entre otros, la diferente disponibilidad de semillas y propágulos de las distintas especies (lluvia de semillas, etc.) como resultado de sus diferentes ciclos vitales, la competencia entre especies, el herbivorismo, los cambios en las condiciones del medio (bien autógenos -causados por las propias plantas- o alógenos -provocados por factores externos-), etc. (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). A pesar de la gran complejidad de estos fenómenos, ha habido algunos intentos para modelizar la sucesión que son merecedores de atención.

Una de las teorías más conocidas en lo que se refiere a las interacciones entre las especies que tienen lugar en la sucesión es la que postularon Connell & Slatyer (1977), según la cual se pueden distinguir tres modelos básicos de interacción entre las plantas en la sucesión: el de facilitación, el de inhibición y el de tolerancia.

☒ El modelo de facilitación establece que la comunidad que precede en la sucesión crea las condiciones que permiten o facilitan el establecimiento de la que la sucede. De este modo, las etapas iniciales irán preparando el lugar para el establecimiento de las sucesivas mediante las modificaciones que causan en el medio (suelo, microclima, etc.). Este modelo responde al concepto clementiano de la sucesión en vegetación. Según la idea de Clements (1928), el reemplazo de especies en el transcurso de la sucesión tiene lugar porque las semillas de las especies establecidas en un principio no pueden germinar en el ambiente que ellas mismas han creado, pero los de sus sucesoras sí.

☒ El modelo de inhibición es opuesto al anterior. Las plantas de los estadios iniciales actúan en contra del establecimiento de las especies de las etapas posteriores mediante modificaciones en el medio que les son desfavorables. La etapa siguiente sólo puede instalarse tras la muerte de las plantas de la anterior.

☒ En el modelo de tolerancia, la sucesión está determinada por las capacidades competitivas y longevidad de las especies establecidas, de manera que aquellas más capaces de competir y más longevas serán las que perduren y formen parte de las etapas maduras. Las especies establecidas ni inhiben ni favorecen el establecimien-

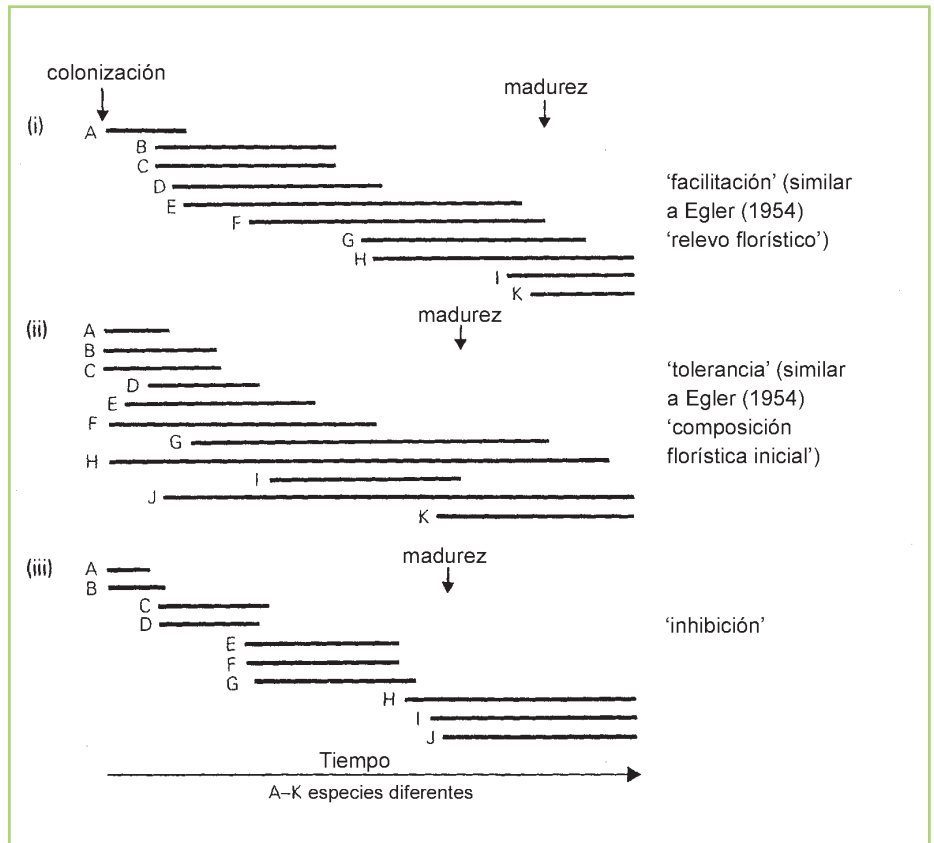


Figura 23. Modelos de secuencias de especies en la sucesión (según Connell & Slatyer 1977 modif.). (i) modelo de **facilitación**, similar al de relevo florístico de Egler (1954); (ii) modelo de tolerancia, similar al de composición florística inicial de Egler (1954); (iii) modelo de inhibición.

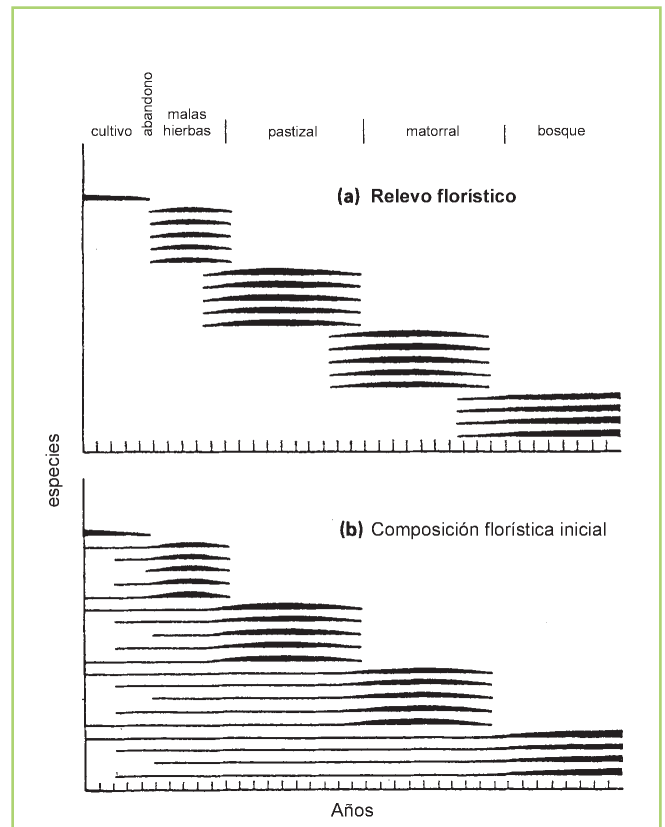


Figura 24. Dos modelos que tratan de explicar el comportamiento de las especies durante la sucesión en un campo de cultivo abandonado (de Egler 1954 modif.). (a) **relevo florístico**; (b) **composición florística inicial**.

to de las de los estadios siguientes; es un modelo que representa la neutralidad en la interacción entre las especies en lo referente al reclutamiento (Fig. 23).

Estos tres modelos no son mutuamente excluyentes en un proceso sucesional determinado, pudiendo haber tramos en los que predomina uno de ellos alternando con tramos en los que se sigue otro distinto.

Egler (1954) propuso dos alternativas para modelizar la sucesión sobre campos abandonados: la primera se denominó relevo florístico y la segunda es la hipótesis de la composición florística inicial (Fig. 24).

- El modelo de Relevo Florístico es el convencional y postula que los grupos de especies se sustituyen en el tiempo como resultado de las modificaciones que va experimentando el medio. Es un modelo que se armoniza con el de facilitación y con las ideas de Clements y se adapta a la fenomenología de la sucesión primaria que parte de sustratos en los que no hay ni semillas ni propágulos ni fragmentos supervivientes residuales de comunidades anteriores.

- El modelo de la Composición Florística Inicial supone que desde un primer momento están todas las especies en la comunidad, solo que al principio se desarrollan las de carácter pionero y las otras se hallan en estado de semilla, de plántula, de roseta o con los órganos subterráneos tan solo. A medida que avanza el tiempo, la emergencia de las especies de etapas posteriores va expulsando a las anteriores, dando lugar a la sucesión. De esta forma, el reemplazo de las especies de las fases tempranas por las de las fases maduras no depende de cambios en las condiciones del medio inducidos por las propias comunidades de los estadios tempranos sino del establecimiento inicial. Se supone que parte sustancial de los casos de sucesión secundaria responden a este modelo de Composición Florística Inicial.

Además de estos modelos, es útil prestar atención a los atributos que caracterizan a los estadios pioneros y maduros respectivamente dentro de una serie sucesional. En este sentido, Odum (1969) estableció los siguientes:

Atributos del ecosistema	Etapas seriales	Etapas maduras
producción bruta/respiración (P/R)	mayor que 1	tiende a 1
producción bruta/biomasa disponible (P/B)	alto	bajo
biomasa/flujo unitario de energía (B/E)	bajo	alto
producción neta	alta	baja
cadena trófica	lineales, predomina la depredación	reticuladas, predomina la descomposición
materia orgánica total	poca	abundante
nutrientes inorgánicos	extrabióticos	intrabióticos
diversidad específica (riqueza)	baja	alta
diversidad específica (equitatividad)	baja	alta
diversidad bioquímica	baja	alta
estratificación y heterogeneidad espacial	baja organización	alta organización
especialización en nichos	baja	alta
tamaño de los organismos	pequeño, simple	grande, complejo
ciclos minerales	abiertos	cerrados
tasa de intercambio de nutrientes entre los organismos y el medio	rápida	lenta
papel de la materia orgánica en la recuperación de los nutrientes	poco importante	importante
formas de crecimiento	de crecimiento rápido (estrategia de la R)	de crecimiento lento (estrategia de la K)
producción	orientada hacia la cantidad	orientada hacia la calidad
simbiosis interna	no desarrollada	desarrollada
conservación de los nutrientes	ineficaz	eficaz
estabilidad, resistencia a perturbaciones externas	baja	alta
entropía	alta	baja
información	baja	alta

Clasificación de la sucesión

Los fenómenos sucesorios, además de ser complejos en su naturaleza intrínseca, son diversos al tener lugar bajo diferentes circunstancias. La reflexión sobre esto último permite abordar algunos intentos clasificatorios que facilitan el encuadre de tan diversa fenomenología (Dierschke 1994).

- Según el factor que la provoca y la controla

Sucesión exógena (ecogénica o alógena). Es la inducida por cambios en las condiciones del medio, que pueden ser o no antropogénicos. La sucesión exógena puede ser progresiva o regresiva.

Sucesión endógena (fitogénica o endógena). Consiste en los cambios provocados por la aparición y expansión de nuevas especies en el lugar; causada por los cambios internos que se operan anteriormente en las condiciones del medio. Es el caso del desarrollo de poblaciones de esciófitos tras el establecimiento de un dosel arbóreo en la sucesión hacia un bosque o la aparición de plantas exigentes en cuanto el suelo desarrolla un perfil maduro.

Sucesión endo-exógena (mixta). Es la más frecuente ya que combina ambos tipos de factores.

- Según el sentido

Sucesión progresiva. Que evoluciona hacia el estadio maduro. Dentro de ella puede ser:

Sucesión primaria. La que se desarrolla sobre un suelo desnudo que se coloniza por vez primera y que se va modificando (formando suelo, banco de semillas, etc.) por acción de la vegetación que va evolucionando sobre él.

Sucesión secundaria. La que tiene lugar tras una perturbación que implica una reducción (o incluso desaparición) de la vegetación anterior. Ésta deja siempre una herencia sobre el sustrato que puede ser de diferente entidad: un suelo con cierto grado de desarrollo, un banco de semillas, incluso restos de la propia vegetación anterior que participarán en la etapa inicial de la serie sucesional. El sustrato no es ocupado por primera vez y el efecto de herencia de la vegetación anterior es notorio aun en el caso de que ésta haya desaparecido totalmente por la perturbación. Es con gran diferencia, la más frecuente de las sucesiones que observamos en el actual medio tan antropizado y en el que las perturbaciones son constantes.

Sucesión regresiva. Que evoluciona hacia los estadios pioneros a partir de situaciones maduras o cercanas a la madurez. Puede tener lugar de una manera repentina,

como en el caso de perturbaciones catastróficas, o suceder lentamente, como cuando hay procesos degenerativos.

Sucesión cíclica. Consiste en una evolución en la que se repiten alternativamente fases progresivas y regresivas. Como ejemplos podemos citar los ciclos deforestación-reforestación que se repiten en los sistemas en los que hay fuegos o grandes vientos periódicos que provocan la destrucción periódica de la cubierta arbórea o el constante relleno de los claros que dejan en el bosque los árboles que caen por fallecimiento.

- Según la escala territorial

Microsucesión. Es la que tiene lugar en pequeñas parcelas en el seno de una comunidad, v. gr. la que tiene lugar en un claro de bosque producido por la caída de un árbol.

Sucesión local. Es la que se desarrolla en una superficie media, más o menos abarcable por la vista (es la sucesión en sentido estricto).

Sucesión regional. Es la sucesión a escala de paisaje.

- Según el tiempo

Sucesión actual. Es la que transcurre en un tiempo relativamente corto, desde unos pocos meses o años hasta algunos siglos (es la sucesión en sentido estricto).

Sucesión secular. Es la sucesión que ha tenido lugar a escala histórica, sólo detectable mediante métodos indirectos (palinología, antracología, etc.).

Conceptos básicos en sucesión

Tesela. Para poder formalizar el estudio de la sucesión desde el punto de vista sindinámico, es de gran utilidad el concepto de tesela, que también recibió el nombre de fisiócora, tal y como fue definido por Bolòs (1963): "es toda porción de terreno ecológicamente homogénea y capaz, por ello, de sostener una determinada comunidad estable así como sus asociaciones substituyentes". En un paisaje primigenio, no antropizado, cada tesela se halla ocupada por un tipo único y característico de vegetación, que corresponderá a la potencial y que constituye una asociación fitocenótica definida. A menudo, teselas afines sostienen la misma asociación de vegetación potencial, la cual se diversifica en variantes para cada una de ellas. Esto se puede resumir mediante el esquema de correspondencia biunívoca, que constituye uno de los principios básicos de la sindinámica.

tesela (conjunto) ↔ asociación (tipo)
pluriteselar afín) de vegetación potencial

En los territorios humanizados, que son la mayoría de los que conocemos, la vegetación potencial suele estar modificada, cuando no eliminada, en la mayor parte del espacio, estando sustituida por las diversas comunidades sustituyentes. Esto enmascara el esquema anterior porque las etapas de sustitución suelen extenderse por varias teselas al ser más o menos dependientes de la acción antrópica y no sólo condicionadas por las condiciones mesológicas naturales.

Vegetación Potencial y Clímax. La Vegetación Potencial (Potential Natural Vegetation) es aquella que corresponde a la etapa final en el proceso de la sucesión en una determinada tesela y que supone el óptimo estable de la vegetación en equilibrio con el ambiente. Como cada tesela se caracteriza por un conjunto característico de condiciones mesológicas, la Vegetación Potencial de cada tesela será propia de ella también, lo cual se formaliza en la práctica mediante la vinculación de una asociación particular a cada tesela. Este concepto presupone una inalterabilidad de las condiciones mesológicas durante el tiempo que dure la sucesión progresiva, además de una necesaria ausencia de intervención humana y de incidencia de cualquier perturbación. Este concepto fue establecido por Tüxen (1956), quien además empleó el término Vegetación Potencial Natural Actual (*heutige potentielle natürliche Vegetation*) con objeto de separar este concepto del de vegetación primitiva y de expresar que se trataba de una vegetación natural, no condicionada por la acción antrópica.

El de Vegetación Potencial ha sido a veces tildado de ser un concepto un tanto teórico, en la medida que rara vez disponemos del tiempo necesario para esperar a que la sucesión llegue a su estadio final. Además, se arguye que la consecución de dicho estadio es un presupuesto irreal habida cuenta la variación continua de las condiciones climáticas a una velocidad mayor que la de los cambios en la vegetación formada por individuos longevos, como es el caso de la supuesta vegetación potencial. Incluso se duda sobre la verdadera estabilidad y permanencia del estadio final (con lo que queda en entredicho de que verdaderamente se trate de un estadio final): ¿es un bosque una vegetación estable o está sometido a una sucesión cíclica?; ¿es la supuesta etapa terminal la que antecede a la próxima perturbación natural?. Todas estas discusiones, de indudable interés científico, resultan poco relevantes a la hora de estimar el valor instrumental de este concepto, el cual se explica en el apartado dedicado a la Serie de Vegetación, concepto con el que está íntimamente ligado.

Dentro de las diferentes posibilidades de vegetación potencial que hay en cualquier territorio, unas corresponden a situaciones (teselas) en las que algún factor

edáfico o topográfico es preponderante y determina, generalmente porque conlleva una cierta adversidad o estrés para la vida vegetal, la comunidad vegetal que se puede desarrollar. Tal es el caso de la salinidad, la hidromorfía o encharcamiento, el anegamiento, la inundación mareal, la rocosidad, la pendiente muy pronunciada, la presencia de metales pesados, etc., que dan lugar a una vegetación potencial particular que presenta manifiestas adaptaciones a estas condiciones y que es un tanto "excepcional" en relación con las condiciones generales del sustrato y clima regionales. En estas situaciones, en las que la vegetación potencial no es reflejo principal del clima, se suele hablar de *comunidades permanentes*, formadas por plantas que suelen exhibir las adaptaciones al estrés correspondiente del biotopo en cuestión, en contraposición a las *comunidades clímax*.

La comunidad clímax o clímax a secas, es aquella vegetación final o potencial de las teselas en las que el clima del lugar es el factor ecológico principal y determinante de la vegetación. La clímax es reflejo de las condiciones generales de suelo y clima del territorio. En cualquier territorio corresponde a la vegetación potencial de las teselas "normales", que ocupan una posición intermedia, con exclusión tanto de las más xéricas como de las más húmedas por razón de su topografía, pues en éstas se instalarán las comunidades permanentes *edafoxerófilas* y *edafohigrófilas* respectivamente. En su origen, este concepto fue propuesto por Clements para designar la vegetación final de la sucesión de un territorio de clima homogéneo, en la que ésta tendía a converger hacia un único tipo aunque se partiera de diferentes situaciones de sustrato. Ello encerraba la teoría, que se llamó del *monoclímax* o clímax unificador, según la cual a medida que la sucesión avanza hacia la potencialidad, se va haciendo menos dependiente de las condiciones del sustrato y termina en un tipo único que es sólo reflejo del clima de la zona. Cualquier serie progresiva dentro de ese territorio converge hacia una misma etapa final, que será la vegetación zonal. Este postulado, en armonía con la concepción organísmica que de la comunidad vegetal tenía Clements, se contrapuso con el de la policlímax, en el que se establece que cada situación de sustrato: suelo, topografía, etc., no puede ser uniformizada en el tiempo por la acción combinada del clima más la vegetación, y conduce por tanto a una clímax distinta, siendo además tal diferencia irreductible.

En cualquier caso, las clímax corresponden a la vegetación zonal o representativa de las condiciones mesológicas (sustrato y clima) generales del territorio. Frente a esta vegetación zonal, están las diferentes comunidades permanentes que constituirán la vegetación azonal o independiente de las zonas (v. gr. las de dunas litorales,

saladares, lugares anegados como estanques, turberas o ríos, las comunidades rupícolas, etc.).

Vegetación Primitiva. Entiéndese por Vegetación Primitiva la que había antes de que el hombre alterara la cubierta vegetal de forma importante, principalmente a causa de las actividades agrícolas y ganaderas que comenzaron en el Neolítico. Como es de suponer, en esta situación primitiva cada tipo de vegetación ocuparía el espacio de una tesela, salvo en las escasos lugares donde, como resultado de alguna perturbación natural, se hubiera instalado transitoriamente una comunidad substituyente. El conjunto de perturbaciones antrópicas que sobrevino después en vastos territorios de Europa y Asia (y más tarde en prácticamente el resto del mundo) ha sido de tal variedad, magnitud, intensidad y duración, que las condiciones del sustrato que hoy tenemos son, con seguridad, diferentes de las primigenias (erosión de suelos relictos, alteraciones en la topografía, etc.); además, tras varios milenios se han producido cambios climáticos de la suficiente envergadura como para suponer que el panorama actual sería distinto aún si no se hubiera producido la agresión antrópica. Con todo ello, el territorio que hemos heredado presenta unas condiciones alteradas de forma prácticamente irreversible y el clima tampoco es el mismo que había antes de la eliminación de la vegetación primitiva, con lo que hay que admitir que ésta es diferente de la Vegetación Potencial actual, entendida como la que se alcanzaría si se dejara actuar a la sucesión el tiempo suficiente.

La sucesión primaria. Para que tenga lugar la sucesión primaria, es condición necesaria que haya un sustrato desprovisto de cualquier herencia que pueda dejar el haber sido soporte de algún tipo de vegetación anterior. Sobre este "nuevo" sustrato, completamente mineral y sin banco de semillas, se va a desarrollar el proceso dinámico de la sucesión en las comunidades vegetales desde su fase pionera, que será constituida gracias a los propágulos de las plantas circundantes que puedan alcanzar ese lugar, después de que germinen y se establezcan. Los primeros estadios de esta sucesión primaria han de explotar un sustrato carente de suelo, el cual irá desarrollándose de forma paralela a medida que avanza la sucesión vegetal. La sucesión primaria no es tan fácil de observar como la secundaria, toda vez que se necesita de un sustrato vírgen, lo que no sucede con demasiada frecuencia en el lapso de tiempo de nuestra vida. No obstante, podemos enumerar una serie de situaciones en las que tiene lugar, o se inicia, una sucesión primaria:

1. La situación más generalizable es la que tiene lugar en los lugares en donde haya habido una fuerte erosión

totalmente decapante de suelo y vegetación previas y que deje al sustrato litológico completamente al descubierto y libre de toda herencia anterior. Esto puede producirse en lugares donde haya habido alguna perturbación muy severa, como lluvias torrenciales sobre algún terreno inclinado que haya sido arrasado, o sustratos muy propensos a erosionarse como algunas margas.

2. Hay algunos procesos de sedimentación rápida, como las dunas costeras e interiores que se ven afectadas de forma constante por el viento y de forma esporádica por los temporales, las playas fluviales que son arrasadas cada vez que hay una crecida, las morrenas activas o jóvenes que sufren constantes aportes de materiales, etc.
3. Otro de los casos típicos son las coladas volcánicas de lavas y cenizas que se depositan tras las erupciones.
4. La emergencia de islas, tanto la repentina por volcanismo (caso anterior) como por emergencia lenta como consecuencia de la elevación de la plataforma continental.
5. En paredes y lugares rocosos en los que hay desmoronamiento de la roca, que obliga a una nueva colonización del sustrato litológico.
6. En las zonas que van quedando libres de los hielos tras el retroceso de los glaciares. Este fenómeno ha tenido una gran extensión en el inicio de cada interglaciar y ha afectado a vastos territorios en Europa y Norteamérica.
7. En las gleras o pedreras que se forman por acumulación de cantos (a menudo gelifractos) al pie de paredes o resaltes rocosos en las montañas. El tramo superior de la glera recibe continuamente el aporte de fragmentos que caen y, a medida que se desciende por el talud, la pedrera se va estabilizando, dándose inicio a la colonización vegetal.
8. También se puede considerar como primaria la sucesión que tiene lugar cuando se aterra un estanque o cubeta de agua, como en el caso de la génesis de una turbera.
9. En las superficies antes anegadas, que quedan libres de inundación tras ser drenadas.

En este conjunto de situaciones puede intervenir el hombre de una forma leve o moderada, pero hay casos en los que la sucesión primaria tiene lugar como consecuencia de la acción antrópica, como en el de canteras y minas abandonadas, en acumulaciones de escombros de cualquier tipo: mineros, industriales o de construcción, en obras de drenaje en lugares inundados, en ciertos tipos de construcciones que son susceptibles de ser colonizadas por plantas por presentar ranuras y grietas en los

que se pueden instalar las plantas (muros, etc.) y, en escala de tiempo más larga, en cualquier construcción humana que sea abandonada.

Sucesión secundaria. Perturbaciones. El transcurso de la sucesión puede verse interrumpido por algún evento que la detenga o que la haga retroceder, destruyendo total o parcialmente la vegetación que se había logrado construir; lo que provoca tras él el reinicio del dinamismo en lo que llamamos sucesión secundaria. Estos eventos destructores se llaman perturbaciones y pueden ser naturales o causados por el hombre. Perturbación es aquel evento que limita la biomasa vegetal causando su destrucción total o parcial, o bien un cambio en las condiciones del medio que interfiere el funcionamiento normal en un sistema biológico. Entre las perturbaciones por causas naturales pueden señalarse eventos meteorológicos como rayos, vientos huracanados o lluvias torrenciales que pueden destruir porciones de vegetación de un territorio bien de forma directa o bien mediante los incendios, inundaciones, corrimientos de tierras, aludes de nieve, etc. que puedan sobrevenir después. También los ataques por herbívoros y plagas naturales pueden contabilizarse como perturbaciones naturales.

Las perturbaciones antrópicas son muy variadas y, en la actualidad han alcanzado una importancia mucho mayor que las naturales, sobre todo en los territorios con alta densidad de población humana. El hombre afecta a la vegetación no sólo mediante actividades que podemos calificar como "rurales", como son el fuego, laboreo de la tierra, siega, fertilización, enmienda, pastoreo, riego, extracción de leña, tala, etc. sino también en el transcurso de acciones más características de nuestra civilización urbana que implican transformaciones que afectan profundamente al sustrato, como los movimientos de tierras, encauzamientos fluviales, asfaltado y cualquier tipo de construcción. En otras palabras, casi no hay actividad humana involucrada en actividades económicas que no suponga un ataque a la vegetación natural.

Dentro del repertorio de las perturbaciones más frecuentes podemos mencionar el fuego, los daños por viento, hielo o agua, la abrasión por la arena o partículas arrastradas por el viento, el agua o el hielo, el herbivorismo o el ataque de agentes patógenos, la erosión veloz del suelo, el enterramiento o anegamiento total o parcial, la tala en los bosques o la siega en los prados, etc. Algunas de estas perturbaciones son letales y otras son solamente desfavorables porque no causan la desaparición total

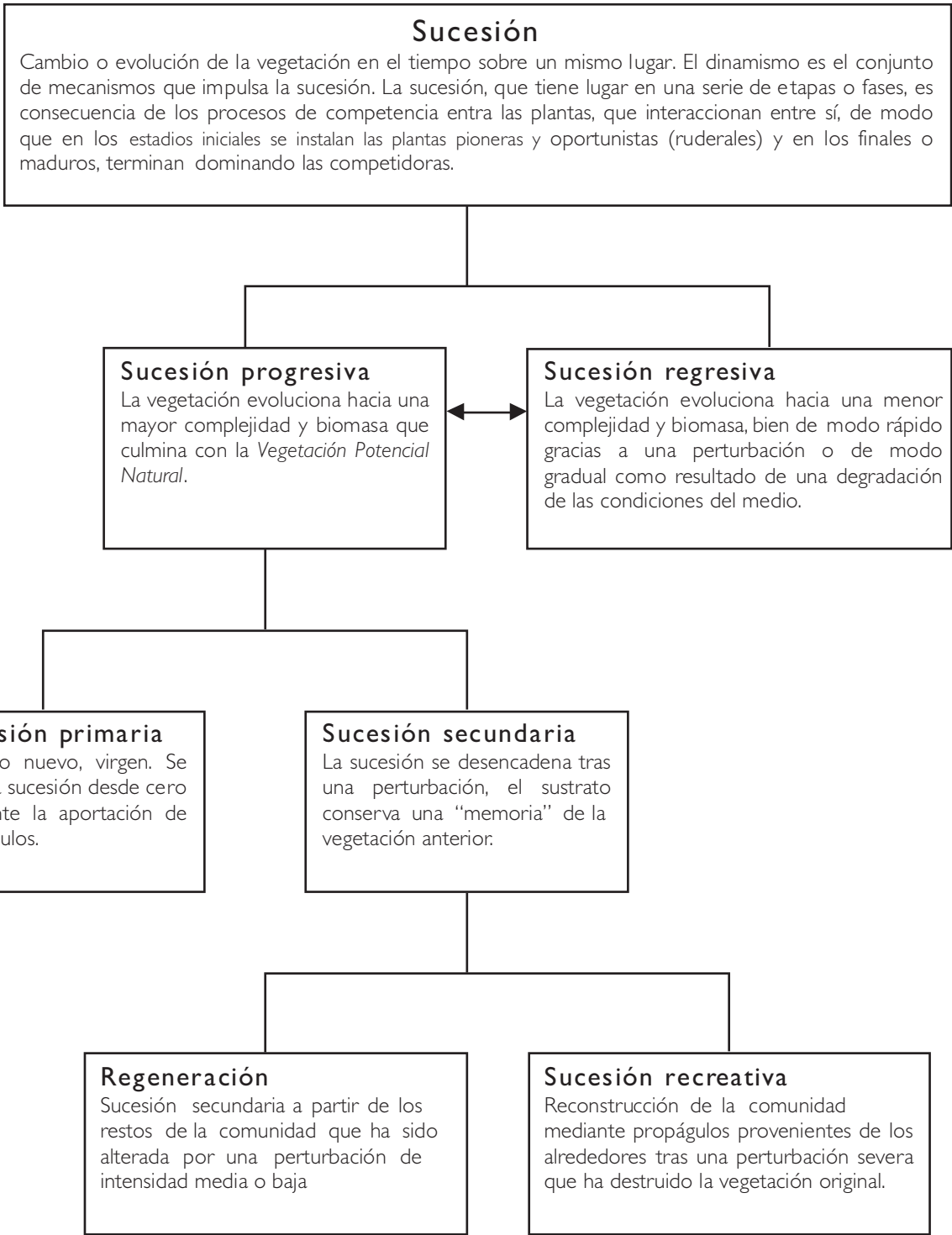
Perturbación

Evento que limita la biomasa vegetal causando su destrucción total o parcial o bien un cambio en las condiciones del medio que interfiere el funcionamiento normal de un sistema biológico.

	Eliminación del vuelo; destrucción de las partes aéreas	Modificación del suelo Alteración de los nutrientes, agua y erosión de elementos finos	Remoción del suelo
Fuego	+++	+	
Tala (bosque)	+++	+	
Alud	+++	+	
Ganadería (acción de grandes herbívoros: fitofagia, pisoteo y nitrificación)	++	+	
Agricultura	+++	+++	+++
Caída de árbol (bosque)	+		
Inundación	++	+	
Plaga	++		
Contaminación	+	++	+

+++ alta; ++ media; + baja

Frecuencia de la perturbación	Episódica Frecuencia baja, irregular	Recurrente Frecuencia media	Sistemática Frecuencia alta, regular
Fuego	+	+	
Tala	+	+	
Alud	+	+	
Ganadería		+	+
Agricultura		+	+
Caída de árbol	+		
Inundación	+	+	+
Plaga	+		
Contaminación	+	+	+



de las plantas. Incluso hay especies que se ven favorecidas por alguna de estas perturbaciones, como el pastoreo (herbivorismo) o el fuego, al estar mejor adaptadas que sus competidoras en la regeneración (sucesión secundaria) que tiene lugar tras la perturbación (Burrows 1990). En cualquier caso, cualquier perturbación marca un retroceso instantáneo o drástico en la sucesión progresiva, la cual se vuelve a iniciar tras ella. Por eso, perturbación y sucesión son fenómenos inseparables.

La sucesión secundaria tras una perturbación será tanto más rápida cuanto mayor resiliencia tenga el sistema. El concepto resiliencia (Grime 1979) se usa para indicar la velocidad de recuperación al estado inicial. La sucesión secundaria que se inicia tras una perturbación cuenta con una "herencia", en forma de banco de semillas o de partes supervivientes de plantas (rizomas, bulbos, raíces,

etc.) de la vegetación anterior; por lo que su transcurso estará en alguna medida condicionado por tal herencia.

En la figura 25 se presenta un esquema de las relaciones dinámicas que hay entre las distintas etapas de sustitución y la vegetación potencial y la primitiva, según las distintas perturbaciones que tengan lugar en una serie del ámbito templado europeo.

Estrategias de las plantas en relación con la sucesión

Podemos entender por estrategia en plantas al conjunto de adaptaciones morfológicas y funcionales que poseen para garantizar el éxito en el establecimiento y ocupación de un determinado lugar con una explotación óptima de los recursos. En este sentido, las plantas están

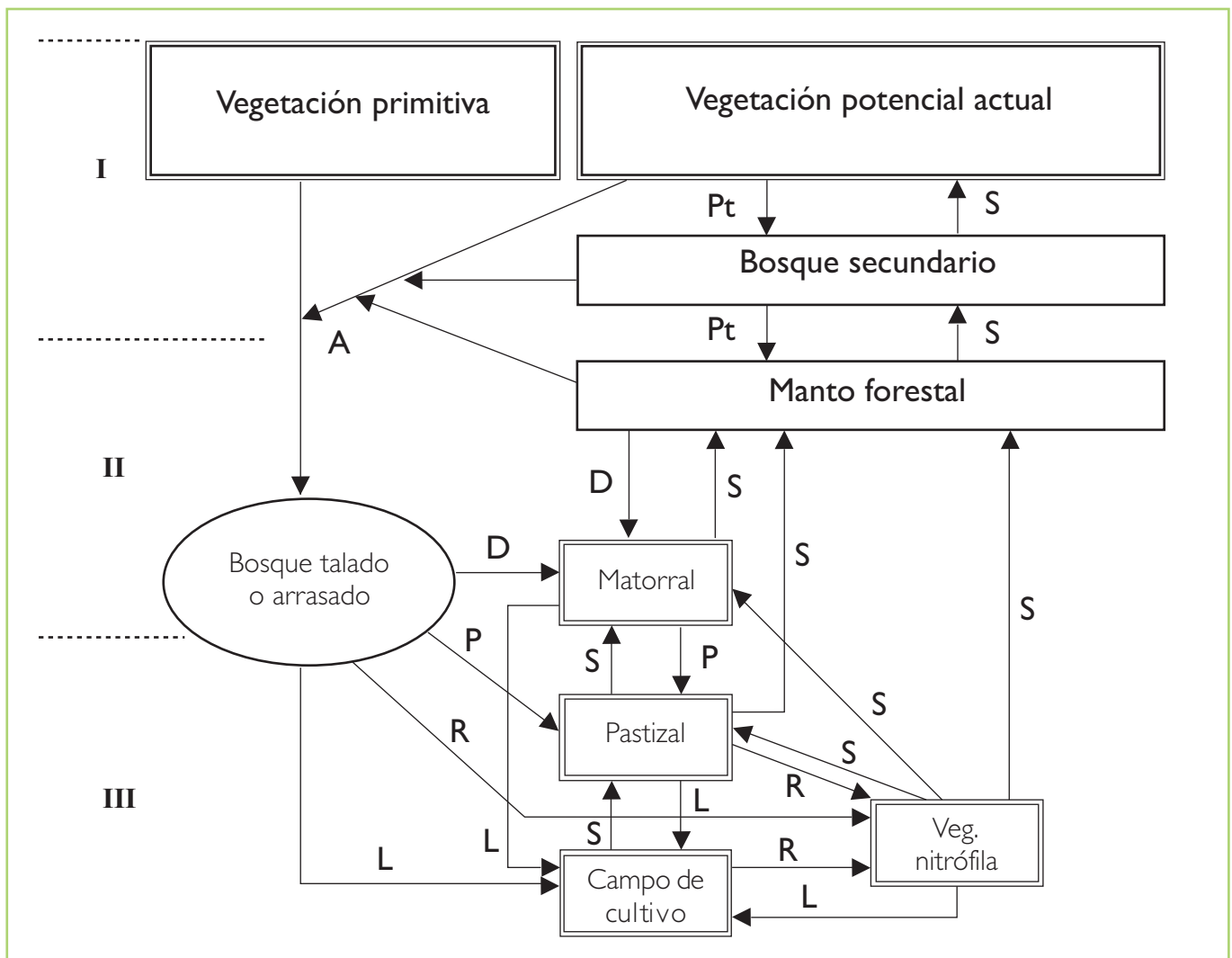


Figura 25. Esquema representativo de las relaciones dinámicas entre los grandes tipos estructurales y ecológicos en una serie de vegetación del ámbito geográfico europeo templado.

- I. Nivel de los bosques o vegetación arbolada
 - II. Nivel de los matorrales o vegetación arbustiva
 - III. Nivel de la vegetación herbácea
- S sucesión secundaria; P pastoreo; Pt perturbación leve o moderada; L laboreo del terreno; R pisoteo y acumulación de residuos; D Incendio y degradación edáfica; A Arrasamiento mediante tala, incendio, etc.



Brezal quemado

dotadas de un síndrome adaptativo que se desarrolla para vencer las dificultades que entraña la lucha por la supervivencia en interacción con el medio y en el contexto de la competencia con otras plantas. La significación de las estrategias en el dinamismo de la vegetación es básica pues caracteriza los estadios de iniciación, los intermedios o los de madurez en la sucesión.

Es ya conocida la teoría de las estrategias de la R y de la K de Mac Arthur & Wilson (1967), según la cual hay dos tipos extremos:

- Las especies dotadas de una **estrategia de la R** son de vida corta (a menudo terófitos), rápido crecimiento, tamaño pequeño, baja proporción de las raíces en el peso total de la planta, alta producción de semillas, siendo éstas de pequeño tamaño y dispersables a larga distancia, manteniendo su capacidad germinativa durante mucho tiempo. Son poco competitivas en la pugna con otras plantas por la obtención de los recursos y el espacio. Son las típicas plantas de los estadios pioneros que suelen conformar gran parte de los bancos de semillas en los lugares frecuentemente perturbados gracias a la dispersabilidad y prolongada dormancia de sus semillas.

- Las especies dotadas de una **estrategia de la K** presentan el síndrome contrario: son longevas y de gran tamaño (fanerófitos), de lento crecimiento y baja producción de semillas, siendo éstas a menudo grandes y desprovistas de mecanismos de dispersión eficaces. Las semillas no suelen conservar la capacidad germinativa

más allá de algunos meses y no suelen participar en los bancos de semillas. Sin embargo, son especies de gran capacidad competitiva que con el tiempo suelen vencer a las demás en la lucha por el espacio, el agua, los nutrientes y la luz gracias a su mayor tamaño y a que frecuentemente forman micorrizas con diversos hongos, ampliando enormemente su capacidad de captación de nutrientes en el suelo. Por ello, suelen ser las plantas que dominan en los estadios terminales o maduros de la sucesión.

Además de esta clasificación está el modelo triangular de Grime (1979, 1985), muy utilizado en la calificación de las plantas en cuanto a su síndrome adaptativo. Según él, hay tres estrategias primarias: ruderal, estrés-tolerante y competidora, cada una de las cuales es representada por cada uno de los vértices de un triángulo (Fig. 26). Cada planta presentará una determinada proporción de cada uno de estos tres tipos primarios y podrá ser ubicada en un punto del triángulo.

- Las especies llamadas ruderales (R) se pueden identificar con las pioneras u oportunistas que se han mencionado en el apartado que describe la estrategia de la R, por lo que no vamos a repetir sus características.

- Las especies estrés-tolerantes (S) suelen presentar hojas reducidas, a veces escamosas o aciculares, largamente perdurantes y cubiertas de cutículas gruesas o exudados resinosos, que hacen que la planta se conserve verde todo el año. Son longevas pero presentan una

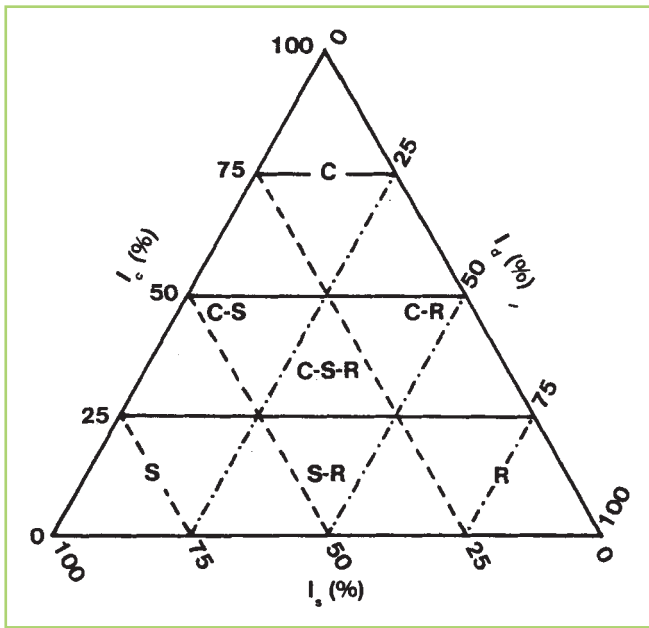


Figura 26. Modelo que describe los diversos equilibrios entre competencia, estrés y perturbación y la localización de las estrategias primaria y secundaria. C: competidor; S: estrés-tolerante; R: ruderal (pionero u oportunista); S-R: estrés-tolerante-ruderal; C-S: competidor-estrés-tolerante; C-R: competidor-ruderal; C-S-R: de estrategia combinada. I_c : importancia relativa de la competencia; I_s : importancia relativa del estrés; I_r : importancia relativa de la perturbación (de Grime 1985).

baja tasa de crecimiento, lo que suele dar lugar a que alcancen un pequeño tamaño; producen además pocas semillas en relación con la biomasa producida anualmente. Las adaptaciones a los diferentes tipos de estrés suelen hacerse a menudo patentes: indumento peloso, glanduloso o escamoso, succulencia, reducción en el tamaño de las hojas, espinescencia, etc. a las que se suman otras adaptaciones fenológicas y fisiológicas. Se hallan ocupando los biotopos estresados, como son los secos, los húmedos, los innivados, los rocosos (litosuelos, gleras, fisuras), los de suelos salinos, los que presentan metales pesados, etc.

- Las especies competidoras (C) abarcan un conjunto entre los que entra el tipo descrito para la estrategia de la K. Además se incluyen especies herbáceas de hábitats favorables (pastizales vivaces, megaforbias, etc.) en los que no hay estrés y en los que se desarrolla una fuerte competencia entre las plantas. Como regla general, se admite que la intensidad de la competencia por los recursos aumenta en la medida en que disminuyen tanto el estrés como la perturbación.

Estos tres tipos primarios se relacionan con grados máximos de competición, para el caso de las C, de estrés para el de las S y de perturbación para las R, de modo que cualquier planta, con su proporción de cada uno de estos tres tipos, representará en la comunidad en la que viva idéntica proporcionalidad de los tres fenómenos. En

consecuencia, la estructura y composición florística de una comunidad refleja el equilibrio que hay entre los tres fenómenos, permitiendo una diagnosis en este sentido mediante el análisis de sus especies. Resulta evidente que, salvo que concurren las condiciones extremas, la composición de una comunidad no estará formada únicamente por plantas de un solo tipo de estrategia; la heterogeneidad espacial de cualquier biotopo, resultado del microrelieve, o de una heterogeneidad en el microclima determinarán una diversidad en los microbiotopos que favorecerá la combinación de plantas que presenten diferente síndrome morfo-funcional.

Un corolario de este modelo triangular es el llamado de "joroba", también propuesto por Grime. En él, se postula que la diversidad específica de una comunidad es máxima (la joroba) en las situaciones de estrés y perturbación moderadas con participación reducida de especies dominantes (Fig. 27). Cuando la perturbación o el estrés son máximos, la riqueza específica se reduce drásticamente hasta valores mínimos, mientras que si el aumento de especies dominantes (competidoras) es permitido, también hay un descenso de esta diversidad que con el tiempo se estabiliza en unos valores bajos. Las comunidades que son ricas en especies están formadas mayoritariamente por plantas que ni son dominantes ni son capaces de vivir en condiciones extremas de estrés ni de perturbación.

Serie, Geoserie y Geopermaserie de Vegetación

El conjunto de los diversos tipos de vegetación que, en virtud de la sucesión, se reemplazan en un mismo lugar se ha llamado desde hace mucho tiempo Serie. Este término se ha venido usando con este sentido desde Clements (1916) pero en época reciente se ha utilizado con mayor profusión y su delimitación conceptual se ha

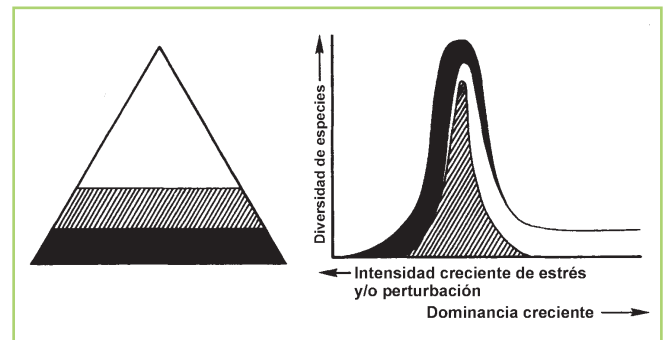


Figura 27. Esquema que describe la distribución de tres conjuntos florísticos en el modelo triangular (izquierda) y el modelo con joroba (derecha). □ Especies potencialmente dominantes; ■ especies o poblaciones adaptadas a diversas formas de estrés o perturbación; ▒ especies o poblaciones que ni están especialmente adaptadas a estrés ni a perturbación, pero que tampoco son potencialmente dominantes (de Grime 1985 modif.).

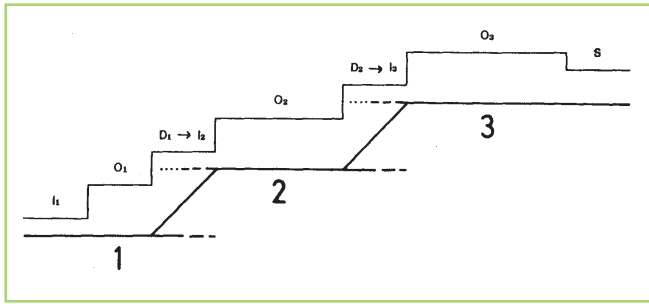


Figura 28. Esquema de una serie sucesional desglosable en una serie de estadios (1 al 3) y fases (I: inicial, O: óptima, D: degenerativa). El estadio final, que sobreviene tras una fase óptima, muestra cierto descenso en la biomasa (de Dierschke 1994 modif.).

afinado sensiblemente (Alcaraz 1996, Géhu & Rivas-Martínez 1981, Loidi & Báscones 1995, Rivas-Martínez 1976, 1978, 1987, 2007). Podemos decir que una serie es el conjunto ordenado de las comunidades vegetales que pueden sustituirse en el tiempo en un lugar concreto (Bolòs 1962); también se puede enunciar como una secuencia particular de etapas que se dan en un espacio ecológicamente homogéneo que llamamos tesela, o bien como el conjunto de asociaciones que pueden ocupar una misma tesela según sea el nivel de degradación en el que se halle la vegetación en ella (Bolòs 1962, 1963).

La sucesión dentro de una serie está formada por etapas que se reemplazan unas a otras en el tiempo. Entre ellas se distinguen dos categorías: los estadios y las fases. Estadios son etapas claramente diferenciadas florística y fisionómicamente, de duración definida y que se pueden identificar mediante una asociación sintaxonómica. Dentro de una serie puede haber estadios pioneros o iniciales, estadios intermedios y el estadio final (o vegetación potencial). Las fases corresponden a variaciones de menor entidad que tienen lugar dentro de un estadio y cuya duración es también menor. Dentro de un estadio se pueden distinguir una fase inicial, una óptima (en la que el estadio halla su mejor caracterización) y la fase final (Fig. 28).

Dentro de las etapas (principalmente estadios) de una serie de vegetación en la que tiene lugar una sucesión progresiva se pueden diferenciar:

Comunidades pioneras. En este estadio, las comunidades vegetales presentan una composición florística poco constante, con notables variaciones en el número de especies y la cobertura vegetal. Además, las plantas que entran a formar parte de ellas son a menudo alóctonas y suelen presentar un síndrome típico de especies pioneras (estrategia de la R): vida corta (terófitos), alta tasa de crecimiento, tamaño pequeño, baja proporción de las raíces en el peso total de la planta, alta producción de semillas, semillas de pequeño tamaño que se dispersan a larga distancia y que mantienen su viabilidad durante mucho tiempo.

Comunidades intermedias. Las plantas que constituyen estos estadios suelen pertenecer a biotipos más longevos (hemicriptófitos, caméfitos, nanofanerófitos) y las comunidades presentan una estabilidad mayor en cuanto a su estructura y composición florística. Las comunidades intermedias y las pioneras conforman la pléyade de las etapas de sustitución de una comunidad final, si lo consideramos desde la perspectiva de una sucesión regresiva.

Comunidades finales (vegetación potencial). Alcanzan el máximo de complejidad, y en ellas participan, a la vez que plantas resistentes a la sombra, especies longevas y de gran tamaño (fanerófitos), de lento crecimiento y menor producción de semillas, siendo éstas a menudo grandes, con escasa o nula latencia y sin mecanismos de dispersión eficaces (estrategia de la K).

La serie de vegetación también recibe el nombre de **sigmetum**, como expresión de la suma de todas las comunidades que la componen y que están vinculadas por lazos dinámicos. Cada serie de vegetación o sigmetum se desarrolla en una tesela o conjunto pluriteselar afín. Se distinguen varios tipos de series de vegetación en función de su posición topográfica (esquema 1). Hay sigmeta que ocupan espacios amplios y que están formados por varias comunidades, como hemos visto más arriba, pero en teselas en las que concurre algún factor fuertemente limitante para el desarrollo de la vida vegetal se instalan las comunidades permanentes, como se ha explicado al comentar la vegetación potencial. El sigmetum que se instala en estas situaciones, además de estar formado por comunidades adaptadas a estos tipos de estrés, suele constar de pocos estadios, a veces de una sola comunidad, que será la potencial y la pionera a la vez. En estos casos podemos emplear el concepto de **permasigmetum** (Rivas-Martínez 2005, 2007), que engloba aquellas situaciones, generalmente sometidas al estrés que imponen unas condiciones extremas, en las que la etapa final o potencial no tiene etapas de sustitución, o si tiene algunas, ninguna de ellas es una comunidad vivaz. En realidad no es más que una ampliación del concepto de *comunidad permanente*. Dentro de los permasigmeta o permaseries se incluyen algunas de carácter edafoixerófilo y otras de carácter edafohigrófilo.

En consecuencia, cualquier territorio del mundo se puede considerar como un mosaico de sigmeta que se ensamblan en el paisaje como un rompecabezas, desarrollándose cada uno de ellos sobre su tesela (o espacio pluriteselar afín). La disposición espacial, topográfica, de los sigmeta es objeto de estudio de la fitosociología dinámica-catenal, que estudia la zonación de la vegetación combinada con su dinamismo.

Las catenas de sigmetum o series de vegetación forman las **geoserias** de vegetación o **geosigmetum**, que

reflejan la disposición espacial de las distintas series de un territorio a lo largo de diferentes gradientes ambientales. Se distinguen las geoserias cliseriales y las topográficas, en las que el gradiente principal responsable de esa disposición espacial es la altitud y la topografía, respectivamente (esquema 2). La **geopermaserie** es un caso particular de la geoserie, formada por permaserias de vegetación, como su nombre indica.

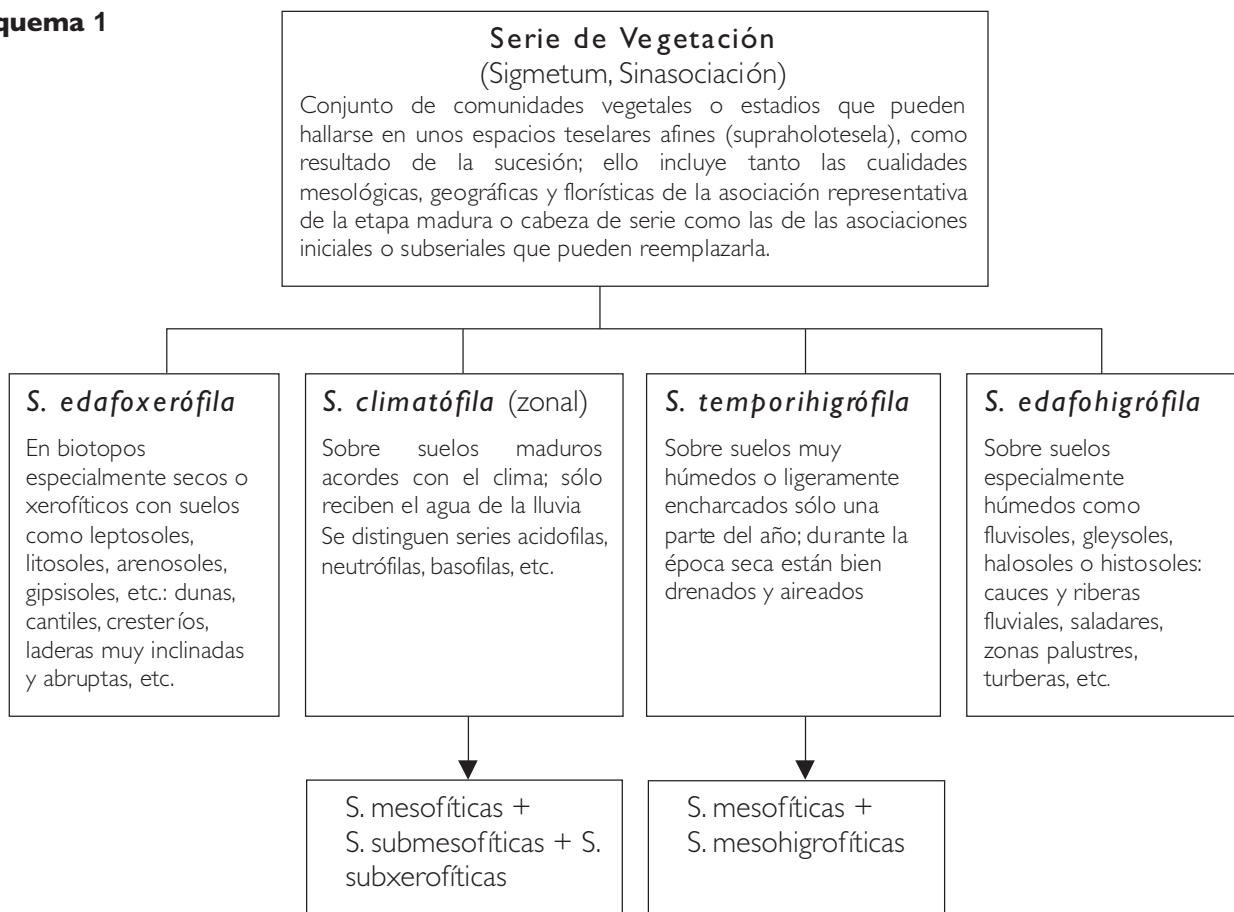
Las series climatófilas y temporihiográficas ocupan normalmente espacios suficientemente amplios y cartografiables a escala 1:50.000. Las series edafohigrófilas y las permaserias, sin embargo, se disponen, en función de la microtopografía, en estrechas bandas en contacto con el resto de series y permaserias propios de los ríos y los biotopos estresados, y, en consecuencia, la unidad que se utiliza en su cartografía es la geoserie o la geopermaserie.

En el caso de los ríos, hemos utilizado la geoserie edafohigrófila fluvial, que incluye una o varias series edafohigrófilas y un conjunto de permaserias formados por comunidades acuáticas y helofíticas. Las geoserias fluviales más complejas constan de dos series con vegetación potencial forestal (olmedas/fresnedas + alisedas) y una serie con vegetación potencial arbustiva (sauceda), además del conjunto de comunidades permanentes del cauce.

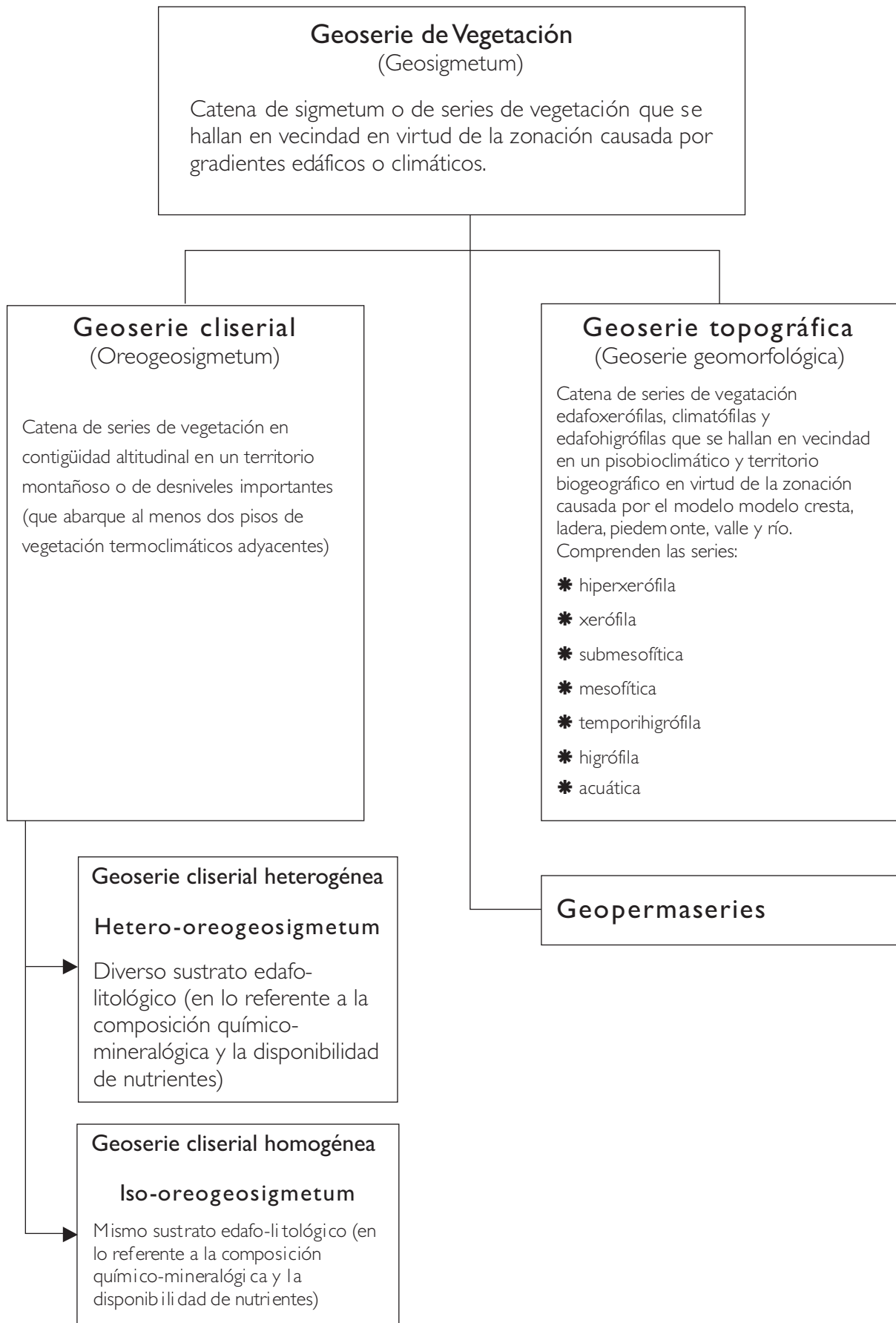
En los ecosistemas acuáticos lénticos (lagunas, charcas, turberas...), los ecosistemas costeros (acantilados, dunas, marismas) y los ecosistemas rupícolas y glerícolas la unidad cartografiada ha sido la geopermaserie, que consiste en una catena de permaserias de vegetación en contacto, y de la que se distinguen varios tipos en función del factor ambiental limitante, ya sea climático o topográfico/edáfico (esquema 3).

Es evidente que la aceptación de los conceptos de serie, geoserie y permaserie de vegetación puede resultar un tanto trabajosa pues, entre otras cosas requiere admitir previamente el de Vegetación Potencial, pero la investigación sobre el terreno en pos de la descripción formal de las diferentes series de vegetación de un territorio conduce a una descripción ecológico-paisajística del mismo en base a su vegetación, de una precisión y capacidad predictiva de gran alcance, entre otras cosas porque permite estimar las posibilidades del hábitat (Braun-Blanquet 1979). Es posible expresar la diversidad sucesional de un territorio a través de sus series de vegetación y de sus variantes (faciaciones), de tal manera que una cartografía de ellas significa la definición y delimitación espacial de territorios homogéneos desde el punto de vista de sus condiciones mesológicas y por ello, equipotenciales desde el punto de vista de su vocación.

Esquema 1



Esquema 2



Esquema 3

Geopermaserie de Vegetación (Geopermasigmetum)

Catena de permasigmetum o de permaseries de vegetación en vecindad delimitadas por situaciones climáticas extremas (altas montañas y zonas polares) o microtopográficas o edáficas excepcionales (roquedos, acantilados, saladares, etc.), que originan gran número de residencias ecológicas en contigüidad pobladas por diversas comunidades vegetales vivaces permanentes, carentes de comunidades vivaces seriales, que parecen haber alcanzado su equilibrio.

Criogeopermaseries

Geopermaserie polar (tundral)

Corresponde a los territorios bajo clima polar; donde las bajas temperaturas constituyen el factor limitante de los ecosistemas, con dominio de pequeños caméfitos, ciperáceas, líquenes y briófitos.

Geopermaserie altioreña

En la alta montaña (pisos crioro-) el frío limita el desarrollo de la vegetación, que no sobrepasa el nivel de pastizal o de matorral de caméfitos postrados.

Geopermaserie nival

El gradiente que determina la zonación es el de la permanencia de la nieve, que a su vez es dependiente de su grado de acumulación. Las depresiones y recodos donde se acumula se llaman neveros y se presentan en climas nivosos como los de alta montaña, los boreales y los polares.

Saxigeopermaseries

Geopermaserie rupícola de cantiles

El cantil rocoso vertical o muy inclinado alberga comunidades altamente especializadas de plantas que viven en las grietas de la roca. Si ésta rezuma se establecen comunidades adaptadas a esta circunstancia, al igual que si hay aporte antropozoogénico de sustancias nitrogenadas

Geopermaserie glerícola de pedreras

Las pedreras y cascaderas de las montañas, formadas por el acúmulo de gelifractos, constituyen un sustrato inestable e inhóspito que sólo comunidades especialistas pueden colonizar

Esquema 3 (continuación)**Higrogeopermaseries****Geopermaserie dulceacuícola interior**

Las charcas, lagunas y zonas pantanosas de aguas dulces y quietas presentan un claro gradiente hídrico, desde el suelo húmedo al permanentemente anegado bajo el agua, pasando por diversos grados de encharcamiento.

Geopermaserie de turberas

Las depresiones que se llenan de agua formando charcas o lagunas en territorios de climas fríos o con estación fría se rellenan de restos orgánicos sin descomponer, que se acumulan colmatando la laguna, formando depósitos turbosos. Tales medios resultan dificultosos para la vida de las plantas vasculares, estando poblados principalmente por briófitos. La influencia del agua estancada que embebe la turba establece el gradiente principal que determina la zonación de las comunidades vegetales, cuyos representantes vasculares suelen pertenecer principalmente a las Cyperaceae.

Halogeopermaseries**Geopermaserie halófila mareal**

Los esteros salinos de las costas sometidas a la inundación intermitente y regular de las mareas pero a salvo del oleaje, se pueblan de vegetación halófila capaz de resistir la alta salinidad. El gradiente viene dado por el grado de inundación mareal. La vegetación que se instala suele estar dominada por quenopodiáceas suculentas en los países extratropicales y por mangles (manglares) en los tropicales de aguas cálidas.

Geopermaserie halófila interior

En las cuencas interiores donde la acumulación de sales solubles en el suelo tiene lugar merced a las condiciones edáficas, climáticas e hidrológicas del medio, se instala una vegetación halófila que presenta algunas semejanzas con la de los esteros salinos de las costas. El gradiente es principalmente el de la concentración salina en el agua del suelo.

Geopermaserie dunar litoral

Desde la playa alta, hasta la duna fija, pasando por la anteduna, la cresta de duna, la duna semifija y las depresiones interdunares, se establece una zonación clara de cinturas de vegetación que se reproduce en todas las costas arenosas del mundo. La movilidad del sustrato, la xericidad que comporta la arena (percolación inmediata y casi nula capacidad de retención del agua) y el efecto de la salinidad que trae la maresía (al menos en las cinturas más próximas al mar) constituyen los principales elementos de adversidad para las plantas de este medio.

Geopermaserie haloanemógena rupícola litoral

Las costas acantiladas se hallan sometidos, en mayor o menor grado, a la incidencia del viento del mar, que une a su propia fuerza mecánica el hecho de arrastrar gotas y espuma del mar para llevarla tierra adentro (la maresía o hálito marino). De este modo, a la propia rocosidad o verticalidad del cantil se le unen la salinidad causada por esta meresía además de la fuerza del viento, circunstancias que serán las determinantes del gradiente.

LAS SERIES CLIMATÓFILAS Y TEMPORIHIGRÓFILAS

Para elaborar este capítulo nos hemos basado en los trabajos generales de vegetación del País Vasco y de territorios limítrofes, que constituyen el soporte básico del conocimiento actual sobre esta materia. Entre otros más específicos, podemos citar a Allorge (1941), Aseguinolaza et al. (1988), Bascones (1978), Biurrun (1999), Braun-Blanquet (1966, 1967), Catalán (1987), García-Baquero (2005), Guinea (1949), Herrera (1995), Loidi (1983), Loidi et al. (1997a, b), Medrano (1994), C. Navarro (1982), G. Navarro (1986, 1989), Olano (1995), Onaindia (1985), Peralta (1992), Tarazona (1984), Tüxen & Oberdorfer (1958) y Ursúa (1986).

En la figura 29 se muestra, de forma esquemática, la distribución de las principales series de vegetación climatófilas y temporihigrófilas de la CAPV.

I. SERIE OROCANTABROATLÁNTICA NEUTROBASÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (*Carici sylvaticae-Fago sylvaticae sigmetum*)

[Serie climatófila, orocantábrica y cántabro-vascónica con disyunción ibérica serrana, meso-supratemplada húmedo-hiperhúmeda, neutrófila, mesofítica, de los bosques de *Fagus sylvatica* con *Carex sylvatica*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Orocantábrica y cántabro-vascónica con disyunción ibérica serrana. Se extiende por las calizas de las laderas lluviosas de todo el supratemplado orocantábrico y cántabro-vascónico, desde la zona de Somiedo hasta el valle del Irati, donde se hallan sus representaciones más orientales. Se ha reconocido también en algunos enclaves calizos demandeses de los valles del Oja (García-Baquero 2005) y del Najerilla. Fuera de la CAPV destacan los ejemplos de Urbasa-Andia e Izco-Alaiz en Navarra y los de los macizos cántabros de Mortillano y del valle de Saja; en el ámbito orocantábrico astur-leonés no faltan ejemplos notables.

En la CAPV alcanza bastante importancia por su extensión, que ocupa todas las zonas altas de las montañas calizas vascas, de ordinario por encima de los 600 a 700 m de altitud, con excepción de algunos carasoles de las más meridionales. Por ello, esta serie es la dominante en los macizos de Aralar, Aitzkorri, Gorbeia (Itxina y Aldamin), Ernio-Gatzume, Erlo-Izarraitz, Eskubaratz-Mugarra-Anboto-Orixol (Duranguesado), Sierra Salvada, Urkabustaiz, Entzia-Montes de Vitoria y Sierra de Cantabria (ladera norte).

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Se trata de una serie climatófila, es decir, no determinada por una compensación edáfica que aumente la disponibilidad de agua (encharcamiento, hidromorfía) ni por una fuerte pendiente o delgadez del suelo que cause el efecto contrario (xericidad edáfica) de modo que es reflejo relativamente fiel de las condiciones del clima. Es propia de los termotipos meso- y sobre todo supratemplado de los territorios antedichos y sus exigencias pluviométricas son altas pues por lo general ocupan territorios de ombrotipo hiperhúmedo. Tampoco soportan los períodos de sequía de lluvias, por lo que las temporadas sin lluvias han de ser compensadas con los aportes de agua de las frecuentes nieblas que inciden en las montañas vascas; una mayor nebulosidad o una mayor altitud (frío) permite vivir a esta serie de vegetación en zonas menos lluviosas (de ombrotipo húmedo) o de verano más seco.

Es una serie neutrófila o neutro-basófila que se asienta sobre sustratos ricos en bases, es decir, calizas, dolomías o margas. Los territorios sobre los que se extiende suelen estar sometidos a una elevada pluviosidad, a menudo por encima de los 1400 mm o incluso de los 2000, lo que da lugar a que haya una fuerte presión lixiviadora de los iones solubles (cationes) de los horizontes superficiales del suelo hacia los profundos, la cual comporta una clara tendencia acidificante a causa del clima. Por eso, los suelos de muchos de estos hayedos apenas alcanzan un pH neutro, cuando no moderadamente ácido. Esta es la causa de que, aún sobre roca caliza, estos hayedos se presenten a menudo casi vacíos en su interior, con un escaso elenco de especies acompañantes; es más, en cuanto hay una parcela de suelo más profundo o un fragmento de sustrato arcilloso, el hayedo se vuelve localmente acidófilo. Sólo en las zonas donde la roca madre está cerca de la superficie se nota un enriquecimiento de la flora del sotobosque del hayedo y ello es debido a que en el horizonte superficial del suelo se mantienen con una cierta abundancia los nutrientes minerales catiónicos (bases).

Estos hayedos se asientan, en gran parte de su extensión, sobre suelos bastante desarrollados, de mayor o menor profundidad, lo que les confiere un claro carácter mesofítico. En algunos macizos cársticos, sin embargo, esta serie de los bosques de hayas ocupa sustratos rocosos, sobre los que apenas se desarrollan litosuelos y se encuentran hayas en "macetas", enraizadas dentro de las grietas de la roca caliza; en tales situaciones nos hallamos ante una versión xerofítica de espolones, cornisas y cresteríos, que se mantiene gracias a las copiosas precipitaciones y a las constantes nieblas.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

La cabeza de esta serie de vegetación la forman los hayedos de la asociación *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae*. Se trata de bosques casi puros de hayas (*Fagus sylvatica*), que a veces se ven acompañadas por tejos (*Taxus baccata*) o mostajos (*Sorbus aria*). El estrato arbustivo es raquíptico y apenas está formado por individuos aislados de *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Daphne laureola*, *Ilex aquifolium*, *Rosa arvensis* o *Rubus* sp., al tiempo que las lianas son muy escasas, con *Hedera helix* y *Lonicera periclymenum* como especies principales.

El componente herbáceo es el más numeroso, lo forman una larga lista de especies neutrófilas o basófilas como *Arum maculatum*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupesre*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Euphorbia amygdaloides*, *Euphorbia dulcis*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Polystichum aculeatum*, *Polystichum setiferum*, *Potentilla sterilis*, *Pteridium aquilinum*, *Ranunculus tuberosus*, *Sanicula europaea*, *Scilla lilio-hyacinthus*, *Veronica chamaedrys*, *Veronica montana*, *Vicia sepium*, *Viola sylvestris*, etc., que se

pueden encontrar en proporciones diversas según las zonas y las circunstancias edáficas. La abundancia de hojarasca acumulada en el suelo favorece la proliferación de algunos helechos como *Polystichum setiferum* o *Dryopteris affinis*; si el suelo es rocoso, como en los hayedos cársticos, aparecen plantas vinculadas a la pedregosidad y a una mayor iluminación, como *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* o *Helictotrichon cantabricum*; si hay una cierta nitrificación por la presencia de madrigueras de algunos mamíferos en las inmediaciones o por influencia humana, no suele faltar *Geranium robertianum*, y si hay un cierto encharcamiento o acumulación de humedad, es fácil encontrar ejemplares de *Chrysosplenium oppositifolium* y *Saxifraga hirsuta*. Como sucede en la gran mayoría de los hayedos vascos, particularmente en los de la vertiente atlántica, se trata de bosques muy vacíos, con el sotobosque muy poco poblado por plantas vasculares, no así por briófitos que suelen cubrir buena parte de los troncos y las ramas bajas.

En las comarcas más meridionales, como son las sierras alavesas de Entzia-Montes de Vitoria y Cantabria, los hayedos basófilos incrementan su cortejo de plantas con

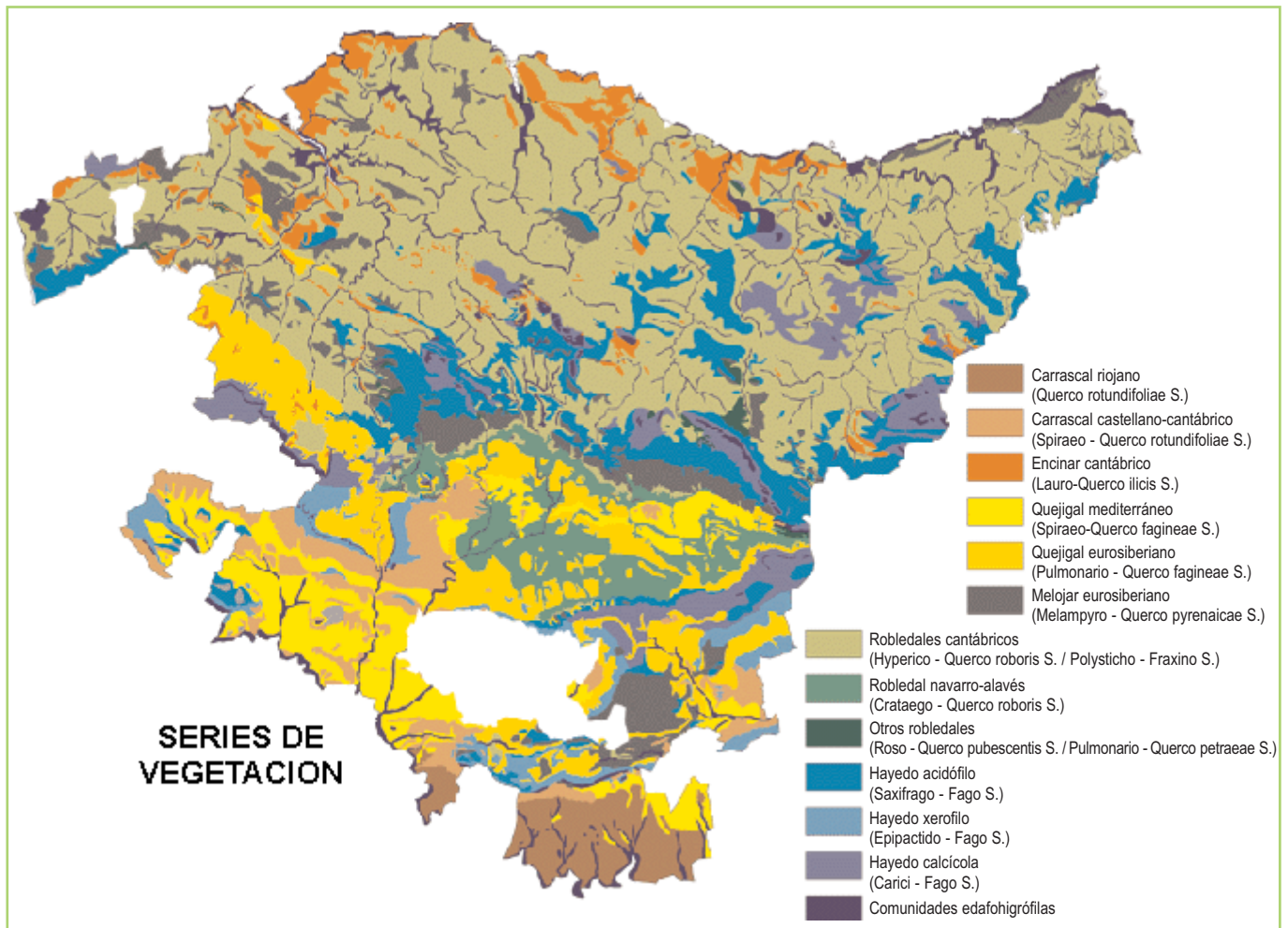


Figura 29. Mapa esquemático de las principales series de vegetación climatófilas de la CAPV.



la incorporación de especies comunes en países más continentales como son *Galium odoratum* o *Milium effusum*. En las sierras más altas, en condiciones de acumulación de hojarasca sobre suelos profundos y frescos aparece *Isopyrum thalictroides* y, más raramente, *Corydalis cava*, indicando condiciones de fuerte acumulación de materia orgánica y constante humedad. Por último, las variantes más xéricas de estos hayedos transicionales hacia los de *Epipactido helleborines-Fagetum* suelen incorporar algunos ejemplares de plantas de matiz submediterráneo o mediterráneo como *Helleborus foetidus* o *Ruscus aculeatus*.

El hayedo basófilo, al igual que su homólogo acidófilo, presenta una estructura de alta arboleda con el sotobosque diáfano, casi sin arbustos. El hayedo, que a menudo es envuelto por las nieblas durante los largos inviernos, causa una agradable sensación de frescor en los días caniculares del verano por la intensa sombra que hay en su sotobosque. En comparación con el hayedo acidófilo, tan sólo se observa un leve mayor desarrollo del elemento arbustivo y, sobre todo, del herbáceo, que en algunas ocasiones particularmente favorables puede llegar a formar un estrato relativamente denso en el suelo. En su

versión más desarrollada, como sucede en sustratos no cársticos, como calizas margosas o margas, estos hayedos basófilos presentan el aspecto de bosque cerrado formado de árboles altos de gran copa y denso follaje, que crean condiciones de intensa sombra en el sotobosque, con un suelo continuo tapado en su mayor parte por una gruesa capa de hojarasca.

Con bastante frecuencia, particularmente en las regiones atlánticas del País Vasco, donde se instalan sobre calizas de tipo cárstico, propias del llamado complejo Urgoniano del Cretácico, estos hayedos basófilos adoptan una morfología particular: se trata de los hayedos cársticos. En ellos, el arbolado presenta una baja densidad y porte y gran parte de la superficie del suelo está formada por la propia roca caliza que aflora. Esta estructura apenas puede considerarse como la de un verdadero bosque, en el sentido ecológico y funcional del término, con las condiciones de sombra y suelo forestal que le son propias. La hayas, a menudo confinadas en auténticos "tuestos" que se forman en las grietas de la roca donde viven, adoptan formas abigarradas y tortuosas como consecuencia de la insuficiencia nutricional que sufren al no poder acceder más que al suelo conte-

nido en el “tiesto”. Por ello apenas alcanzan una altura modesta y desarrollan una copa ancha, adquiriendo el porte casi más de un arbusto que el de un verdadero árbol: son las hayas chaparras. El sotobosque también se ve condicionado por la rocosidad del sustrato, de modo que los arbustos e hierbas también se hallan sometidos a este patrón de macetas entre rocas. Además, como la luz penetra fácilmente hasta el suelo por la discontinuidad del dosel arbóreo, diversas especies de los mantos forestales y de los pastizales del entorno, de altos requerimientos lumínicos, penetran en el interior del bosque. Estos hayedos chaparras, prácticamente semiarborescentes, son, dentro del tipo de los hayedos basófilos, los más frecuentes en las montañas de Vizcaya y Guipúzcoa debido a la abundancia de los afloramientos rocosos calizos en las montañas más altas de dichos territorios. En comparación con otras versiones más favorecidas, estos bosques de roca tienen poco valor económico, tanto en lo que se refiere a su arbolado como al suelo fragmentario y delgado sobre el que se asientan, situándose además en lugares bastante inaccesibles. Por eso se han conservado relativamente bien y han llegado hasta nosotros, pudiéndose encontrar bastantes ejemplos de ellos en nuestros montes calizos. En ocasiones estos hayedos del Karst son sustituidos por avellanadas con mostajos (*Sorbus aria*) con un cortejo de megaforbios como *Lathyrus occidentalis*, *Laserpitium latifolium*, *Astrantia major*, *Pimpinella major*, etc.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El hayedo neutro-basófilo, al ser eliminado, es reemplazado por las siguientes tipos de vegetación:

Un manto forestal formado por arbustos espinosos, sobre todo *Crataegus monogyna* y *Prunus spinosa*. Este es el espinar en las zonas ganaderas donde domina el pasto, que suele quedar fragmentado de modo que los espinos, a menudo de gran tamaño, quedan aislados y dispersos en el territorio. Desde el punto de vista sintaxonómico estas formaciones se incluyen, dentro del orden *Prunetalia spinosae*, en una versión empobrecida de la asociación *Rhamno catharticae-Crataegetum laevigatae* propia de los niveles meso-supratemplados cántabro-vascónicos.

Un matorral de brezos y otaberas mezclado con gramíneas de hojas duras que entra cuando el suelo es rocoso y poco profundo. Las especies más frecuentes son *Erica vagans*, *Genista occidentalis*, *Helianthemum nummularium*, *Helictotrichon cantabricum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica*, *Teucrium pyrenaicum*, etc. Este matorral con muchas hierbas se instala principalmente en suelos delgados (espolones y laderas rocosas) en las montañas calizas del territorio, donde las precipitaciones son muy elevadas. En las zonas menos lluviosas, como en la mayoría del territorio alavés, esta vegetación de apetencias un tanto xéricas ya no se refugia en los espacios más secos sino que se halla también sobre suelos normales, de profundidad media. Esta vegetación se agrupa dentro de una



Hayedos basófilos. Alaña Aitzgorri y Degurixa desde Aranguren

alianza endémica del norte peninsular que es la *Genistion occidentalis*; dentro de ella, las asociaciones más frecuentes en el ámbito de esta serie son *Teucrio pyrenaici-Genistetum occidentalis* y *Helictotricho cantabrici-Genistetum occidentalis* en las comarcas más occidentales.

Pastizales. Dependiendo de condiciones diversas, como la rocosidad, la profundidad del suelo, el manejo por parte del hombre (fuego, pastoreo) y la altitud, hay una serie de comunidades de pastizal que se asientan cuando las etapas anteriores han desaparecido. En las altitudes mayores, donde la nieve permanece más tiempo en invierno, hay una comunidad especializada, que corresponde a la asociación *Carici ornithopodae-Teucrietum pyrenaici*, que coloniza las grietas de las rocas calizas. Está formada por *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Carex ornithopoda*, *Koeleria vallesiana*, *Satureja alpina* subsp. *pyrenaica*, *Teucrium pyrenaicum*, *Thymus praecox* subsp. *britannicus*, etc. Si la zona es de menos altitud y la cobertura nival es más fugaz, las grietas de las calizas cársticas se pueblan de gramíneas de gran tamaño, como *Helictotrichon cantabricum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* y *Avenula pratensis* subsp. *vasconica*. Cuando el suelo es más profundo y las rocas quedan sepultadas bajo él, los pastizales ya son continuos y son susceptibles de ser pastados con mayor rendimiento, principalmente mediante ganado ovino, dando lugar a la explotación ganadera tradicional, si bien recientemente se ha introducido también ganado caballo. En estas condiciones se suele desarrollar un césped denso y corto, encuadrado en la asociación *Jasiono laevis-Danthonietum decumbentis*, cuyas especies más comunes son *Agrostis capillaris*, *Bellis perennis*, *Carex caryophylla*, *Danthonia decumbens*, *Festuca microphylla*, *Galium saxatile*, *Hypochoeris radicata*, *Jasione laevis*, *Luzula campestris*, *Plantago media*, *Plantago lanceolata*, *Potentilla erecta*, *Trifolium repens*, etc. Ejemplos de estos pastizales se encuentra en las campas de Enirio, Urbia, Degurixa, Arraba y Opakua.

Los caminos en los hayedos se pueblan de plantas escionitrófilas como el geranio (*Geranium robertianum*), *Oxalis acetosella*, *Urtica dioica*, *Veronica chamaedrys*, etc. (*Oxalido acetosellae-Geraniatum robertiani*).

En las cercanías de las bordas y otros lugares nitrificados de las campas se desarrollan ortigales con cardos (*Carduo nutantis-Cirsietum richterari*).

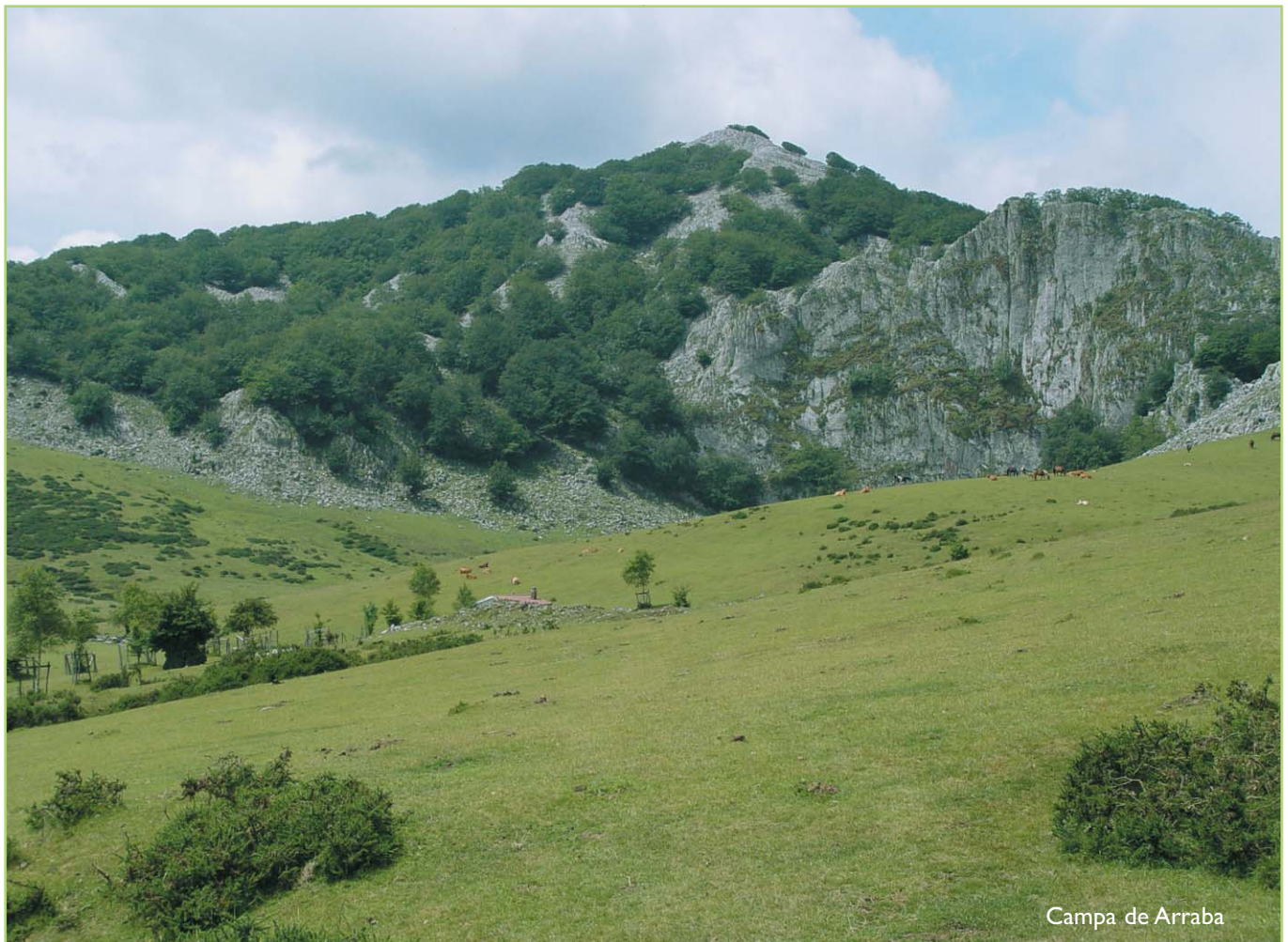
Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

El hayedo neutro-basófilo, al igual que el acidófilo, ha tenido un importante aprovechamiento por parte del hombre: carboneo, extracción de leña, piezas para la construcción de barcos y de casas y extracción de mantillo para abonar los campos. Actualmente estos usos se

han simplificado a un uso maderero moderado, ya que la madera de haya tiene un cierto valor comercial y hay una explotación silvícola de este recurso. Por otro lado se realiza también un uso recreativo del hayedo, que se puede concretar en su utilidad como escenario de calidad estética para el excursionismo, su uso cinegético y su alto valor micológico, toda vez que se recolectan setas de "calidad", en su mayoría micotróficas. Cabe destacar en este apartado que los hayedos cársticos apenas han podido ser utilizados más que para la extracción de madera menuda, para leña y carbón vegetal, y ello en cantidades limitadas dadas las restricciones al crecimiento que tales hayas tienen por las carencias de suelo de su hábitat.

Al desaparecer el hayedo neutro-basófilo, el territorio se ha dedicado casi siempre a un uso ganadero en régimen de explotación extensiva. Este uso ganadero es manifiesto y multiseccular, mostrándose de manera espléndida en los paisajes llenos de pastos que cubren las zonas montañosas de Erlo-Izarraitz, Aralar, Aitzkorri, Gorbeia (Arraba), Entzia, etc. Las condiciones climáticas reinantes en estos territorios, con alta pluviosidad total, verano lluvioso, fresco y con frecuentes nieblas, determinan que sean idóneas para una estancia estival de los rebaños de ovejas (*latxas* en este caso). Naturalmente, los pastizales se desarrollan mejor sobre suelos profundos que sobre los suelos delgados y pedregosos, por lo que las zonas cársticas suelen ser marginales en este aprovechamiento ganadero. Las campas de Enirio, Urbia, Degurixa, Arraba u Opakua constituyen ejemplos notables de estos pastos montanos utilizados anualmente, y desde tiempo inmemorial, en un régimen de trashumancia criófuga. Se trata de zonas de pastos de verano de los rebaños de ganado lanar que, en un ciclo trashumante local, suben en busca de ellos al piso montano hacia el mes de Abril o Mayo y descienden en Octubre a los de invernada en las tierras bajas. Este ciclo pastoril antiguo y ligado a las razas autóctonas de ganado y a los métodos ancestrales de manejo y aprovechamiento, tanto del terreno (fuegos), como del propio ganado (elaboración de quesos, lana, etc.), forman parte de los elementos más arcaicos que sobreviven, aún vigentes, en nuestra sociedad post-moderna y globalizada. En la actualidad se han introducido caballos como alternativa a las ovejas.

Desde hace algunas décadas, parte del territorio de esta serie viene siendo ocupada por plantaciones forestales de especies exóticas. Entre ellas podemos mencionar el roble americano (*Quercus rubra*), el alerce japonés (*Larix kaempferi*), el abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) y el ciprés de Lawson (*Chamaecyparis laswsoniana*), como las más frecuentes.



Campa de Arraba

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación.

En cuanto a la cabeza de serie en sí misma, los hayedos neutro-basófilos son más diversos que los acidófilos, lo que puede incrementar un tanto su valor. No obstante, la causa principal de su apreciación en la actualidad se debe a dos circunstancias: la primera es contingente y consiste en su actual escasez en comparación con los acidófilos. La segunda reside en la singularidad de los hayedos cársticos, que unen su calidad estética a la función de defensa del suelo escaso y fácilmente erosionable que se guarda entre las grietas y hoyas que hay en los peñascales calizos del karst.

El manejo de los restos de este tipo bosque debe basarse en la conservación no intervencionista, al igual que en los otros tipos de hayedos. En los terrenos sobre sustratos ricos en bases en los que sea posible realizarlas, puede merecer la pena hacer restauraciones de este bosque, bien plantando directamente hayas (mejor bajo la cobertura de algún otro árbol) o dejándolas crecer de forma espontánea si hay una suficiente lluvia de semillas. Si el terreno a restaurar está desnudo, el suelo presenta signos de degradación y los resalvos que suministren

semilla están muy lejos, no hay más remedio que acometer restauración plantando hayas. Una plantación extensiva en esta especie que se muestra tan delicada en los primeros años de su vida, suele saldarse con una gran abundancia de marras. Por ello, parece aconsejable plantar las hayas en grupos pequeños y separados unos de otros, de modo que los plantíos se puedan cuidar intensivamente en los años posteriores a la plantación. Una vez arraigadas las poblaciones plantadas, se espera a que se propaguen por el resto de la superficie. En la medida que uno de los requerimientos de estos árboles es establecer una asociación simbiótica con un hongo a nivel de las raíces (micorriza), es aconsejable usar planta micorrizada.

Desde el punto de vista paisajístico, la conservación de la calidad estética del paisaje y de su carácter genuino y ancestral, preservándolo en la apariencia que ha tenido en los últimos siglos, pasa por el mantenimiento de las actividades ganaderas tradicionales. Esto significa que se deben conservar, en la medida de lo posible, las razas autóctonas de ganado (oveja latxa principalmente), las formas de manejo tradicional y la adecuada presión ganadera. Hay que salvar estos espacios de la presión que supone la construcción, tanto de infraestructuras

como del urbanismo, particularmente de la construcción dispersa (casitización).

En relación con las especies y comunidades de las zonas cársticas que afloran en el ámbito de esta serie, cabe destacar que en ellas se alojan numerosas plantas rupícolas (de cantiles, gleras y espolones) y megafórbicas que son realmente raras en el territorio de la CAPV.

2. SERIE OROCANTABROATLÁNTICA E IBÉRICA SERRANA SUBMESOFÍTICA NEUTRÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (*Epipactido helleborines-Fago sylvaticae sigmetum*)

[Serie climatófila, orocantábrica, cántabro-vascónica e ibérica serrana, meso-supratemplada húmeda, submesofítica y neutrófila, de los bosques de *Fagus sylvatica* con *Epipactis helleborine*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie se encuentra representada con diferente amplitud en todo el ámbito cantábrico, desde los macizos calizos del Centro y Occidente de la Cordillera Cantábrica, en Asturias y sobre todo León, hasta la Navarra septentrional en contacto con el mundo pirenaico. Además, los sectores más septentrionales de la subprovincia Oroibérica, como el Castellano-Cantábrico y el Ibérico Serrano, tienen una importante representación de ella en varias de sus montañas calcáreas. En el País Vasco, donde las precipitaciones son tan abundantes y los sustratos tan arcillosos, la serie de los hayedos submesofíticos halla una modesta representación toda vez que la inmensa mayoría de las montañas calizas están ocupadas por la serie más ombrófila del *Carici sylvaticae-Fago sylvaticae sigmetum*. Apenas en las laderas más inclinadas y pedregosas de las sierras de Cantabria y Entzia es posible reconocer esta serie ocupando estrechas franjas entre las crestas y los taludes más moderados. Por demás, en los territorios orientales de su ámbito, esta serie presenta *Acer campestre*, ausente en los occidentales astur-leoneses, lo que permite separar una faciación geográfica en su tramo oriental mediante esta especie.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La inclinación del suelo causa una serie de inconvenientes para las plantas que viven sobre él. El primero es la sequedad edáfica causada por la velocidad de avenamiento del agua, que permanece por muy poco tiempo a disposición de las raíces de las plantas por más que llueva, porque la gravedad la arrastra muy pronto ladera abajo. A mayor inclinación, mayor sequedad.

Otro inconveniente es, y por la misma razón, la poca

profundidad del suelo, que de este modo ofrece un menor espacio para el anclaje de las plantas mediante sus raíces, una provisión menor de nutrientes y, redundando en lo anterior, una capacidad menor para almacenar y retener el agua. Además, el suelo muy inclinado puede llegar a ser bastante inestable. Desprendimientos y deslizamientos merman suelo y afectan a los sistemas radiculares de las plantas, dificultando su establecimiento y desarrollo, al tiempo que los fragmentos de rocas, de suelo, guijarros e incluso troncos de árboles que caen ladera abajo, producen estragos de diversa consideración. A menudo, la pendiente es la de equilibrio mecánico que alcanzan los derrubios de ladera que se acumulan en piedemonte, formando taludes coluviales de materiales sueltos de calibre muy diverso, que resultan muy secos por la alta permeabilidad del material.

En bastantes casos, esta sequedad del suelo es acompañada por una pluviosidad atenuada (ombrotipo húmedo) en comparación con la que reciben los otros tipos de hayedos, e incluso con una cierta aridez en alguno de los meses del verano (carácter submediterráneo). Para la supervivencia del haya y de muchos de sus acompañantes en esta serie, esto ha de compensarse mediante el aporte de agua en los períodos en los que su falta comprometería la supervivencia de estas especies. Esto se suele realizar mediante los aportes de las nieblas que se estancan en estas laderas durante el verano. En estas situaciones, las hojas de los árboles y de otras plantas recogen por condensación el agua en forma de gotitas que, al acumularse, se unen unas a otras y forman gotas mayores que terminan deslizándose por la superficie de la hoja para acabar cayendo al suelo. Así, según la duración de la niebla y de su densidad, cada hoja se convierte en una pantalla de recogida de agua que gotea al suelo, lo que puede significar un aporte de agua importante y de alto valor estratégico si tiene lugar en un período crítico como es el verano. Este mecanismo, que asegura una criptoprecipitación estival suficiente, puede compensar tanto los efectos de la inclinación como los de un régimen pluviométrico insuficiente para las exigencias del haya.

En estas condiciones, el grado de aireación del suelo es alto, ya que pendiente y permeabilidad se conjugan para evitar todo encharcamiento, pero ello no basta como para que el grado de humectación descienda hasta la xericidad, de modo que consideraremos que estamos, en lo que se refiere al suelo, ante un régimen submesofítico. Por otro lado, habida cuenta de que los sustratos dominantes en las montañas donde se encuentra esta serie son calizas y dolomías, los suelos presentan un aceptable grado de saturación del complejo de cambio y unos pH en el entorno de la neutralidad, podemos considerar

esta serie como neutrófila o moderadamente basófila.

En la CAPV esta serie de hayedos se encuentra siempre en el piso supratemplado, si bien en otros territorios hay ejemplos que alcanzan el mesotemplado.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

La vegetación potencial de esta serie de vegetación es un hayedo perteneciente a la asociación *Epipactido helleborines-Fagetum sylvaticae*. Como tal hayedo, se trata de un bosque cerrado y sombrío con pocos arbustos en su interior; lo que le hace transitable. Sin embargo, las condiciones topográficas en las que vive determinan ciertos rasgos distintivos con respecto a las otras dos asociaciones de hayedos del territorio. La fuerte inclinación causa que el tamaño que alcanzan los árboles sea menor que en los hayedos de suelos profundos y estables, estando éstos además más juntos. Otro efecto de la pendiente es la curvatura de las bases de los troncos, causada por el deslizamiento ladera abajo del terreno, que obliga al árbol a rectificar una y otra vez su dirección de crecimiento hacia la verticalidad mediante el progresivo curvamiento de la base de su tronco de modo que compense la inclinación a favor de ladera provocada. Estos

troncos curvados son un claro indicador de la baja estabilidad del suelo a causa de la inclinación.

Las condiciones de inestabilidad del terreno a veces favorecen la entrada de algunos árboles adaptados a ella, como el tilo (*Tilia platyphyllos*), el mostajo (*Sorbus aria*), el fresno (*Fraxinus excelsior*) o el olmo de montaña (*Ulmus minor*), que pasan a compartir el dosel arbóreo con el haya. Otras veces el propio quejigo (*Quercus faginea*) o el roble peloso (*Quercus pubescens*) aparecen en el hayedo señalando situaciones transicionales hacia sus respectivas series de vegetación.

El elemento leñoso formado por matas, arbustos y arbolillos está más desarrollado que en las otras asociaciones de hayedos. Especies como *Acer opalus*, *Buxus sempervirens*, *Coronilla emerus*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Crataegus monogyna*, *Daphne laureola*, *Ilex aquifolium*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *Ruscus aculeatus*, *Sorbus torminalis*, *Taxus baccata* o *Viburnum lantana*, añaden riqueza e indican una cierta influencia submediterránea. En los casos en los que aparece el boj, éste se suele volver dominante en el estrato arbustivo, tanto así que llega a ocupar el sotobosque casi por completo, haciéndolo difícilmente transitable. Los bejucos *Hedera helix* y *Lonicera periclymenum* componen el exiguo estra-



Hepatica nobilis

to escandente mientras que una nutrida corte de plantas herbáceas constituye un estrato rico y con bastante biomasa en el que suelen aparecer ciertas especies de orquídeas y algunas plantas de matiz submediterráneo. El listado de plantas herbáceas más frecuentes es como sigue: *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera longifolia*, *Epipactis helleborine*, *Helleborus foetidus*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Melittis melissophyllum*, *Mercurialis perennis*, *Monotropa hypopitys*, *Potentilla sterilis*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica*, *Veronica chamaedrys* y otras más. La presencia de *Sesleria hispanica* suele indicar la fuerte inclinación del suelo, con las correspondientes secuelas que ello conlleva.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

Las perturbaciones episódicas que afectan al bosque, desde la mera caída de un árbol viejo hasta la de grandes rocas que se precipitan por el cantil y causan devastación a su paso, dan lugar al establecimiento del bosque secundario de árboles de madera blanda y rápido crecimiento, formado en este caso por tilos, mostajos y fresnos principalmente. Este arbolado mixto es transitorio hasta que el hayedo potencial se recupere, pero en lugares donde la caída de piedras es frecuente, suele en alguna medida perpetuarse a causa de lo reiterado de la perturbación, como en el caso de los pies de cantil o canales de barrancos.

Si la perturbación es más intensa y sistemática, como la que sucede con los incendios o las talas, el ecosistema forestal se destruye y es reemplazado por formaciones herbáceas dominadas por *Helictotrichon cantabricum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* y *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre* (*Helictotricho cantabrici-Seslerietum hispanicae*) o bien por matorrales de otabera dominados por *Genista occidentalis* y *Erica vagans* (*Teucro pyrenaici-Genistetum occidentalis*). Un pastoreo intensivo favorece la entrada de algunas especies pratenses, pero apenas se logra el establecimiento de una comunidad bien caracterizada de pastizal inducida por la presión ganadera.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Tan agrestes terrenos apenas pueden ser utilizados para ninguna explotación. Ganadería de ovino o caprino, aprovechamiento forestal para leña, setas y frutos silvestres y poco más. En la actualidad la sombra de los cultivos madereros se cierna sobre todo el territorio y también amenaza a esta serie, sin embargo, las inclinadas laderas que ocupa hacen poco rentable la explotación

forestal y resultan disuasorias frente a iniciativas en este sentido.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Los hayedos que constituyen la cabeza de la serie albergan una rica flora, por lo que merecen ser considerados como elementos relevantes de biodiversidad. También, el que ocupen laderas tan inclinadas e inestables, las cuales contribuyen a fijar con el potente sistema radicular del haya, resulta una circunstancia a tener en cuenta en este caso. Las raíces del haya tienen una ramificación profusa que se desarrolla en dos dimensiones principalmente: en profundidad y en superficie. El desarrollo en profundidad se realiza gracias a un vástago principal que crece hacia abajo hasta alcanzar las capas duras del sustrato, ante las cuales ha de curvarse y dirigir lateralmente su crecimiento; este vástago actúa como ancla de sujeción del árbol. El desarrollo superficial es independiente del anterior y forma una tupida trama en la capa superior del suelo que sujeta la tierra fina y frena la erosión en superficie, muy activa en lugares tan inclinados. Esta estructura hace del haya un árbol de enorme valor en la lucha contra la erosión. Por ello, además de constituir un elemento de biodiversidad importante, los bosques potenciales de esta serie participan de forma destacada en la retención de los suelos.

3. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA ACIDÓFILA Y NEUTRO-ACIDÓFILA DE LOS BOSQUES DE HAYAS (*Saxifraga hirsutae-Fago sylvaticae sigmetum*)

[Serie climatófila, cántabro-vascónica, meso-supratemplada húmedo-hiperhúmeda, acidófila y neutro-acidófila, de los bosques de *Fagus sylvatica* con *Saxifraga hirsuta*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

El ámbito de esta serie se ciñe al del sector Cántabro-Vascónico, siendo uno de los elementos de vegetación que caracterizan dicho sector. Dentro de este territorio, abunda en las zonas donde predominan los sustratos ácidos o fácilmente acidificables, como las areniscas, las lutitas o las ofitas, dentro de las rocas mesozoicas, y las pizarras, las grauwacas y el granito, entre las paleozoicas que ocupan el extremo nororiental guipuzcoano. En el flysch del Cretácico o del Eoceno, cuando areniscas y lutitas predominan sobre las rocas carbonatadas, esta serie ocupa el territorio merced a la descarbonatación que impone la alta pluviosidad. En territorio menos lluvioso, como en el distrito Navarro-Alavés, este efecto se atenúa y esta serie



Hayedo acidófilo

de los hayedos acidófilos necesita de un sustrato manifiestamente pobre en bases. En consecuencia, las montañas de los distritos Santanderino-Vizcaino y Vascónico Oriental hallanse cubiertas en su mayoría por esta serie de vegetación, salvo las que son calizas. En el distrito Navarro-Alavés, la menor abundancia de sustratos arenosos en las montañas hace que esta serie sea más rara.

De modo general esta serie de vegetación se extiende por encima de los 600 m sobre el nivel del mar; ello con las oscilaciones que determinan las diferencias de pluviosidad que haya en las distintas zonas. Por tanto, esta serie de los hayedos acidófilos se halla repartida por las montañas del territorio vasco en altitudes superiores a dicha cota. Así, está representada principalmente en montañas como las del Duranguesado, en los macizos del Oiz y del Gorbeia, en las partes altas de las sierras de Ordunte y Salvada, sierras de Elgea, Urkilla y zona de Alzania, Lizarrusti y las laderas de Aralar; la alineación Karakate-Elosumendi-Irimo, el macizo de Murumendi y parte del de Ernio más los tramos altos de los valles de Leizarán, Urumea y Oiartzun, con las peñas de Aia, donde la mayor pluviosidad empuja a esta serie a ocupar zonas de menor altitud.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

De modo general, la serie de los hayedos acidófilos y neutro-acidófilos se extiende por los territorios por encima de los 500 a 600 metros de altitud (esta cota varía dependiendo de la orientación, la inclinación y la rocosidad o profundidad del suelo) sobre casi todo tipo de sustratos con excepción de las calizas con alta proporción en carbonato cálcico; ello determina que se asiente sobre areniscas, ofitas, flysch, argilitas e incluso margas y calizas débilmente carbonatadas. Se trata, por tanto, del tipo de Serie de Vegetación más extendido del piso supratemplado en Guipúzcoa, Vizcaya y norte de Álava, donde las precipitaciones superan de ordinario los 1400 mm y las temperaturas son más frescas que en las zonas bajas. Además de estas circunstancias termoplumiométricas, hay que resaltar la influencia de las nieblas, que son muy frecuentes e inciden sobre estas tierras altas durante muchas horas al año, mojando el suelo, la hierba, los musgos, la hojarasca, así como los troncos, las ramas y el follaje de los árboles mediante la condensación de las gotitas de agua que la forman en toda superficie que se esponga; esta condensación, además de mojar estas superficies, puede originar gotas de mayor tamaño que escurren por

la superficie de condensación y llegan a caer al suelo, humedeciéndolo. Por eso, cuando hay nieblas agarradas en las montañas, en el interior de los bosques hay un persistente goteo desde las hojas que asemeja una lluvia. De este modo, las nieblas aportan una cantidad de agua al sistema, la cual puede ser importante por su cantidad, pero lo suele ser más por su oportunidad, toda vez que que si se producen en verano, vienen a paliar un déficit hídrico estival que se produce en bastantes veranos del País Vasco a causa de la distribución estacional de las precipitaciones en esta región, que estadísticamente tiene un mínimo estival. A causa de que las precipitaciones causadas por las nieblas no son medidas por los pluviómetros, tal y como sucede con las ocasionadas por las de lluvia, granizo o nieve, estos aportes no medidos reciben el nombre de criptoprecipitaciones. En consecuencia, las series de los hayedos dominan en el intervalo altitudinal en el que la humedad del suelo está asegurada durante todo el año gracias a unas temperaturas más bajas (menor evaporación) y a unas precipitaciones más altas (incluidas estas criptoprecipitaciones debidas a la niebla). En los valles nororientales de Guipúzcoa y comarcas vecinas de Navarra, la mayor pluviosidad propicia que esta serie acidófila húmedo-hiperhúmeda descienda al mesotemplado (300-400 m de altitud).

Como consecuencia del régimen termopluviométrico descrito, los suelos sobre los que se asienta esta serie de vegetación, tan humedecidos y casi siempre en pendiente, están sujetos a una fuerte y constante presión lixivadora de los iones solubles en agua, que son transportados desde las capas superficiales hacia las profundas o ladera abajo mediante el avenamiento superficial. Toda vez que estos iones solubles son casi siempre cationes, se produce una acidificación en los horizontes del suelo, lo que es un fenómeno que suele darse con frecuencia en los países lluviosos, como es el País Vasco en su mayor parte; y más en las zonas altas donde los fenómenos de transporte inverso por evaporación son mínimos. Por ello, casi todos los suelos de las montañas vascas, con excepción de los que se forman sobre rocas muy ricas en carbonatos, presentan una baja cantidad de estos cationes, como el calcio o el magnesio, los cuales se ven sustituidos en el complejo de cambio por otros como el aluminio. La consecuencia es que se produce una escasez de estas bases, que suelen ser nutrientes importantes para las plantas, junto con un descenso del pH. De este modo, con excepción de los suelos que se forman sobre calizas, dolomías, margas muy ricas en cal o los sustratos aluviales, todos los suelos en este clima tan húmedo presentan bajos pH a causa de la fuerte presión lixivadora. Por eso la serie de los hayedos acidófilos predomina en las montañas guipuzcoanas y vizcainas donde

predominan los suelos ácidos pobres en bases desarrollados sobre areniscas, ofitas o flysch.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El hayedo acidófilo, al igual que su homólogo el hayedo basófilo, se trata de un bosque formado casi totalmente por hayas, denso y sombrío, ya que éstas apenas toleran la compañía de otro árbol. El dosel de copas proyecta una sombra tan intensa que pocas plantas son capaces de soportarla; ello origina un sotobosque espacioso y casi diáfano, perfectamente transitable, en el que apenas algunos arbustos dispersos sobreviven en condiciones precarias (sin florecer y con crecimientos muy lentos) por encontrarse casi al límite de sus requerimientos lumínicos.

El follaje es espeso y está compuesto casi todo por hojas de haya, lo que da lugar a que haya varios estratos determinados por los dos tipos de hojas que diferencia esta especie: las hojas de sol y las de sombra. Hacia el exterior del dosel arbóreo, bajo condiciones de máxima iluminación, se disponen las hojas de sol, mientras que hacia el interior del follaje, así como en las ramas bajas y en los árboles jóvenes y pequeños, brotan las de sombra, siempre bajo condiciones de baja iluminación. Ambos tipos de hojas están especializadas en lograr un máximo rendimiento fotosintético a distintas intensidades de luz, de modo que tal ordenación logra una óptima captación y aprovechamiento de la radiación solar incidente. El dosel de hojas o follaje constituye la cubierta o "techo" del hayedo, el cual está situado a notable altura en comparación con otros tipos de bosques templados, a menudo entre los 20 y los 30 m. Por debajo, este techo se ve sustentado por un sinnúmero de ramas que forman una filigrana de crucería que brota de la parte superior de los troncos, que se yerguen esbeltos y cilíndricos como sostenes de todo el edificio forestal. Los hayedos se parecen al interior de las catedrales góticas por su elevación y severidad.

El sotobosque está formado por un raquíto estrato arbustivo, con pocas especies entre las que pueden aparecer algunas siempreverdes, como el acebo o el tejo. Además, suele haber un exiguo estrato herbáceo y sufrutescente, formado por algunas gramíneas y elementos leñosos del brezal que subsisten deprimidos bajo la opresiva oscuridad del hayedo. Este estrato apenas llega a cubrir una fracción notable del suelo y las más de las veces es casi insignificante. El estrato o elemento muscinal es, por el contrario, mucho más notable, y cubre las áreas que no alcanzan a cubrir las plantas vasculares ni la hojarasca acumulada, que pueden ser bastante amplias. Así, la sinusia de los briófitos se instala en los pequeños



Niebla en el hayedo

resaltes del microrelieve del suelo, de donde el viento barre las hojas que caen en otoño para acumularlas en las pequeñas depresiones. Esta redistribución de la hojarasca en el suelo por parte del viento, de una forma similar a como lo hace con la nieve, introduce un elemento de heterogeneidad en las condiciones tróficas del suelo del hayedo porque, al descomponerse, esta hojarasca devuelve los nutrientes minerales de manera desigual, dejando zonas en las que casi no se reciben nutrientes por esta vía, para concentrarlos en otras donde la hojarasca se amontona. Las zonas cubiertas por briófitos suelen ser las más desfavorecidas en este inequitativo retorno de los nutrientes al suelo.

Los hayedos que conforman la cabeza de esta serie de vegetación pertenecen a la asociación *Saxifraga hirsutae-Fagetum sylvaticae*. Su elemento arbóreo está formado en abrumadora mayoría por el haya (*Fagus sylvatica*); en algunas ocasiones puede haber algún roble común (*Quercus robur*), algún roble albar (*Quercus petraea*), algún serbal de cazadores (*Sorbus aucuparia*) o algún abedul (*Betula pubescens* subsp. *celtibérica*). El estrato arbustivo está formado por algunos árboles de menor porte, como el tejo (*Taxus baccata*) o el acebo (*Ilex aquifolium*), así como por algunos arbustos altos como *Erica arborea*

o *Crataegus monogyna*. El elemento lianoide es también exiguo, y en él participa de forma notable la madreSelva de los bosques (*Lonicera periclymenum*) y, en menor medida, la hiedra (*Hedera helix*). Con frecuencia hay un estrato arbustivo más pequeño, formado por brezos y arándanos (*Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica*, *Erica vagans*, *Vaccinium myrtillus*), de baja cobertura, que corresponde a un residuo de la vegetación de brezal-argomal sustituyente del hayedo acidófilo. El estrato herbáceo es también poco denso y su listado de especies poco numeroso. En él dominan taxones claramente acidófilos como *Anemone nemorosa*, *Avenella flexuosa*, *Blechnum spicant* o *Luzula forsteri* a los que se unen otros de mayor amplitud ecológica como *Euphorbia dulcis*, *Lathyrus linifolius*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Ranunculus tuberosus*, *Saxifraga hirsuta* o *Veronica officinalis*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El hayedo, como etapa madura de la serie, es un bosque prácticamente monoespecífico, espeso, homogéneo y de estructura monolítica. Cuando se abre un claro por caída de un árbol, las condiciones de luz cambian y hay una oportunidad para las pequeñas hayas que están años y años suprimidas en el sotobosque aguardando su oportunidad. De este modo, el hayedo restaña su herida con celeridad y eficacia, sin casi tener que recurrir a ninguna otra especie. Si el claro es algo mayor, la herida más extensa, las oportunidades son también para otras especies de árboles de crecimiento más rápido, madera más blanda y dispersión más eficaz para sus frutos, como son los abedules (*Betula pubescens* subsp. *celtibérica*), chopos temblones (*Populus tremula*) o sauces cabrunos (*Salix caprea*). Ellos forman un bosque secundario de madera blanda y veloz crecimiento que ocupa el terreno clareado y que será pronto ahogado por las hayas que pronto germinan y se establecen.

Si el hayedo acidófilo es eliminado, bien por acción humana o por causas naturales, y su desaparición es más duradera, su lugar es ocupado por un manto forestal consistente en un brezal alto formado predominantemente por *Erica arborea* y por *Pteridium aquilinum* (*Pteridio-Ericetum arboreae*); a los que se unen algunas zarzas y brezos. Estas dos especies constituyen una vegetación densa y alta que rodea el bosque en el perímetro de su límite y además rellena los claros que se producen por perturbaciones leves (caída de árbol, etc.). En áreas donde el hayedo ha desaparecido (por eliminación antropogénica) pero en las que, por abandono, la vegetación evoluciona hacia su potencialidad, la vegetación dominante suele corresponder a esta comunidad de bre-

zos arbóreos con helechos.

Si hay una degradación en el suelo, con erosión de algunos horizontes o alteraciones que signifiquen una pérdida de fertilidad y espesor, aparece un brezal-argomal con arándanos (*Pteridio aquilini-Ericetum vagantis*), formado por *Agrostis curtisii*, *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica*, *Erica cinerea*, *E. vagans*, *Ulex gallii*, *Vaccinium myrtillus*, etc. En las áreas más lluviosas llega a participar en estos brezales *Erica tetralix*, el brezo de turberas. Esta vegetación corresponde a un grado y régimen de perturbación mucho más severo y está asociada a prácticas pastoriles ancestrales y muy arraigadas, que incluyen el uso del fuego como instrumento de transformación y modelado de la vegetación en tipos susceptibles de aprovechamiento ganadero.

La presión del pastoreo ha logrado la creación de unos pastizales que se han mantenido estrechamente vinculados a la actividad ganadera. Los hay de diverso tipo; sobre los suelos profundos en arcillas descalcificadas se desarrollan los pastizales con *Festuca microphylla* (*Jasione laevis-Danthonietum decumbentis*), que también encontramos, en una versión más eútrofa, en la serie del hayedo neutrobasófilo, mientras que en suelos más arenosos sobre las pizarras, areniscas, grauwacas y granitos predominan los dominados por *Agrostis curtisii* y *Carex pilulifera* (*Carici piluliferae-Agrostietum curtisii*). En lugares más altos y fríos donde la nieve permanece más tiempo, como en las zonas altas del macizo del Gorbeia, son reemplazados por los cervunales de *Nardus stricta* (*Serratulo seoanei-Nardetum strictae*). Todos estos céspedes tupidos y de corta talla (como alfombras) están adaptados a una explotación ganadera extensiva de tipo trashumante que tradicionalmente ha sido fundamentalmente ovina, pero que actualmente es también caballar. Su creación y mantenimiento, hecho de trascendencia en lo relativo a la calidad del paisaje y a la biodiversidad, están estrechamente vinculados a las prácticas pastoriles tradicionales.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

La mayoría de los hayedos de Guipúzcoa, Vizcaya y de varias comarcas limítrofes de Álava presentan, incluso hoy día, un aspecto particular e inconfundible que algunos consideran característico y casi único de entre los hayedos europeos. Ello es debido a las llamadas hayas trasmochas que son muy frecuentes en el País Vasco y que constituyen una forma "cultural" del hayedo bastante original y ligada a este territorio. De ello es responsable un modelo de explotación del que fueron objeto los hayedos vascos durante siglos, sobre todo desde el XVI en adelante. Como sucede con el resto de los bosques

naturales de cualquier lugar del mundo, los hayedos fueron aprovechados como fuente de diversos productos forestales, que constituían en otros tiempos elementos de primera necesidad en la sociedad agraria tradicional. El más importante de estos productos era, como también lo es hoy, la madera, la cual era destinada a diversos fines dependiendo de sus características. La madera del haya fue siempre utilizada en carpintería, ebanistería y, antiguamente, para aperos de labranza y construcción naval. A pesar de ello, en estas zonas del País Vasco fue utilizada más como fuente de energía que como material de construcción, debido a su alto poder calorífico y a que para la construcción de casas y barcos era mejor usar madera de roble común, más resistente y adecuada para este fin. Por ello, y sin que dejara de aprovecharse también para otros fines, la madera de haya se usó principalmente como leña o combustible doméstico para cocinar y calentarse y, en una gran cantidad, como materia prima para fabricar carbón vegetal que atendiera las enormes demandas de ferrerías y forjas.

El carboneo, o fabricación de carbón vegetal a partir de



Haya trasmocha

leña en el propio monte, es actividad muy antigua que está vinculada a la primitiva metalurgia vasca. Alcanzó una gran importancia durante los siglos que van del XVI a principios del XIX, pues alimentaba la industria ferrona, de gran importancia en el entorno del País Vasco durante ese período. Esto afectó a casi todos los bosques del País Vasco, pero de modo especial a los hayedos de Vizcaya y Guipúzcoa, donde se generó una enorme demanda de madera en piezas de pequeño tamaño, tanto para leña como para carbón, haciendo que las formas de explotación de los bosques se tuvieran que adaptar a una gran presión extractora. Los tipos de explotación en régimen de monte bajo y, particularmente, en forma de hayas trasmochas, fueron los más comunes frente al monte alto, que proporcionaba piezas grandes destinadas a la construcción naval y civil; el monte alto era más favorecido en el caso de los robledales, ya que su madera se adaptaba mejor a las exigencias de la construcción. El régimen de árboles trasmochos tenía una gran ventaja sobre el monte bajo, que consistía en que se podía compatibilizar la producción de madera menuda con el aprovechamiento ganadero en el sotobosque, cosa que resultaba imposible en el de monte bajo por los períodos de exclusión de ganado que conlleva. La consecuencia es la formación de un arbolado semiadhesado o adhesado, con los árboles separados para dejar espacio (y luz) para que crezca el pasto. Por ello, en Vizcaya y Guipúzcoa, zonas densamente pobladas por un campesinado disperso que habitaba en un sinnúmero de caseríos y que era demandante de ingentes cantidades de combustible doméstico y al tiempo poseedor de abundante ganado que había que alimentar, se hacía necesario un modelo de explotación que compatibilizara el uso ganadero con el maderero. Si a ello se une el alto número de herrerías que había en el País Vasco durante la Edad Moderna (a las que habría que añadir las forjas y las caleras) demandantes de enormes cantidades de carbón vegetal, la consecuencia fue que los hayedos fueron explotados casi exclusivamente en régimen de árboles trasmochos. Incluso se practicó una suerte de silvicultura de hayas, robles y castaños para fomentar sus productos; esta silvicultura se fue abandonando a lo largo del siglo XIX pero sus restos son perfectamente visibles en la actualidad. Todo ello se muestra actualmente en los restos de aquellos hayales, siempre con los árboles deformados por la poda periódica a que se les sometía sistemáticamente y que les confirió tan particular fisonomía. Las hayas trasmochas presentan una inconfundible forma de candelabro en la que el grueso tronco, corto y recto, se remata en una corona de ramas a unos dos o tres metros del suelo, que son las que salen a causa de las podas que a esta altura se realizaban para obtener la leña.

En lo relativo al paisaje de esta serie del hayedo acidófilo, cabe decir que actualmente está en gran parte cubierto de cultivos madereros principalmente de alerces japoneses (*Larix kaempferi*) o cipreses de Lawson (*Chamaecyparis lawsoniana*); también se han ensayado otras especies como el abeto rojo (*Picea abies*), el roble americano (*Quercus rubra*) o el abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), pero ocupan extensiones menores. El sistema tradicional de explotación ha sido básicamente el ganadero y el forestal tradicional, que daba lugar a otro paisaje, en el que, además de los bosques de hayas, había extensiones de brezales y de pastizales oligótrofos.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Las extensiones de estos hayedos son en general pequeñas, apenas unas cuantas hectáreas, y en muchos casos están formados por árboles trasmochos. Su extensión es con todo notable en el empobrecido contexto de los bosques naturales del País Vasco, particularmente de Vizcaya y Guipúzcoa, donde constituyen masas forestales de importancia en varios de los sistemas montañosos mencionados. El abandono de los regímenes de explotación a que se venían sometiendo tradicionalmente (carboneo, extracción de leña, pastoreo, etc.) ha causado una notable mejoría de las condiciones de naturalidad de estos hayedos, que en otros tiempos asemejaban más dehesas que bosques.

Los hayedos acidófilos, por su abundancia actual y por su extensión potencial, representan el tipo de bosque natural más importante de las montañas vascas, ofreciendo un hábitat forestal de notable extensión, lo que tiene importancia como proveedor de este tipo de hábitat en cantidad suficiente para que puedan sobrevivir ciertos animales forestales necesitados de un tamaño mínimo de bosque de bastante extensión. Por ello, su conservación constituye un objetivo estratégico en la preservación de la biodiversidad y de la calidad paisajística de este territorio. Por demás, y al igual que otros tipos de bosque, está la función protectora contra la erosión, la almacenadora de carbono, la formadora de suelo (sumidero de C) y la reguladora del ciclo hidrológico. Además de los servicios mencionados, caben añadir las actividades recreativas (excursionismo, recolección de setas, etc.). Por estas razones, una ampliación de la superficie cubierta por estos hayedos sería altamente recomendable en las montañas vascas.

Al tratarse de un bosque natural, no cabe dedicarlo a usos madereros de gran importancia económica, de modo que no debemos someterlo a una explotación

intensiva del tipo de la que tuvo en otras épocas. Cabe, con una adecuada ordenación que tenga en cuenta las limitaciones que vengan impuestas por prioridades conservacionistas, como las que subyacen en las regulaciones que imponen algunas normativas de las Diputaciones Forales, extraer una cantidad de madera de haya de forma controlada; también se puede admitir una ordenada explotación cinegética y micológica.

Un aspecto de interés es el que hace referencia al sistema de uso tradicional de estos hayedos como yacimiento de combustible a gran escala, tanto para usos domésticos como para elaborar carbón vegetal. Ello ha dejado como herencia unos hayedos de árboles trasmochos muy característicos. Ellos constituyen un elemento paisajístico y etnobotánico de suficiente interés para nuestro territorio como para merecer su preservación pues constituyen una huella viva de nuestra historia en unos de los hábitats más notables del territorio. Esto debería de ser tenido en cuenta en la gestión de estos hayedos, de modo que los árboles trasmochos no vayan a desaparecer con el tiempo.

En resumen, las pautas generales que se recomiendan en el manejo de los hayedos acidófilos del País Vasco son:

- ⊗ Conservación a ultranza de las masas existentes.
- ⊗ Acciones conducentes a la ampliación de su superficie en su área potencial principalmente en la red de espacios naturales protegidos, bien mediante restauraciones ecológicas de bajo impacto o bien mediante regeneración natural.
- ⊗ Selección de algunas zonas que se destinen a reserva integral a salvo de toda intervención humana, con objeto de incrementar la naturalidad, con acumulación de madera muerta y fomento de las cadenas tróficas de descomponedores.
- ⊗ Establecimiento de un régimen liviano de explotación en el resto de estos hayedos, con aprovechamiento de la madera de pies añosos y dispersos, lo que favorece la regeneración y la diversificación por estímulo de la sucesión secundaria. Este sistema es compatible con una explotación cinegética y micológica debidamente ordenadas, de modo que no se supere la capacidad de carga del ecosistema.
- ⊗ Realización de podas periódicas en las hayas de algunas parcelas elegidas para tal efecto, con objeto de mantener la particular morfología de las hayas trasmochas, de gran valor etnobotánico. Esto puede concentrarse en algunas zonas que además sean las destinadas a recibir cantidades importantes de público para su esparcimiento, como son las que acogen áreas recreativas con bancos, mesas y parrillas.

En lo relativo al paisaje de esta serie de vegetación, si se quiere recuperar algo del paisaje antiguo, hay que contra-

rrestar la decadencia de los usos tradicionales, de modo que habría que fomentar el mantenimiento y desarrollo del régimen ganadero de tipo extensivo y trashumante, basado en las ovejas y en los caballos. Otra actividad tradicional, con un cierto auge actualmente, es el apícola, que aprovecha los aún extensos brezal-argomales para producir miel de brezo. La apicultura es un tipo de explotación cuyos impactos negativos son prácticamente nulos y los positivos son notables al fomentar la recombinación, por polinización cruzada, de las plantas.

4. SERIE CÁNTABRO-VASCONICA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PEDUNCULADOS (*Hyperico pulchri-Quercus roboris sigmetum*)

[Serie climatófila, cántabro-vascónica, meso-supratemplada húmedo-hiperhúmeda, acidófila, de los bosques de *Quercus robur* con *Hypericum pulchrum*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie de vegetación se confina casi exclusivamente en el sector Cántabro-Vascónico, más concretamente en los territorios de Cantabria, CAPV y norte de Navarra hasta el País Vasco Francés, siendo el ámbito de la vertiente atlántica, particularmente Vizcaya y Guipúzcoa, donde su área es la más extensa de todos los tipos de series de vegetación que reconocemos. A pesar de ello, la representación actual de su etapa madura es mínima a causa de la intensiva utilización de su territorio para explotaciones diversas, desde la ganadería y la agricultura de antaño hasta el forestalismo de hogaño. Con todo, quedan algunas pequeñas manchas de robledal potencial salpicando el paisaje; de entre ellas destacan las que hay en la ladera septentrional de la Sierra de Ordunte, en el macizo del Oiz, en el valle de Leizarán, en la comarca de Oiartzun y en algunas otras localidades. En cualquier caso, estas manchas residuales, aunque numerosas y profusamente repartidas por toda la tierra baja del territorio, son pequeñas y presentan, casi sin excepción, signos de la intensa explotación a que se les sometió durante siglos.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La serie climatófila, meso-supratemplada húmedo-hiperhúmeda, acidófila del robledal de *Quercus robur*, como indica el epíteto que hace referencia al pH del sustrato, ocupa suelos ácidos (pH bajo, entre 3,5 y 6 aproximadamente), que suelen ser pobres en bases. Tales suelos se originan sobre rocas ácidas no carbonatadas, como son las areniscas, cuarcitas, granitos, y también tipos de flysch ricos en areniscas y argilitas. Por eso, excepto en calizas,

margas o dolomías, los suelos que se edifican sobre casi todos los demás tipos de sustratos que hay en el País Vasco atlántico tienen tendencia a tener un pH ácido; no se olvide la fuerte presión lixivadora de las altas precipitaciones reinantes. Así, en las laderas en las que la pendiente impide la acumulación de materiales finos ricos en nutrientes, la inmensa mayoría de los suelos tienden a ser ácidos, salvo, como se ha dicho, los que se forman sobre rocas carbonatadas. Los piedemontes y fondos de valle donde el terreno es más llano, las condiciones de acidez y escasez de nutrientes se atenúan y la serie de vegetación corresponde a la de los robledales mesofíticos.

La serie del robledal acidófilo, al igual que la del robledal mesofítico, es fundamentalmente colina (de los pisos termo y mesotemplado), es decir, de los territorios a altitud inferior a los 650 m, pero, a diferencia de ésta, se extiende hacia los territorios de la vertiente meridional de la divisoria de aguas. El intervalo pluviométrico en el que se enmarca corresponde a los tipos húmedo e hiperhúmedo inferior:

Variabilidad

Las variantes más secas de esta serie las encontramos en los sustratos más filtrantes, como las areniscas que

dan suelos muy permeables. En este caso el bosque presenta algunos elementos xerófilos como el roble marojo (faciación xerófila de *Quercus pyrenaica*) y representa la transición hacia la serie de los marojales.

En el otro extremo, en las áreas que hay sobre rocas menos permeables y filtrantes, como son las rocas ricas en argilitas, crecen algunas plantas y comunidades indicadoras de una cierta hidromorfía, entre las que podemos destacar los brezales de *Ulici gallii-Ericetum ciliaris*, indicadores fieles de la existencia de una capa de arcilla en el suelo que impide un drenaje eficaz del agua. En algunos casos se desarrollan alisos y abedules en gran número.

En las zonas más altas y lluviosas, se dan las variantes más ombrófilas que se suelen caracterizar por la presencia de algunas hayas, a veces en codominancia con el roble (faciación hiperhúmeda de *Fagus sylvatica*). Esta versión representa la transición hacia la serie de los hayedos acidófilos, y suele llevar *Quercus petraea*.

En los territorios del piso termotemplado, más cálidos y oceánicos, puede reconocerse una faciación termotemplada con plantas de la serie del encinar, como *Smilax aspera* y *Arbutus unedo*, que representan la transición hacia la versión silicícola de los encinares cantábricos. En estos casos, el bosque potencial de robles (que suele



Robledal acidófilo

presentar alguna que otra encina), es sustituido por una asociación particular de madroñal, concretamente *Ulici gallii-Arbutetum unedonis*, cuya distribución es casi exclusivamente santanderino-vizcaina.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

A diferencia de los robledales mesofíticos, los acidófilos contrastan por su mayor sencillez. El elemento arbóreo está constituido en su gran mayoría por robles, cuyas copas forman un dosel de densidad intermedia entre la de los hayedos y la de los quejigares. La luz que se filtra por medio del follaje basta como para sostener un sotobosque pluristrato de notable biomasa, en el que el estrato arbustivo es el más raquíutico. Apenas algunos acebos, espinos, arraclanes y peralillos silvestres son las especies principales. A resultas del manejo al que prácticamente todos estos bosques han sido sometidos en el pasado, suele haber con harta frecuencia un estrato de matorral compuesto por varias de las especies del brezal que sustituye a este bosque. Este estrato, dominado por brezos, arándanos, argomas y helechos, puede alcanzar una densidad y biomasa notables. El elemento lianoide es escaso, apenas formado por madreselvas y alguna hiedra, y lo mismo se puede decir del epífítico, compuesto por algunos muérdagos y polipodios, que se se suelen alojar en las horquillas de las ramas de los árboles.

Aunque los estratos leñosos conforman una serie de capas que no dejan casi espacio para desarrollar un estrato herbáceo, éste se puede encontrar más o menos desarrollado en los lugares donde clarean los arbustos y las matas. Su aspecto y composición gramínicos son muy característicos del robledal acidófilo. Otro elemento que suele estar profusamente representado es el briofítico, que se halla formando tupidas alfombras de musgos que cubren partes del suelo y de los troncos de los árboles.

Como resulta obvio, la especie dominante en el estrato arbóreo del robledal pedunculado acidófilo es *Quercus robur*. En las variantes más lluviosas, generalmente localizadas en las zonas más altas de su intervalo altitudinal, se mezcla con *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, mientras que en las más secas, sobre sustrato permeable de arenisca, lo hace con *Quercus pyrenaica*. Además, como vestigios del bosque secundario, puede haber abedules (*Betula pubescens* subsp. *celtibérica*), serbales de cazadores (*Sorbus aucuparia*) o chopos temblones (*Populus tremula*). En el pasado el hombre ha favorecido al castaño (*Castanea sativa*) en el territorio de esta serie de vegetación, ámbito al que se adapta de manera excelente y en el que constituía una óptima alternativa de uso en la economía agraria tradicional cantábrica a causa de su alta productividad y de los múltiples usos y beneficios que de

él se extraían. Por ello, en la actualidad, y a pesar de que apenas es aprovechada, esta especie es relativamente frecuente en el elemento arbóreo de este bosque, donde a menudo muestra señales de haber sufrido podas y cortas en régimen de monte bajo. En el interior del bosque suele haber un tenue estrato arbustivo con *Crataegus monogyna*, *Frangula alnus*, *Ilex aquifolium*, *Pyrus cordata*, *Rubus ulmifolius* y algún arbusto más. Un tanto más pegado al suelo suele estar el matorral residual de cuando se ejercía un manejo intensivo y perturbador del bosque, con lo que el dosel arbóreo se abría en numerosos claros por donde entraban raudales de luz: *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica*, *Erica cinerea*, *Erica vagans*, *Ulex europaeus*, *Ulex gallii* y *Vaccinium myrtillus* suelen ser frecuentes en esta capa, en la que suelen ir acompañados de una espesa cubierta de frondes de *Pteridium aquilinum*.

El componente lianoide está formado básicamente por *Lonicera periclymenum*, si bien *Hedera helix* también participa pero en menor cuantía. Los epífitos son casi únicamente *Polypodium vulgare* y *Viscum album*. En el estrato herbáceo son frecuentes *Avenella flexuosa* y *Holcus mollis*, a los que acompañan *Blechnum spicant*, *Euphorbia angulata*, *Hypericum pulchrum*, *Luzula forsteri*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Ranunculus tuberosus*, *Teucrium scorodonia*, *Solidago virgaurea*, *Veronica officinalis* y otras. Estos robledales pedunculados pertenecen a la asociación *Hyperico pulchri-Quercetum roboris*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La destrucción del robledal acidófilo da lugar a su sustitución por las siguientes unidades de vegetación:

El bosque secundario formado por abedules y sauces (*Salici atrocinereae-Betuletum celtibericae*). Es la primera etapa de sustitución del robledal acidófilo que se instala cuando éste es eliminado, y que antecede a su establecimiento en la sucesión progresiva. Se trata de un microbosque, o a veces arbusteda, formado por abedules (*Betula pubescens* subsp. *celtibérica*), chopos temblones (*Populus tremula*), serbales (*Sorbus aucuparia*), sauces atrocinientos (*Salix atrocinerea*), arraclanes (*Frangula alnus*), sauces cabrunos (*Salix caprea*), zarzas, espinos y otras especies. En las variantes más higrófilas del robledal, el prebosque puede llegar a estar dominado por el aliso (*Alnus glutinosa*). Esta formación cerrada y sombría, con pocas hierbas, constituye el prebosque del robledal acidófilo así como su manto forestal en ciertas situaciones. En la actualidad, a causa del abandono rural, se halla en franca expansión por el cese de la presión humana que la había mantenido a raya tradicionalmente. En épocas anteriores al predominio de la sociedad industrial moderna, en las que se ejercía una

intensa presión sobre el territorio con utilización de técnicas tradicionales, siega, fuego, pastoreo, etc., esta vegetación estaba casi totalmente reducida a su versión arbustiva en la que predominan los sauces. Tras la última y decisiva oleada de abandono rural, acaecida desde hace unas pocas décadas, dicha presión se ha relajado casi totalmente y muchas zonas han sido ocupadas por esta asociación en su versión más evolucionada, en la que dominan los abedules. Estos abedulares-sauceda, por tanto, de ser escasos o casi ausentes antiguamente, han pasado a ser abundantes en la actualidad, siempre formando pequeños bosquetes que rellenan, a modo de matriz de paisaje, los huecos del mosaico que escapan de la presión humana: franjas entre propiedades, bordes de caminos, carreteras y autopistas, pequeñas parcelas abandonadas, etc.

La orla arbustiva. Esta etapa previa al bosque secundario suele estar constituida por espinos (*Crataegus monogyna*), arraclanes (*Frangula alnus*), zarzas, peralillos silvestres (*Pyrus cordata*) y varias especies de piornos: *Cytisus cantabricus* (sobre todo en las cuencas del Oiartzun, Urumea y Bidasoa), *C. scoparius* y el endemismo santanderino-vizcaino *Cytisus commutatus* (*Franguloalni-Pyretum cordatae*, *Ulici europaei-Cytisetum commutati*).

El brezal-argomal (*Erico vagantis-Ulicetum europaei*). Esta comunidad es uno de los tipos de vegetación más genuinos y representativos del mundo atlántico europeo. En su composición intervienen un alto número de ericáceas, como *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica*, *Erica cinerea*, *Erica vagans*, algunas leguminosas espinosas (tojós o argomas) como *Ulex europaeus* y *Ulex gallii*, así como otras plantas tales como *Agrostis curtisii*, *Avenella flexuosa*, *Avenula sulcata*, *Lithodora prostrata*, *Pteridium aquilinum*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, etc. En los suelos arcillosos con fenómenos de hidromorfía se desarrollan brezales con *Erica ciliaris* (*Ulici gallii-Ericetum ciliaris*) con abundante *Molinia caerulea* y otras especies higrófilas como *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei* y *Cirsium filipendulum*. Los brezal-argomales han sido profusamente extendidos indirectamente por el hombre mediante la aplicación del fuego como agente de transformación de los bosques y arbustadas en vegetación pastable, de mayor valor ganadero. Es bien sabido que el incendio del monte ha sido utilizado de forma ancestral como práctica deforestadora y creadora de espacios propicios para el ganado, tanto en la apertura inicial de tales espacios, como en el mantenimiento de los mismos mediante la detención de la





Pastizales axidófilos en el monte Zalama

sucesión progresiva. El resultado ha sido el favorecimiento indirecto del brezal atlántico, el cual ha sido también objeto de aprovechamiento múltiple. Una de las maneras más comunes de beneficiar el brezal-argomal era la de recolectar las argomas, helechos o brezos para cama de ganado, con el objeto de elaborar estiércol, fertilizante principal, cuando no único, para los campos de cultivo (en una época en la que no había abonos químicos ni importados). Otra forma era pastar directamente estos brezales por parte de diverso tipo de ganado. Esto se lograba mediante el uso combinado del fuego y de la presión de los propios animales, que al pacer dejaban un brezal corto y con mayor proporción de gramíneas, más



Encalado del suelo

valioso como pasto. Con frecuencia, ambas formas de aprovechamiento: la corta de helecho para cama de ganado y el pastoreo directo, se combinaban sobre la misma parcela. En la actualidad, este tipo de manejo del brezal-argomal prácticamente ha desaparecido en el País Vasco y los ejemplos de esta vegetación tienen un aspecto evolucionado (avejentado) en el que hay un dominio de las argomas, las cuales pueden llegar a mostrar un cierto gigantismo y alcanzar tal densidad que llegan a ahogar al resto de las especies. De este modo, el problema de conservación del brezal-argomal en la actualidad es el causado por el cese de la intervención humana. Por ello, una gestión conservacionista de esta vegetación tan genuinamente atlántica, que estuviera verdaderamente ajustada a la realidad actual, debería de incluir la quema controlada de los ejemplos supervivientes al menos cada veinte o treinta años.

Los pastizales. Se instalan en situaciones de mayor perturbación que las del brezal-argomal, generalmente en condiciones de pastoreo más intensivo con prácticas como el confinamiento temporal del ganado en terreno quemado (redileo). En terreno silíceo, el pasto que se puede generar mediante estas prácticas es el dominado por *Agrostis curtisii*, *Agrostis capillaris* y *Carex pilulifera* (*Carici piluliferae-Agrostietum curtisii*), de poco valor pascícola y aprovechable por parte de un ganado frugal. En tiempos de fuerte demanda de alimentos y alta presión

ganadera, estos pastizales alcanzaron notables extensiones, pero ahora están en franca regresión. En esas épocas, el enmendado de estos pastizales mediante la adición de cal viva era una práctica común, con objeto de favorecer la capacidad trófica del suelo. Con ello se lograba un incremento de la productividad del pasto mediante una mejora en la composición de las especies que lo componían con la entrada de algunas de mayor palatabilidad y de un mayor crecimiento de las mismas.

Entre las comunidades nitrófilas ligadas al robledal acidófilo, podemos señalar, por un lado, las orlas herbáceas que se desarrollan en los caminos forestales, con *Centaurea debeauxii*, *Hypericum androsaemum*, *Picris hieracioides*, *Stachys officinalis* y *Teucrium scorodonia* (*Hyperico androsaemi-Teucrietum scorodoniae*). En claros del robledal, márgenes de los cultivos de pino y zonas que han sufrido matarrasa, se desarrollan unos herbazales megafórbicos con *Angelica sylvestris*, *Digitalis purpurea* y *Eupatorium cannabinum*, que en la mitad oriental de Guipúzcoa presentan un aspecto muy interesante por la participación del endemismo vascónico oriental *Senecio nemorensis* subsp. *bayonnensis*.

A lo largo de los siglos comprendidos entre la dominación romana y prácticamente la actualidad (hasta fines

del XIX y principios del XX), gran parte del territorio de esta serie de vegetación fue utilizada para el cultivo del castaño (*Castanea sativa*), especie que se promocionó enormemente por su utilidad, pero que fue luego prácticamente abandonada a causa de las plagas y de la mayor vigencia económica y social de cultivos y formas de explotación más intensivos que se fueron imponiendo con el tiempo. El castañar fue una de las primeras y más excelentes alternativas de explotación del espacio de este bosque (y de otros) toda vez que permitía un aprovechamiento óptimo de los productos forestales en la medida que eran necesarios en aquella época: madera para leña, para carbón vegetal, castañas para alimentar personas y ganado, mantillo para abonar los campos, varas, palos y tiras de madera para la elaboración de aperos y cestería, etc. Así pues, esta explotación fue importante a lo largo de muchos siglos en el contexto de la sociedad agraria tradicional, como complemento de otros usos y actividades típicos de la sociedad campesina vasca. Actualmente apenas quedan buenos castañares en el País Vasco porque han desaparecido en gran medida a causa de las enfermedades y el abandono.

El territorio de la serie del robledal acidófilo da lugar a un paisaje característico bajo un sistema de explotación



Caserio abandonado

tradicional, que consta de pequeños bosquedillos salpicando el territorio, setos de sauces, parcelas de brezales-argomales en estado de dominio del helecho (helechales) y pastizales oligótrofos de *Agrostis curtisii* más o menos enmendados con cal. Incluso, en los terrenos de menor pendiente se llegaba a practicar una pobre agricultura: cultivos de centeno u otros cereales o incluso huertas. En este sistema, donde la pobreza de los suelos constituía el telón de fondo, tanto el cuidado de los pastos como la labranza exigían un alto nivel de fertilización artificial (enmienda, estercolado) que hacían que estas actividades fueran en extremo costosas. Por eso, los caseríos que estaban situados en el territorio del robledal acidófilo, particularmente los más remotos, han sido siempre los más pobres y fueron los primeros en ser abandonados cuando comenzó el éxodo del campesinado a los centros urbanos.

El abandono de estas tierras, que se generalizó hace ya varias décadas y es hoy día casi completo, es la causa de que estén mayoritariamente dedicadas a cultivos madereros, principalmente de *Pinus radiata*, pero también de *Eucalyptus globulus*, de modo que grandes masas de plantaciones de esas especies se enseñorean actualmente de la inmensa mayoría del territorio de esta serie de vegetación del robledal acidófilo. Estos pinares y eucaliptales plantados conforman el paisaje moderno, propio de la sociedad industrial, en el País Vasco atlántico.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

En cuanto a los bosques de la cabeza de la serie, los robledales acidófilos, al igual que los mesofíticos, han sido intensivamente manejados por el hombre con objeto de obtener una serie de beneficios: madera para usos diversos y mantillo para abonar los campos principalmente. Como los suelos de estos robledales son pobres, la mayoría de los robledales que se conservaron para estos usos son acidófilos y actualmente quedan bastantes manchas pequeñas repartidas por doquier. Las formas afrailadas de los robles así como la estructura y composición de su sotobosque son indicadores de esta explotación intensa. Se dejaba un "parque" de árboles trasmochos bastante separados entre sí, en cuyo sotobosque podían pastar las reses. Gracias a ello prosperaban especies pratenses y otras hierbas heliófilas propias del exterior del bosque, que podían entrar en él gracias a la apertura del dosel arbóreo que causaba el hombre. Esto se parece mucho al sistema de explotación que se conoce como "dehesa", tan extendido aún actualmente en el occidente ibérico, si bien el carácter forestal sombrío debía ser más acusado en estos robledales.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Los ejemplos existentes en la actualidad de robledales acidófilos pueden dividirse en dos grupos principales: 1) los formados por árboles añosos, más o menos afrailados a causa de las podas y cortes a los que hasta hace poco eran sometidos y 2) los formados por árboles jóvenes provenientes del rebrote de zonas de monte bajo, que presentan una alta densidad de pies delgados por unidad de superficie.

En el primero de los casos el criterio es el de mínima intervención, con la práctica episódica de podas en imitación a las que se hacían antiguamente, con objeto de conservar esta forma cultural del bosque. En el de los segundos conviene realizar entresacas para favorecer el crecimiento de los pies restantes y acelerar el desarrollo del bosque.

Tanto en el caso de los robledales mesofíticos, en su serie correspondiente, como en el de éstos, los bosques de *Quercus robur* son los que han sufrido una mayor reducción de sus extensiones primitivas. El roble común, también llamado "del país", está muy presente en el imaginario vasco: simbología, heráldica, roble de Gernika, etc., pero a pesar de ello ha sido una de las especies vegetales más sañudamente perseguida por los vascos, hasta el punto de lograr su práctica desaparición de algunas comarcas donde fue la especie principal. Este fenómeno no deja de encerrar una paradoja que confiamos se repare en el futuro.

5. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA DE LOS BOSQUES DE ROBLES ALBARES (*Pulmonario longifoliae-Quercus petraeae sigmetum*)

[Serie climatofila, cántabro-vascónica, meso-supratemplada húmedo-hiperhúmeda, acidófila, de los bosques de *Quercus petraea* con *Pulmonaria longifolia*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie de vegetación es de distribución estrictamente cántabro-vascónica, hallándose repartida en sus diferentes distritos aunque con preferencia por el Cántabro Meridional y el Navarro-Alavés. Los espacios que ocupa son de desigual extensión, a menudo reducidos, y se hallan separados entre sí a veces por distancias notables. Por regla general se instala en zonas montañosas, casi siempre en el piso supratemplado, donde se hace hueco entre los hayedos. Su existencia se vincula a una mayor continentalidad, cuando no a un cierto carácter reliquial, por lo que a menudo ocupa laderas orientadas al este, al

sureste o al noreste. Se conocen ejemplos de esta serie en la comarca de los portillos y Las Machorras, en el piedemonte del Castro Valnera, en el monte Kolutxa, en la ladera sur del Gorbeia, en el piedemonte septentrional del Aitzkorri hasta el alto de Udana, así como en otras localidades dispersas hasta llegar a los tramos altos de los ríos navarros Urrobi e Irati, de donde se conoce su representación más oriental.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La serie de los robledales albares es netamente silicícola, por lo que se asienta sobre suelos pobres en bases edificados generalmente sobre areniscas, aunque a veces también se puede presentar sobre flysch pobre en rocas carbonatadas. En lo relativo a las condiciones climáticas, esta serie, que se caracteriza por la presencia dominante del roble albar en el bosque potencial, prefiere los ambientes frescos del piso supratemplado, habiendo pocos ejemplos en los que baje al mesotemplado. Además, la pluviosidad se mantiene alta, lo que determina unos índices ombrotérmicos altos propios de los tipos húmedo e hiperhúmedo. Estas condiciones son, en el sector Cántabro-Vascónico, las propias de las series de los hayedos, verdaderos bosques dominantes del piso

montano. Sin embargo hay algunas zonas en las que la serie acidófila del hayedo es reemplazada por la del roble albar y ello parece suceder con preferencia en los piedemontes meridionales u orientales, donde localmente pueda registrarse una mayor continentalidad. Este plus de continentalidad es lo que parece separar el hayedo del robledal albar, habiendo defendido a éste de la invasión histórica de los hayedos en el mundo cantábrico, invasión que parece ser bastante reciente (hace tres o cuatro milenios). Las montañas vascas, al igual que todas las de la Cornisa Cantábrica, estaban cubiertas en su piso supratemplado de robledales albares de *Quercus petraea* antes de la expansión de *Fagus sylvatica*. La veloz expansión de esta especie, en apenas un milenio o poco más, debió desplazar casi todos los robledales de este piso, de modo que actualmente los hayedos son los señores del piso montano del mundo cantábrico. Los retazos que quedan de estos antiguos señores de las montañas vascas son los que son representados por esta serie y parece que su supervivencia frente a los agresivos hayedos ha tenido lugar en unas pocas laderas algo más continentales. La aparición de pies sueltos de roble albar en muchos hayedos acidófilos actuales avala esta interpretación.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El bosque potencial de esta serie de vegetación es un robledal de roble albar o *Quercus petraea* en el que a veces hay también hayas y abedules. La asociación a la que pertenece es *Pulmonario longifoliae-Quercetum petraeae* y se trata de una comunidad netamente forestal, con intensa sombra a causa de la existencia de un estrato arbóreo denso formado casi en exclusiva por robles albares más alguna haya (*Fagus sylvatica*) y algún roble común (*Quercus robur*).

El componente lianoide es pobre y apenas está representado por unas pocas especies que aportan algunos individuos. *Hedera helix* y *Lonicera periclymenum* son las más frecuentes en el estrato escandente.

El elemento arbustivo es pobre, aunque menos que en los hayedos, y está formado por ejemplares, a menudo debilitados por la sombra, de *Crataegus monogyna*, *Frangula alnus*, *Ilex aquifolium*, *Prunus spinosa*, *Rubus* sp. etc.; en este nivel tampoco faltan representantes de los brezales de sustitución como *Daboecia cantabrica*, *Erica vagans* o *Vaccinium myrtillus*.

El elemento herbáceo se asemeja al de todos los bosques acidófilos del territorio, presentando un largo cortejo de plantas; *Avenella flexuosa*, *Euphorbia dulcis*, *Holcus mollis*, *Hypericum pulchrum*, *Lathyrus linifolius*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Potentilla erecta*, *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, *Veronica officinalis*, *Viola* gr:



sylvestris y otras, componen este estrato que alcanza un cierto desarrollo en biomasa. A causa de ello, el elemento muscinal encuentra menos espacio para su asentamiento, en comparación con los hayedos acidófilos.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El desplazamiento del robledal permite el establecimiento de un conjunto de tipos de vegetación muy similar al que hay en las series del hayedo acidófilo y el robledal acidófilo. Como bosque secundario aparecen formaciones de abedules, sauces y algún chopo temblón, las cuales apenas han podido reconocerse de una manera clara hasta el momento.

El tipo más extendido de vegetación sustituyente del robledal es el brezal-argomal, en cuyo seno podremos reconocer las asociaciones *Erico vagantis-Ulicetum europaei* y *Pteridio aquilini-Ericetum vagantis*. Estos brezales con argomas han ocupado tradicionalmente la mayor extensión de terreno dentro de la serie, si bien actualmente este predominio ha sido cedido a las plantaciones madereras.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Terrenos pobres y relativamente fríos apenas permiten una explotación que no sea la ganadera o la forestal. El ganado caballar o cabrío es, por su frugalidad y rusticidad, el más capaz de sacar algún partido de la vegetación que reemplaza a los robledales potenciales, y la conversión en terreno para el ganado ha causado una cierta deforestación en el ámbito de esta serie de vegetación. La explotación forestal tradicional (leña, carbón, piezas para la construcción) ha sido el uso principal del bosque, en el que los robles proporcionaban una excelente madera para los diferentes usos. La explotación apícola supone un uso complementario que está aún a la espera de que se intensifique y ordene adecuadamente para su máximo aprovechamiento.

En la actualidad, las plantaciones madereras han hecho también aquí su aparición, con especies como el ciprés de Lawson (*Chamaecyparis lawsoniana*), el abeto rojo (*Picea abies*), el roble americano (*Quercus rubra*) y el alerce japonés (*Larix kaempferi*).

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación.

El supuesto carácter reliquial de estos robledales albares les confiere un alto valor para la conservación. El ser testigos vivientes de una vegetación que dominó los niveles altos de las montañas vascas durante algunos

milenios tras la última glaciación es un aspecto a ser considerado especialmente.

Por otro lado, el bosque de robles albares, como tal bosque natural de gran biomasa, tiene un valor como hábitat de numerosas especies forestales de diverso tipo. Es un bosque edafogenético (constructor de suelo) gracias a la abundante materia orgánica que produce, de fácil descomposición y formadora de humus dulce; ello le habilita como sumidero de carbono. Además frena la erosión merced a su potente y extendido aparato radicular.

A causa de los valores que hemos mencionado, la conservación de todos los robledales albares que han llegado hasta nosotros es ineludible. Por otro lado, los brezales que constituyen la etapa serial deben mantenerse en alguna medida, toda vez que suponen un elemento de diversidad paisajística y son, además, susceptibles de aprovechamiento apícola. Su conservación pasa por realizar tratamientos de siega o de quema cada cierto tiempo, siendo recomendable que se hagan con una frecuencia de entre 15 a 30 años. Ello bloquea la evolución del brezal hacia una arbusteda y luego hacia el bosque y lo mantiene en un estado en el que los brezos no son ahogados por los tojos.

6. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA ACIDÓFILA DE LOS BOSQUES DE ROBLES MELOJOS (*Melampyro pratensis-Quercus pyrenaicae sigmetum*)

[Serie climatófila, cántabro-vascónica, meso-supratemplada húmeda, submediterránea, euoceánica, acidófila, de los bosques de *Quercus pyrenaica* con *Melampyrum pratensis*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie de vegetación se extiende, de forma exclusiva, por el sector Cántabro-Vascónico. Su abundancia es mayor en los territorios bajo condiciones climáticas submediterráneas, por lo que se halla más extendida en Álava, donde esta situación es más frecuente. El ejemplo más notable y extenso de esta serie se encuentra en el espacio de los montes de Izki si bien también hay áreas importantes en las laderas meridionales de las sierras de Elgea y Urkilla, así como en las del Gorbeia. Fuera de Álava, los ejemplos que hay tienen menor extensión y se hallan vinculados a la existencia de areniscas muy filtran-tes, como es el caso del monte Jaizkibel.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Es la serie acidófila cántabro-vascónica por excelencia en los territorios de clima submediterráneo. En ellos, esta serie es enteramente climatófila, como sucede en la



mayor parte del territorio alavés. En zonas no submediterráneas, y bajo ombrotipos húmedos e hiperhúmedos, esta serie se comporta como edafoixerófila, buscando los sustratos más puramente arenosos, las pendientes inclinadas, las crestas y los relieves en cuesta. Tal sucede en el Jaizkibel, en los cresteríos de Gorostiaga y en otros lugares. Su ámbito térmico abarca territorios desde termo a supratemplados, siendo en los mesotemplados donde más abunda.

Los susustratos ricos en arenas, muy filtrantes y más o menos pobres en bases, son determinantes en la existencia de esta serie. Ello implica un drenaje eficaz y una escasa capacidad para retener el agua del suelo, causando una tendencia a la sequedad de sus horizontes superficiales y una ausencia total de fenómenos de encharcamiento a menos que haya algún horizonte profundo rico en arcilla, en cuyo caso la hidromorfía es temporal y muy localizada. Su carácter acidófilo es manifiesto, toda vez que las arenas apenas llevan carbonatos, y cuando los llevan, las altas precipitaciones los lixivian eficazmente de los horizontes superficiales.

Aparte de algunos ejemplos de bosque alto y formado por grandes árboles, gran parte de los marojales



cántabro-vascónicos presentan un aspecto juvenil, que consiste en que están formados por árboles de tronco delgado y altura modesta, pero con numerosos pies por unidad de superficie. Esta estructura está favorecida por la propia estrategia de desarrollo del marojal, que es una especie estolonífera que emite numerosos brotes aéreos a partir de las raíces superficiales, brotes que al poco tiempo se desarrollarán en delgados troncos. De este modo, el marojal, al rebrotar prontamente de las cepas subterráneas cuando es talado, forma densos macizos de pequeños tallos, cada uno producido por el sistema radicular de una única planta; esta formación está condenada a que la mayoría de estos tallos vayan muriendo para que queden los que terminen por formar árboles de gran porte. Este particular patrón de crecimiento hace del marojal un bosque que presenta una especial adaptación al tratamiento en régimen de monte bajo.

Variabilidad

La versión más frecuente de esta serie es la navarro-alavesa, que se asienta sobre terrenos arenosos en condiciones más o menos submediterráneas; el mejor ejemplo de esta variante es el de Izki.

En los territorios de la vertiente atlántica, esta serie necesita suelos muy bien drenados, en situaciones de cresta o pendiente pronunciada. Ello determina que esta versión de zona muy lluviosa (v. gr. Jaizkibel) sea muy pobre por la enorme lixiviación de los horizontes superficiales y medios.

Por otro lado, en las zonas submediterráneas navarro-alavesas donde la serie del marojal es la dominante (Izki), sucede el fenómeno inverso en las pequeñas vaguadas y depresiones del terreno donde se acumulan los nutrientes básicos solubles. En ellas se diferencia una variante rica en bases de la serie del marojal, en la que el mismo bosque de *Quercus pyrenaica* es acompañado por todo un conjunto de especies basófilas, como si se tratara de un quejigar. A pesar de la tentación de diagnosticar estas situaciones como serie del quejigar, la abundante proporción de arena que tiene de todas formas el suelo determina la dominancia de *Quercus pyrenaica* y por ello se debe aceptar la serie del marojal; además, las etapas seriales le corresponden.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

La vegetación potencial de esta serie está formada por bosques de marojos (*Quercus pyrenaica*), también llamados melojos, tocornos o tozos, según las comarcas (eusk. "ametza"), que pertenecen a la asociación *Melampyro pratensis-Quercetum pyrenaicae*. Se trata de bosques den-

so, dominados por dicha especie, en los que también pueden participar algunos ejemplares sueltos de *Ilex aquifolium*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, etc., además de algún haya (*Fagus sylvatica*) o roble común (*Quercus robur*) en indicación de contactos o transiciones con hayedos y robledales vecinos. Además de estos árboles, otras especies como *Arenaria montana*, *Erica vagans*, *Euphorbia dulcis*, *Holcus mollis*, *Hypericum pulchrum*, *Lathyrus linifolius*, *Melampyrum pratense*, *Potentilla erecta*, *Potentilla montana*, *Pteridium aquilinum*, *Pulmonaria longifolia*, *Teucrium scorodonia*, etc. revelan el carácter acidófilo de esta vegetación.

El marojal cabeza de esta serie de vegetación es un bosque de espeso follaje, aunque no tanto como el de los hayedos, lo que condiciona un sotobosque relativamente transitable, con poco matorral aunque con bastante hierba. Llama la atención la abundancia de un estrato bastante continuo de frondes de helechos (*Pteridium aquilinum*) que alcanza un notable desarrollo. Son frecuentes también diversos representantes de los brezales de sustitución, como argomas, brezos y otras matas, que se entremezclan con el elemento herbáceo.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El marojal cabeza de serie tiene algunos elementos arbóreos de madera blanda y rápido crecimiento como *Betula pubescens* subsp. *celtibérica*, *Populus tremula*, *Salix atrocinerea*, *Salix caprea* y *Sorbus aucuparia* principalmente, los cuales suelen participar en un remedo de bosque secundario que rara vez llega a presentarse bien constituido. En las versiones costeras de la serie (Jaizkibel, Mendizorrotz...) es bastante frecuente la participación del madroño (*Arbutus unedo*) en el bosque secundario. El manto forestal es diverso según esta serie de vegetación se presente en posición climatófila o edafoxerófila toda vez que ello implica unas condiciones ómblicas distintas; así, en los ejemplos navarro-alaveses bajo condiciones submediterráneas *Adenocarpus complicatus* y *Cytisus scoparius* se presentan con cierta frecuencia, estando ausentes en las regiones más lluviosas en las que es frecuente *Frangula alnus*. En Guipúzcoa a veces participa *Cytisus cantabricus*. Algunas especies como *Pteridium aquilinum* se hallan en todas las situaciones, junto con zarzas y espinos.

Los brezales, en diferentes asociaciones, constituyen la etapa de sustitución más evidente y conspicua en esta serie. La unidades principales son: *Arctostaphylo crassifoliae-Daboecietum cantabricae ulicetosum europaei* en las zonas navarro-alavesas y *Erico vagantis-Ulicetum europaei* en las vascónicas orientales y santanderino-vizcainas. Es de destacar la presencia del brezal de *Ulici-Ericetum cilia-*

ris en algunas áreas costeras de la serie. Este brezal higrofilo, con *Molinia caerulea* y *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, es particularmente abundante en las laderas que miran al mar de los macizos costeros del oriente guipuzcoano (Mendizorrotz, Uliá, Jaizkibel). Estos brezales, sean de una u otra asociación, se instalan bajo condiciones de cierta perturbación, como tala y desbroce del bosque y del arbustal, quema reiterada, etc., de modo que se ocasiona una cierta degradación del suelo, principalmente en lo que atañe a sus horizontes superficiales: erosión, acidificación, etc. Presentan un dinamismo muy activo y, si cesa el régimen de perturbación que les dio lugar, evolucionan con bastante rapidez hacia etapas más avanzadas en la sucesión progresiva. En otras épocas no muy remotas, el brezal era la vegetación más abundante en el ámbito de esta serie, mas hoy la situación ha cambiado ostensiblemente a favor de un progresivo emboscamiento del terreno en las zonas en las que el hombre no ha optado por los cultivos madereros.

La vegetación herbácea vinculada a esta serie de vegetación es diversa. Destacan las comunidades de terófitos que crecen en los claros del brezal o de la arbustada, donde el suelo ha sido más removido o alterado. La asociación mejor representada es la *Filagini minimae-Airetum praecocis* (con *Aira caryophyllea*, *Aira praecox*, *Jasione montana*, *Logfia gallica*, *Logfia minima*, *Vulpia bromoides*, *Xolantha guttata*, etc.), que abunda por ejemplo en los arenales de Izki. Otra unidad interesante es la Com. de *Lotus angustissimus* y *Xolantha guttata* hallada por el momento en Mazmela (Eskoriatza) y que corresponde a situaciones con un cierto encharcamiento temporal.

Al igual que en la serie del robledal acidófilo, en áreas desbrozadas o taladas se desarrolla a veces un herbazal megafórbico con *Eupatorium cannabinum*, que en el distrito vascónico oriental cuenta con la participación del vistoso endemismo *Senecio nemorensis* subsp. *bayonnensis*.

En los casos en los que se ha realizado una fuerte presión ganadera durante largo tiempo, con un adecuado manejo que conlleva fertilización, pisoteo y mutilación reiterada de las partes aéreas de las plantas, se llega a instalar un pastizal vivaz en el que participan elementos de *Arrhenatheretalia* (*Cynosurion cristati*), como *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* o *Trifolium repens* u además de otros más generales como *Agrostis capillaris* o *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestris*. Estos pastizales vivaces son pobres en comparación con los que se llegan a instalar en las series mesofíticas del roble y además su mantenimiento es muy costoso en términos de trabajo, uso de fertilizantes e intensidad de la presión de pastoreo. De ahí su rápido abandono en los tiempos

recientes en los que estamos asistiendo al abandono rural generalizado.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Como hemos indicado, el bosque de marojos está particularmente bien adaptado a una explotación maderera en régimen de monte bajo, lo que es reforzado por el hecho de que las bellotas de *Quercus pyrenaica* son muy acerbos y no valen para la montanera. En consecuencia, los marojales vascos han sido tradicionalmente utilizados mayoritariamente para la extracción de leña para usos diversos. La consecuencia ha sido que muchos de estos bosques presenten actualmente profundas huellas de dicho uso en su estructura, con numerosos troncos delgados por unidad de superficie y la presencia de algún árbol grande y añoso que fuera utilizado como resalvo. En la actualidad, el uso maderero del marojal ha descendido de manera sustancial hasta casi desaparecer por los cambios habidos en los hábitos de la población local y por la propia disminución de la misma. Por el contrario, se mantiene un uso cinegético y micológico importante.

La eliminación del marojal se ha hecho casi siempre con finalidad de aprovechamiento ganadero. El aprovechamiento agrícola, que también ha existido, ha sucedido solamente en las comarcas navarro-alavesas donde esta serie de vegetación se podía ubicar en terreno más o menos llano. Así, es posible observar actualmente algunos parajes con parcelas sometidas a cultivo, como en las inmediaciones de Izki. Fuera de ellas, el aprovechamiento ha sido, como hemos indicado, fundamentalmente ganadero, tanto de ganado lanar como de vacuno o caballo. Tanto en un caso como en el otro, la pobreza de los suelos ha impuesto la fertilización artificial si se quería obtener una producción que compensara los esfuerzos realizados. En la actualidad, las actividades agropecuarias son residuales, siendo apenas relevante la ganadería extensiva que se practica en algunas comarcas. Ello ha favorecido el emboscamiento generalizado del terreno con recuperación de bastantes zonas del propio marojal. En otros lugares, son los brezales o las arbustadas de manto forestal las que se van adueñando del terreno.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

El espacio del marojal presenta, en su mayor parte, un muy escaso valor como terreno para la explotación agropecuaria. Ello hace a esta serie candidata a ser ampliamente recuperada en sus estadios más evolucionados y de mayor naturalidad. Así, áreas significativas de

esta serie de vegetación han merecido estatus de protección por parte de la red vasca de Espacios Naturales Protegidos (Izki, Gorbeia, etc.), lo que les confiere un papel relevante en el contexto de la protección de los hábitats y las especies de interés, particularmente porque en algunas de estas zonas las condiciones geológicas del terreno propician la existencia de pequeñas depresiones donde se acumula el agua formando charcas y esfagnales donde habitan numerosos organismos especializados. Por tanto, la protección del marojal supone también la de estos hábitats puntuales de alto valor.

Los usos tradicionales como la extracción de leña en cantidades moderadas, la recolección de setas y frutos silvestres, la apicultura e incluso una ganadería bajo cierto control, no resultan perjudiciales para el valor naturalístico de esta serie. Si lo es una ganadería bovina excesivamente descontrolada, orientada a la producción de carne y que consiste en abandonar las reses en el monte durante largos períodos. Estos animales de gran tamaño suelen acudir a beber a los humedales que a menudo hay en el seno de esta serie, alterándolos severamente con sus patas y sus excrementos. Tradicionalmente, el País Vasco no ha sido especialmente tierra de ganado suelto y esta situación supone una cierta novedad en relación con los usos ancestrales.

Como en otros casos, el forestalismo moderno es la amenaza actual más importante que se observa en los espacios ocupados por esta serie. Con él se introducen las prácticas silvícolas modernas: maquinaria de gran tonelaje, uso de sustancias químicas, etc., con su gran poder de alteración del medio.

7. SERIE ASTURIANO-VASCÓNICA DE LOS BOSQUES DE FRESNOS EXCELSOS Y ROBLES (*Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris sigmetum*)

[Serie temporihigrófila y climatófila, cántabro-vascónica, termo-mesotemplada húmedo-hiperhúmeda, hiperoceánica y semihiperoceánica, mesofítica, neutro-basófila y neutro-acidófila, de los bosques de *Quercus robur* con *Fraxinus excelsior* y *Polystichum setiferum*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

La serie mesofítica asturiano-vascónica se distribuye por la franja norte peninsular que conocemos como Cornisa Cantábrica desde el centro de Asturias hasta el País Vasco Francés, siempre en vertiente atlántica. Este confinamiento en la vertiente norte, es decir, en terrenos que drenan hacia el mar Cantábrico, hace que sea común en Vizcaya y Guipúzcoa, donde esta serie de vegetación alcanza una extensión muy importante. Ocupa áreas de

pedemonte y fondos de valle, así como rellanos y cimas de cerros donde la pendiente es menor; abarcando porciones significativas de la superficie total en los territorios mencionados. Como consecuencia de que se asiente sobre los suelos más fértiles del territorio, el bosque potencial ha sufrido una enorme merma de su área primitiva a lo largo de la historia, habiendo quedado reducido en la actualidad a unos pocos bosquecillos de pequeña extensión o incluso a meros grupos de unos cuantos árboles que salpican el paisaje de la campiña de las tierras bajas de los valles atlánticos.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

De forma indisociable, esta serie mesofítica está vinculada a suelos profundos de textura franca o limo arcilloso, con abundancia de nutrientes minerales que le confieren un pH neutro que oscila entre el levemente básico y el levemente ácido (neutro-basófila y neutro-acidófila). Es una serie caracterizada territorialmente por la riqueza en nutrientes de su sustrato. El agua no debe escasear en esos suelos, incluso puede producirse un cierta hidromorfía temporal cuando el terreno es poco permeable y hay poca inclinación. Esto suele tener lugar en situaciones como piedemontes y fondos de valle, en las que nos encontraremos ante una serie temporihigrófila. En el otro extremo, hay superficies que pueden presentar inclinaciones pronunciadas, pero ello requiere que el sustrato geológico sea muy rico en bases (caliza o marga); en



Quercus robur

estos casos esta serie se puede considerar perfectamente climatófila. En resumen, los suelos de los que vive esta serie son óptimos en el territorio: profundos, ricos en nutrientes, con adecuada textura y alta capacidad de almacenaje de agua, sin que por ello lleguen a darse fenómenos excesivos de hidromorfía. Las condiciones climáticas son también suaves, habida cuenta que estos robledales no sobrepasan alturas superiores a los 650 m, quedando a salvo por tanto de los fríos más extremos que se puedan dar en el territorio. Esta condición intermedia de los parámetros hídricos del suelo que se dan en el territorio, es decir, situarse entre lo más seco y lo más húmedo, es lo que justifica la calificación de mesofítica (de *meso*, en medio de) a esta serie de vegetación.

Las condiciones bioclimáticas corresponden a los termotipos termo y mesotemplado y a los ombrotipos húmedo-hiperhúmedo, en condiciones hiperoceánicas y semihiperoceánicas.

Variabilidad

Esta serie abarca una cierta diversidad de situaciones topográficas en su área de jurisdicción, de la que señalaremos los aspectos más sobresalientes. Como es de esperar, hay un extremo húmedo y un extremo seco en cuanto a los suelos sobre los que se asienta. En el extremo húmedo están las situaciones de fondo de valle, con hidromorfía temporal a veces frecuente, con pendientes muy suaves o nulas, completamente planas. Estas vaguadas suelen estar rellenas de materiales aluviales recientes ricos en elementos finos. En estas condiciones, en las que no suelen faltar plantas y comunidades indicadoras de una hidromorfía temporal, esta versión de la serie se puede considerar como transicional hacia la geoserie de las alisedas, de la que llega a formar parte en su variante más higrófila.

Cuando el suelo se inclina al ascender por el piedemonte, se desvanecen de inmediato los indicadores hidromórficos. Esta sería la versión intermedia, y más frecuente, de esta serie del robledal-fresneda, la cual ocupa el terreno de inclinación moderada. En sustratos de tipo flysch, tan frecuentes en la vertiente atlántica de la CAPV, en cuanto la pendiente se hace más pronunciada, las condiciones hídricas y tróficas ya no permiten el desarrollo de esta serie y se pasa generalmente a la de los robleda-



Robledal mesofítico

les acidófilos. No obstante, el hombre ha extendido artificialmente esta serie mediante prácticas de fertilización del suelo, principalmente el enmendado con cal y el estercolado en la medida que podía; con ello se lograba extender la campiña de prados y cultivos un tanto ladera arriba, de modo similar a cómo se extiende una serie edafohigrófila mediterránea mediante el regadío y con ello practicar una agricultura más productiva.

Si el sustrato es rico en bases, calizas o margas, la serie ocupa las laderas hasta las cumbres de los montes aún si las pendientes son pronunciadas. En estos casos, la disponibilidad de bases es alta, pero no tanto la de agua sobre todo en las zonas bajas, con lo que estamos ante una variante seca de la serie, que presenta una profusión de encinas, madroños, laureles y otras especies indicadoras de suelo seco, haciéndose muy abundante a veces *Rhamnus alaternus*. Esta variante, frecuente en algunas comarcas predominantemente calcáreas, se puede considerar como transicional hacia la serie de los encinares, o a la de los robledales pubescentes en comarcas interiores guipuzcoanas. Existe una versión con hayas de la serie

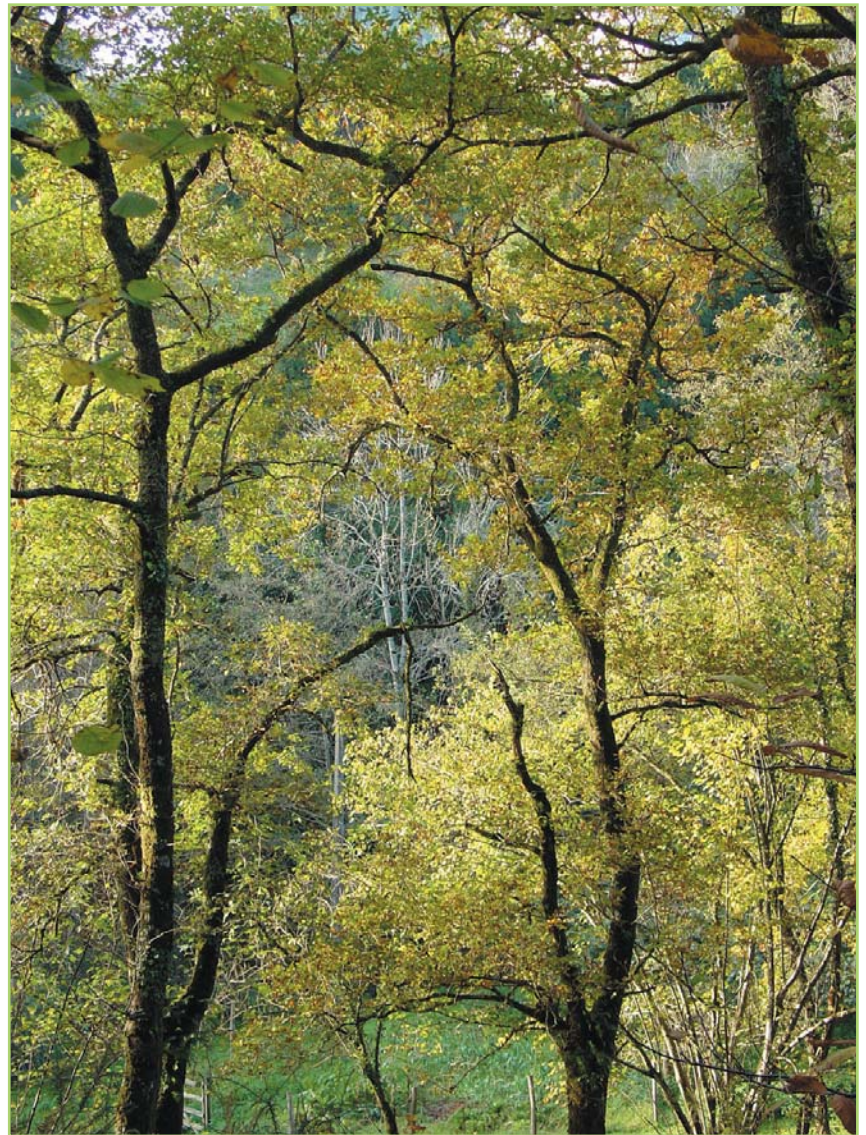
propia de zonas lluviosas, siempre por encima de los 300 m de altitud, sobre todo en la mitad oriental de Guipúzcoa.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El robledal-fresneda mesofítico tempori-higrófilo, que corresponde a la asociación *Polysticho setiferi-Fraxinetum excelsioris*, es uno de los tipos de bosque de estructura más compleja, tanto del País Vasco como del resto del territorio cantábrico. En el elemento arbóreo predomina el roble común, pero también participan, con bastante frecuencia y abundancia, otras especies, como el fresno, los arces o el tilo. El estrato de copas es un tanto cerrado y corona la estructura pluristrata de este bosque. El segundo estrato suele estar formado por árboles jóvenes de menor tamaño, en su mayoría de las especies mencionadas, a los que se unen el avellano y el acebo. El estrato arbustivo, situado por debajo de los árboles, es denso y bastante impenetrable porque está formado por multitud de zarzas, espinos, rosales y otras especies, en su mayoría espinosas. Ellas originan una maraña de tallos cuajados de espinas y aguijones que hace penoso, cuando no imposible, el tránsito por el bosque por parte del hombre. Es particularmente relevante en este bosque el componente lianoide, que está protagonizado por la hiedra, cuyos individuos trepan por numerosos troncos y se ramifican a la altura de las copas o justo debajo de ellas, originando un amplio vuelo siempreverde de ramas e inflorescencias de hiedra. En este estrato suelen haber también madreselvas y clemátides. Otro componente notable en el bosque mesofítico es el de epífitos, formado por plantas vasculares que viven sobre otras plantas, generalmente árboles, y que adoptan diversas estrategias vitales como el hemiparasitismo o el crecimiento limitado. En este grupo tenemos al muérdago y a los polipodios.

El estrato herbáceo es también abundante y diverso. Lo constituyen varios helechos de grandes frondes dispuestas en roseta, gramíneas y otras hierbas de hojas anchas. Entre ellas no faltan algunas especies bulbosas que emiten sus partes aéreas en la época propicia del año.

En armonía con su espesor y naturaleza intrincada, el robledal mesofítico es uno de los tipos de bosque más diverso, tanto en cuanto a número de especies por uni-



dad de superficie como a su abundancia relativa. Lógicamente, tanto la densidad como la diversidad están relacionadas con la fertilidad de los suelos que nutren este bosque. Así, en el robledal mesofítico viven casi todas las especies de árboles de nuestro territorio. En él ni los fríos propios de los hayedos, ni la sequedad edáfica característica de los encinares, ni el encharcamiento del suelo propio de las alisedas, ni la pobreza en nutrientes de los sustratos ácidos de los robledales acidófilos o marojales, ejercerán su acción limitadora que excluye la presencia de diversas especies. Sólo las plantas estrictamente vinculadas a las condiciones específicas de cualquiera otros tipos de bosque faltarán del robledal mesofítico, pero las generalistas y las exigentes están en su práctica totalidad.

La flora de este tipo de bosque es de las más nutridas de entre los tipos forestales de la CAPV, tanto en lo referente a árboles y arbustos como a plantas herbáceas. El árbol principal es, naturalmente y como corresponde a un robledal, *Quercus robur*, que domina en el dosel arbóreo en las situaciones de madurez del bosque y que está

acompañado con mucha frecuencia por el fresno *Fraxinus excelsior*; de ahí el nombre fitosociológico de la asociación. A ellos se añaden *Acer campestre*, *A. pseudoplatanus* y *Tilia platyphyllos*, árboles que desempeñan por lo general un papel de bosque secundario y que sustituyen a los robles cuando hay alguna perturbación leve, como un claro en el bosque producido por una entresaca, una simple caída de un árbol o una tala que luego se deja recuperar. También se presentan cuando hay una situación sucesional previa a la de madurez del bosque (prebosque) o bien una posición periférica o de borde en la mancha forestal, proximidad a un camino, etc. En la versión con hayas de la serie este bosque mixto pasa a constituir la etapa madura en zonas de fuerte pendiente y sustrato inestable, siempre en áreas de calizas. Este bosque mixto potencial está formado por olmos (*Ulmus glabra*), a menudo dominantes, arces (*Acer campestre*, *A. pseudoplatanus*), fresnos, tilos y cerezos. Es notable la presencia del tejo (*Taxus baccata*) tanto en este bosque mixto como en el propio robledal con hayas. En algunas áreas del piedemonte septentrional de la sierra de Aralar se desarrolla una versión particular del bosque mixto, rico en alisos y *Acer pseudoplatanus*. El estrato de pequeños árboles está protagonizado por *Corylus avellana*, muy frecuente también en el bosque secundario, y que a menudo está acompañado por *Ilex aquifolium*, *Prunus avium* y *Acer campestre*. En las zonas de menor altitud, en contacto con los encinares cantábricos, son frecuentes *Laurus nobilis* y *Rosa sempervirens*.

El componente arbustivo es también rico y da lugar a una maraña inextricable y difícil de traspasar: *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Prunus spinosa*, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius*, *Ruscus aculeatus*, etc. El elemento escandente o lianoide está formado por *Hedera helix*, *Lonicera periclymenum*, *Tamus communis* y, en las zonas de menor altitud, también puede abundar *Smilax aspera*, mientras que entre los epífitos predominan *Polypodium vulgare* y *Viscum album*. La variante seca lleva mucho *Rhamnus alaternus* en el estrato arbustivo, y *Rubia peregrina* en el lianoide, junto con *Smilax aspera* en las zonas bajas.

El elemento herbáceo es el más numeroso y en él figuran muchas especies indicadoras de suelos ricos en bases: *Ajuga reptans*, *Arum italicum*, *Athyrium filix-femina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Dryopteris borrieri*, *Euphorbia amygdaloides*, *E. dulcis*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Hepatica nobilis*, *Hypericum androsaemum*, *Lamium galeobdolon*, *Lysimachia nemorum*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Polystichum setiferum*, *Potentilla sterilis*, *Pulmonaria longifolia*, *Ranunculus tuberosus*, *Stachys officinalis*, *Stellaria holostea*, *Symphytum tuberosum*, *Veronica chamaedrys*, *V. montana*, etc.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

Tras la desaparición del bosque, cosa que sucede casi siempre por causas antrópicas, se induce el proceso de la sucesión secundaria que es posible fraccionar en una serie de etapas correspondientes a otros tantos tipos de vegetación que se establecerán en el área potencial de la cabeza de serie, en este caso el robledal mesolítico. Estas etapas las podemos separar en los siguientes dos agrupamientos principales:

Arbustada de manto forestal. El borde natural del robledal mesolítico es un zarzal compuesto de rosales, espinos y endrinos principalmente. En la variante seca de la serie participa *Rhamnus alaternus*, e incluso enebros (*Juniperus communis*), *Rhamnus cathartica* y *Viburnum lantana*, en algunas áreas interiores. Esta vegetación cerrada y espinosa invade rápidamente el terreno tras la tala de este bosque. En el paisaje humanizado que presenciarnos, estos zarzales se disponen linealmente, al borde de caminos, carreteras y senderos, o bien formando setos vivos de separación de propiedades. Esto se debe al modelado humano que sufre y ha venido sufriendo la vegetación, de modo que el paisaje de la campiña, propio del modelo tradicional de explotación agraria, que destinaba esta vegetación para separar los predios o bordear vías de paso, causó tal disposición. La separación mediante setos vivos resultaba altamente eficaz por la alta protección que brindaba (espinosidad, altura) así como por su condición de elemento vivo (no se podía mover). En su evolución natural hacia el bosque, estos zarzales se suelen ir poblando de avellanos, fresnos, arces e incluso robles, experimentando un proceso de emboscamiento hacia una foresta secundaria lineal con un aspecto de setos con árboles en fila. El hombre también ha explotado estos setos arbolados mediante la extracción de leña para combustible o de varas y estacas para usos varios, de modo que estos árboles han sido intensamente podados y de ello hay numerosas señales en los que han sobrevivido. Estos setos arbolados han constituido asimismo un elemento complementario de notable valor en el sistema de acopio de recursos en la sociedad campesina tradicional.

Pastizales. Corresponden a la etapa que se instala tras la eliminación del zarzal de manto forestal. Esta eliminación ha podido tener lugar por medios varios, como son el desbroce y posterior siega o el fuego recurrente, que da lugar a un pastizal basto dominado por *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, que en los taludes más o menos sombríos y márgenes del bosque suele enriquecerse con plantas nitrófilas como el oregano (*Origanum vulgare*), *Agrimonia eupatoria*, *Centaurea debeauxii*, *Campanula glomerata*, *Sanguisorba minor*, *Satureja vulgaris*, etc. Este pasto

gramínico tiene poco valor porque las especies más abundantes de gramíneas no son muy palatables para el ganado (poco nutritivas y poco apetecibles). Además, la proporción de papilionáceas que aportan mayor cantidad de proteínas, que todo buen pasto ha de tener en relación con la biomasa total, es muy baja. Por ello, ya desde hace mucho tiempo, el hombre ha logrado transformar estos pastos bastos en otros más suculentos mediante un manejo particular. Éste ha consistido básicamente en obligar al ganado a pastar llevándolo a pacer en la parcela que se quiere transformar e incluso encerrándolo mediante cercas (redileo). Este pastado intensivo provocaba una mutilación reiterada de las partes aéreas de las plantas, un pisoteo fuerte y constante así como una intensa nitrificación por acumulación de excrementos. Tales condiciones resultan excesivas para las especies del pasto basto, pero no lo son para otras como *Crepis capillaris*, *Cynosurus cristatus*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*, *Linum bienne*, *Lolium perenne*, *Plantago lanceolata*, *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense* o *Trifolium repens*, que además son plantas mucho más palatables para los grandes herbívoros ungulados, como las vacas o los caballos. De este modo,

valiéndose de este tipo de manejo, el hombre inducía la transición hacia un pasto mucho más valioso en lo que se refiere a la alimentación del ganado. Estos pastos o prados, que pertenecen a la asociación *Lino bienne-Cynosuretum cristati*, permanecen verdes todo el año y experimentan un fuerte tirón de crecimiento durante la estación favorable, entre Abril y Octubre, por lo que son posibles una o dos cortas de hierba en este período, según sean las condiciones de cada lugar concreto, con objeto de transformarla en heno y almacenarlo para el invierno. Por ello, estos prados reciben el nombre de "prados de siega" y han sido, y son todavía, uno de los elementos paisajísticos más relevantes del territorio potencial del robledal mesoatlántico: el llamado "praderío atlántico".

En cuanto a los cultivos agrícolas, los hortícolas son los mejor adaptados al clima del País Vasco atlántico, caracterizado por su alta oceaneidad (elevados índices de humedad ambiental mantenidos casi todo el año y poca oscilación de temperaturas), así como por sus veranos bastante o muy lluviosos; los cultivos cerealistas de primavera suelen alcanzar escasa producción. Por ello, siempre han sido más exitosos los primeros que los segun-



Prado de siega



Prado de siega

dos, habiéndose adaptado también los cultivos de origen tropical, sobre todo americano, como el maíz, la patata, los pimientos, el tomate o las alubias, a medida que se fueron introduciendo desde el siglo XVI en adelante. Otro cultivo característico de estos terrenos es el de árboles frutales: perales, cerezos, ciruelos y, sobre todo, manzanos.

Como ya hemos mencionado, la intensa explotación del territorio de esta serie de vegetación por parte del hombre a lo largo de la historia, ha originado un paisaje característico que ha recibido el nombre de “campiña” o “campiña atlántica”. Se trata de un paisaje de alta calidad estética por su diversidad y compartimentación, así como por su verdor, en cuya gama de colores participan, con alta proporción, los verdes claros y brillantes de los prados de siega, muy relevantes estéticamente por su amenidad y por dar la impresión de “jugosidad”. Por supuesto que se trata de un paisaje de naturaleza y origen netamente “cultural”, con un componente artificial abrumadoramente mayoritario. Así, el paisaje de la campiña se conforma de fragmentos de piezas de labranza, en las que se practicaba una agricultura polivalente y cíclica, con predominio de los cultivos hortícolas, de man-

zanales y de prados de siega siempreverdes. Estas unidades básicas se reparten en fragmentos que se encajan formando un mosaico, el cual se enmarca a su vez en un reticulado de elementos lineales formados por setos, bosquedillos, caminos y líneas de agua. El conjunto constituye el complejo paisajístico que conocemos como “campiña”, todo ello salpicado por los innumerables caseríos en los que habitaba la dispersa población rural y en los que también se estabulaban las reses. Este paisaje, determinado en gran medida por una economía basada en la ganadería de vacuno y en los cultivos de verano (los de primavera eran anecdóticos y residuales), respondía a un modelo de explotación agropecuario con fines autárquicos, que lograba una razonable productividad en condiciones aceptables de sostenibilidad, surtiendo a la población con una diversidad de productos que reducía la necesidad del comerciar. Este paisaje de la campiña era otrora común en toda la Europa templada, pero en la actualidad se está volviendo cada vez más escaso a medida que los modelos autárquicos van desapareciendo barridos por el vendaval de la globalización y de las economías de escala. Es un paisaje diverso originado por un modelo de explotación sostenible en el tiempo (al

menos lo ha sido durante siglos) y que representa uno de los sistemas tradicionales que se ha practicado en la historia del territorio. Por su diversidad, por su calidad estética, por su valor etnográfico y por su carácter sostenible constituye un objetivo de protección.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

En cuanto al bosque potencial, poco se puede añadir a lo ya mencionado sobre los aprovechamientos forestales de otros tipos de bosque, tan sólo que como era uno de los que se hallaban más al alcance de los campesinos (caseríos, pueblos, aldeas), los rodales que no fueron eliminados para aprovechar su suelo en forma de agricultura o para hacer praderías, fueron explotados muy intensamente. Los aprovechamientos eran, como es de esperar, la obtención de leña para consumo doméstico principalmente, utilizando para ello el roble común pero también otras especies. La extracción de mantillo u hojarasca para la elaboración de fertilizantes orgánicos para los campos era otro uso de importancia. Otros aprovechamientos de menor importancia eran la eventual obtención de piezas grandes de madera para la construcción de edificios y, excepcionalmente, de barcos, la recolección de setas y frutos silvestres y la caza.

En lo referente a la recolección de frutos silvestres hay que destacar la de avellanas, pero también la de bellotas de roble que tenía lugar en otoño y que, en años vece-ros (de alta producción de bellota), podía llegar a tener bastante importancia. Las bellotas se usaban para alimentar a los cerdos, pero, en años malos, y bajo la presión de la hambruna, podían incluso dedicarse al consumo humano. En épocas prehistóricas o prerromanas, cuando el consumo de pan era más escaso, la harina de bellota tostada constituía un recurso alimenticio de bastante importancia en la población autóctona. También era frecuente la corta de ramas provistas de hojas verdes (ramón), a menudo de fresno, para alimentar el ganado en los veranos secos en los que había escasez de pasto fresco.

El conjunto de productos forestales que hemos mencionado era de gran valor para la población rural del entorno, aunque no participara apenas en los circuitos comerciales. Por el contrario, el carbón vegetal o las grandes piezas de madera para la construcción naval o de edificios sí tenían valor comercial y ello motivó numerosos conflictos de intereses que fueron el telón de fondo de no pocos avatares históricos del pasado.

Por lo demás, la producción tradicional se centraba en leche y carne de vacuno, maíz, patatas, productos hortícolas, frutas (manzanas y peras), avellanas, castañas y



muchos otros como resultado del sistema de policultivo y explotación con fines autárquicos. Actualmente, con excepción de los productos con alto valor añadido, el terreno se dedica en buena parte al praderío que ayuda a sustentar la cabaña de vacuno. Con todo, hay una fuerte tendencia a dedicar el terreno al cultivo maderero, principalmente con pino de Monterrey, en consonancia con la generalización de este tipo de explotación en el País Vasco atlántico.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

El bosque potencial de esta serie de vegetación es uno de los tipos de bosque más diversos del territorio pero también el que menor representación tiene en la actualidad, sin duda debido a que los suelos sobre los que se asienta son los más valiosos desde el punto de vista agrícola. Por eso su representación es meramente vestigial y ha sido necesaria una ardua labor de reconstrucción para poder saber cómo es en estado más o menos natural mediante un estudio integrador de los pequeños fragmentos supervivientes que trabajosamente se han ido hallando semiescondidos en los repliegues del terreno y que se han librado de ser arrasados por la explotación agropecuaria tradicional o por el forestalismo moderno. La conservación en primer término, y la restauración en segundo lugar, de estos robledales mesofíticos debe ser una de las prioridades de la política de conservación de la biodiversidad en el territorio del País Vasco atlántico, tanto por su alta diversidad, como por la rarefacción habida tras la reducción histórica causada por el intensivo aprovechamiento agropecuario. En su valor para la conservación hay que tener en cuenta que estos robledales pueden albergar flora de interés, como es el caso del carpe, *Carpinus betulus*, incluido en el Catálogo de Especies Amenazadas del País Vasco en la categoría de rara, y con una única población en la CAPV, en un robledal mesofítico en Guipúzcoa.

La conservación de los ejemplos de robledal mesofítico que aún quedan debe realizarse mediante un criterio, como regla general, no intervencionista, procurando que tenga lugar una perturbación mínima; en otras palabras, no tocar. Si se trata de hacer restauraciones, lo más conveniente es plantar los árboles jóvenes en unos cuantos grupos poco numerosos y separados entre sí de especies propias del bosque: robles, fresnos y arces de las especies indicadas (y siempre con ejemplares avalados por una certificación de origen que garantice que son originarios de poblaciones silvestres del entorno), para luego favorecer la consolidación de las plantaciones durante algunos años mediante labores de binado, des-

broce, etc. A partir de los cinco o seis años se debe pasar a una posición de intervencionismo mínimo o nulo si las plantaciones tienen un éxito razonable.

La conservación es compatible con algunos usos, siempre que se asegure la conservación de estos robledales mesofíticos con garantías para su biodiversidad y para su suelo. Estos usos son el cinegético, la recolección de setas y una moderada extracción de madera, tanto de leña menuda como de árboles de gran tamaño. En este último caso, la corta de grandes ejemplares debe afectar a unos pocos especímenes salteados en la masa (entresaca) y su saca, así como todas las demás operaciones silvícolas, deben hacerse evitando el uso de maquinaria pesada que produzca daños graves en el suelo y en las poblaciones de las otras plantas y animales presentes en el bosque.

En cuanto al paisaje, tal y como se ha mencionado, esta serie de vegetación da lugar a uno de los paisajes más emblemáticos de la Cornisa Cantábrica: la campiña, con sus prados de siega, sus setos, sus manzanales, sus caseríos, etc. La forma de explotación tradicional del territorio de esta serie ha sido el policultivo combinado con la ganadería estante. Ello condujo al establecimiento de un paisaje dominado por estos praderíos en el que se dispersaban los caseríos rodeados de huertas y campos de frutales. Abundantes elementos lineales conferían una alta conectividad al paisaje, como los setos vivos que limitaban las parcelas y flanqueaban los caminos, jalonados por numerosos árboles que proporcionaban leña y varas, así como los numerosos cursos de agua que atravesaban el terreno. Este paisaje de campiña, representante de un sistema sostenible de explotación, era predominante en el paisaje guipuzcoano y vizcaino y poseía una alta diversidad biológica y una alta calidad estética, mas actualmente se halla en franca regresión y en las zonas donde subsiste, presenta evidencias de la fuerte presión de la sociedad moderna, con una pérdida de numerosos elementos que tuvo tradicionalmente: los campos de cultivo se han reducido drásticamente hasta casi desaparecer en algunas comarcas, lo mismo se puede decir de los frutales, y los setos vivos han sido sustituidos por cercas de alambre, habiéndose perdido en su mayoría. Sin embargo, la mayor afección con repercusión para la biodiversidad es la que ha tenido lugar con los prados ya que han sido convertidos en cultivos de forrajeras. De la riqueza en especies de los prados de siega tradicionales, con 15 a 20 especies de plantas vasculares de media, se ha pasado a cultivos de *Lolium* y *Trifolium* con apenas tres o cuatro especies, las principales de ellas mejoradas genéticamente para su mayor productividad.

La construcción de caminos asfaltados sin respetar los setos vivos, la urbanización extensiva (casitización), el

abandono de la agricultura tradicional y la tecnificación de la que queda y la transformación de los prados en cultivos de forrajeras son las principales afecciones que sufre este paisaje de campiña, tan emblemático y diverso; la conservación de algunas zonas en las condiciones que estuvieron vigentes durante siglos debe constituir uno de los objetivos de una política de conservación.

La entrada de especies invasoras facilitada por las perturbaciones antrópicas, sobre todo por los movimientos de tierra, supone un problema añadido de esta serie y del resto de series atlánticas; sirva como ejemplo el caso de la hierba de la pampa, *Cortaderia selloana*, que ha adquirido gran preponderancia en las áreas más antropizadas de las comarcas costeras.

8. SERIE NAVARRO-ALAVESA TEMPORIHIGRÓFILA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PEDUNCULADOS (*Crataego laevigatae-Quercus roboris sigmetum*)

[Serie temporihiográfica y climatofila, navarro-alavesa y cántabra meridional, mesotemplada subhúmedo-húmeda euoceánica, mesofítica, neutrófila y neutro-basófila, de los bosques de *Quercus robur* con *Crataegus laevigata*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Este serie de vegetación se halla ocupando llanadas y vaguadas en el territorio de los distritos Navarro-Alavés y Cantabro Meridional, desde la plana de Burguete y la Cuenca de Pamplona hasta la llanada de Reinosa. Ello incluye zonas importantes en Espinosa de los Monteros, Izarra, Murgía, Llanada de Álava, Sakana, Lekunberri y Ulzama. En otros lugares donde las condiciones biogeográficas y la topografía son menos favorables, esta serie tiene menor cabida, si bien dentro del distrito Navarro-Alavés siempre puede reconocerse ocupando pequeñas extensiones en vaguadas y arrellanamientos del terreno, como sucede en el piedemonte septentrional de la Sierra de Cantabria, en las inmediaciones de Peñacerrada, Pipaón o Lagrán.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La serie temporihiográfica navarro-alavesa de los robledales es típicamente una serie de llanada. Esto quiere decir que sólo en algunas ocasiones admite una inclinación del suelo que asegure un drenaje eficiente del agua. Por eso, en los suelos de esta serie hay, con harta frecuencia, fenómenos temporales de hidromorfía, los cuales suelen además estar fomentados por la textura arcillosa o franco-arcillosa que tienen (temporihiográfica). Por otro lado, la disponibilidad de nutrientes es alta, siendo una de las series más fértiles del territorio, junto con la

del *Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris sigmetum*, de la que puede considerarse vicaria en los territorios navarro-alaveses. La abundancia de nutrientes básicos determina una condición neutra o moderadamente básica de los suelos (neutrófila y neutro-basófila).

Las condiciones climáticas son las que determinan las diferencias con su vicaria septentrional, ya que el distrito Navarro-Alavés es más continental, más mediterráneo y más frío que los dos distritos septentrionales (Santanderino-Vizcaino y Vascónico Oriental). En términos de tipología bioclimática, es una serie mesotemplada subhúmedo-húmeda y euoceánica (no hiperoceánica), hallándose frecuentemente bajo condiciones submediterráneas. Estas circunstancias determinan la ausencia de ciertas especies de afinidad térmica u oceánica y la presencia de plantas de cierta tendencia submediterránea y continental, como *Crataegus laevigata*, *Rhamnus cathartica*, *Viburnum lantana* o *Viburnum opulus*.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El bosque potencial, de la asociación navarro-alavesa y cántabra meridional *Crataego laevigatae-Quercetum roboris*, está coronado en su estrato arbóreo por el roble pedunculado o *Quercus robur*, que a veces presenta alguna introgresión con quejigos (*Quercus faginea*) o robles pelosos (*Quercus pubescens*). Este dosel de copas está formado casi en exclusiva por esta especie, aunque no faltan algunos pies de arces (*Acer campestre*), fresnos (*Fraxinus excelsior*) o incluso algún haya (*Fagus sylvatica*) que enriquezcan el elenco de árboles.

El estrato arbustivo es, por el contrario, intrincado y rico en especies, haciendo este bosque difícilmente penetrable: *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Ilex aquifolium*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus avium*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *Rubus* sp., *Viburnum lantana*, *Viburnum opulus*, etc. componen este elemento. Al igual que su congénere de robledal-fresneda de la vertiente atlántica, la hiedra (*Hedera helix*) muestra una alta presencia y un fuerte desarrollo, trepando ostensiblemente por muchos de los troncos. También *Lonicera periclymenum* y *Tamus communis* se pueden sumar a este elemento escandente.

El estrato herbáceo es también numeroso y bastante denso, de manera que hay momentos en el año en los que las plantas de este conjunto cubren buena parte de la superficie del suelo, mostrando una notable biomasa. *Ajuga reptans*, *Allium ursinum*, *Athyrium filix-femina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Euphorbia amygdaloides*, *Euphorbia dulcis*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Iris foetidissima*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*,

Milium effusum, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Polystichum setiferum*, *Pulmonaria longifolia*, *Ranunculus tuberosus*, *Stellaria holostea*, *Symphytum tuberosum*, *Viola gr. sylvestris*, etc. son las especies más frecuentes en este elemento herbáceo.

En algunos lugares donde los suelos presentan una mayor hidromorfía, generalmente en depresiones y las bandas de contacto con las fresnedas y alisedas riparias, el bosque de robles se enriquece con algunas plantas que caracterizan éstas últimas, como son *Carex remota*, *Deschampsia cespitosa* o *Solanum dulcamara*. La topografía ondulada que ocupa esta serie de vegetación hace que las vaguadas estén ocupadas por esta variante, mientras que los altos lo estén por las variantes más xerófilas, en las que suelen hallarse los híbridos del roble pedunculado con *Quercus faginea* y *Q. pubescens*, *Sorbus torminalis* y otras plantas de matiz más claramente submediterráneo.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El manto forestal de este bosque aparece nítidamente dibujado en una formación en la que dominan de una manera clara los espinos del género *Crataegus*, *C. monogyna* y *C. laevigata*, y que recibe el nombre de *Rhamno catharticae-Crataegetum laevigatae*. Este espinar puede adoptar una disposición lineal como sucede en las situaciones en las que orla al bosque potencial, o bien presentarse de manera dispersa, con los arbustos más o menos separados, en una formación abierta que se entremezcla con otras. Esto último sucede casi siempre en un contexto ganadero, donde la actividad pecuaria es intensa y antigua.

La eliminación de la vegetación leñosa conduce al establecimiento de diferentes unidades según sea el tratamiento o dedicación del terreno por parte del hombre. Si es el fuego o la tala el agente eliminador; inmediatamente detrás se instala un pasto dominado por *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, en el que a veces se presenta un endemismo notable: *Endressia castellana*. En las vaguadas algo más húmedas se desarrollan prados-juncuales con los juncos *Juncus subnodulosus* y *Scirpoides holoschoenus*, junto con especies higrófilas como *Deschampsia cespitosa*, *Genista tinctoria*, *Molinia caerulea*, *Odontites vernus*, *Sanguisorba officinalis* y *Succisa pratensis*. El pastoreo de esta vegetación herbácea conduce indefectiblemente al establecimiento de prados de siega, que se suelen segar una sola vez al año y que se incluyen claramente en la asociación *Lino biennis-Cynosuretum cristati*. Ello hace que buena parte de los territorios de esta serie hayan sido tradicionalmente utilizados para la ganadería de vacuno mediante la explotación de estos pastizales.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Como ya se ha indicado, el actual uso ganadero para vacuno se hace mediante la explotación de los prados de *Lino biennis-Cynosuretum cristati*, predominantes en el área de esta serie. Ello implica que el ganado mayor paze sobre el terreno durante un tiempo al año, alternando con otros períodos en los que se retiran los animales para dejar crecer la hierba, para luego segarla con objeto de obtener heno para el invierno. Este tipo de práctica, totalmente generalizada en la vertiente atlántica, era, sin embargo menos extendida en las zonas propias de esta serie de vegetación en otros tiempos no muy lejanos. En muchas de las parcelas se renunciaba a dejar pacer el ganado y sólo se estercolaba el prado, dedicándose éste únicamente a producir hierba para henificar. Este sistema obligaba a dedicar parcelas a ser únicamente pastadas durante toda la estación productiva y otras parcelas únicamente a producir hierba para el invierno, de modo que se originaban dos tipos de parcelas. Las pastadas, que lo eran intensamente porque alimentaban al ganado en verano, y las que no se podían pastar porque eran las encargadas de alimentar el ganado en invierno. Las primeras se constituían en una comunidad vegetal que había de soportar el pisoteo y un intenso pastoreo; es el caso de *Lino biennis-Cynosuretum cristati*. En las segundas se instalaba un tipo de comunidad no muy diferente pero en la que había algunas plantas que no soportaban el pisoteo: la asociación *Malvo moschatae-Arrhenatheretum bulbosi*. Este modelo de explotación ha desaparecido en la actualidad, pero lo hemos podido estudiar de otras comarcas cercanas en las que aún está vigente, como es la de Espinosa de los Monteros. Su desaparición es seguramente debida a causas económicas que han influido en el sistema de explotación de las comarcas de la Llanada de Álava y alledañas, de modo que se ha perdido un tipo de comunidad que otrora debió de ser relativamente frecuente en la CAPV.

Otra utilización importante del territorio de esta serie de vegetación es la agricultura, con cultivos tales como la patata, los cereales (trigo), la colza, cultivos forrajeros y otros. La excepcional calidad de los suelos asegura una productividad alta, por lo que el valor agrícola de esta serie es el mayor de las existentes en la CAPV.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

El bosque potencial de esta serie, del que quedan unos cuantos ejemplos en aceptable estado de conservación, es reservorio de una alta diversidad de especies vegeta-

les. Entre ellas, hay algunas como *Crataegus laevigata*, planta común en la Europa templada, pero que, en la Península Ibérica, sólo se encuentra en el seno de esta serie de vegetación y en el distrito Navarro-Alavés. Ello es un ejemplo de poblaciones en límite de área en una especie de amplia distribución. Otro ejemplo es *Carex strigosa*, especie de amplia distribución europea y asiática occidental, que presenta en un robledal de esta serie su única población alavesa de las cuatro que se conocen en la CAPV, donde está incluida como "vulnerable" en la Lista Roja de la Flora Vasculosa. La conservación de estos fragmentos de bosque es una prioridad en el ámbito de la Llanada de Álava y las otras zonas donde se encuentra. En la comarca de Peñacerrada, por ejemplo, sobrevive a duras penas en un robledal una de las dos únicas poblaciones en la CAPV de *Geum rivale*, especie también incluida en la citada Lista Roja, en la categoría de "en peligro de extinción".

El espacio de esta serie de vegetación ha sido beneficiado tradicionalmente mediante la explotación ganadera, dando lugar al paisaje de campiña, con prados, setos y bosquesillos, de alto valor estético y biológico. Es importante tomar medidas para preservar zonas con este paisaje tradicional.

9. SERIE NAVARRO-ALAVESA Y CÁNTABRA MERIDIONAL DE LOS BOSQUES DE QUEJIGOS IBÉRICOS (*Pulmonario longifoliae-Quercus fagineae sigmetum*)

[Serie climatofila, navarro-alavesa y cántabra meridional, mesotemplada subhúmedo-húmeda, submediterránea, neutro-basófila, de los bosques de *Quercus faginea* con *Pulmonaria longifolia*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Como resultado de su afinidad al clima templado submediterráneo, la distribución de esta serie de vegetación abarca los distritos Navarro-Alavés y Cantábria Meridional, ambos dentro del sector Cántabro-Vascónico. Dentro de este sector, no obstante, representa una influencia ibérica que se confronta a la homóloga centroeuropea representada por la serie del roble peloso, profusamente representada en la Navarra Media y que penetra por algunos extremos orientales de la CAPV. A tenor de esta distribución biogeográfica, su mayor extensión en la CAPV se alcanza en Álava, particularmente en los relieves y bordes de la Llanada y las montañas de transición. Las comarcas de Ayala y el enclave de Orduña (así como el adyacente Valle de Mena) también acogen amplios territorios de esta serie, que halla en estas comarcas de la vertiente norte su repre-

sentación más oceánica. Así, en Vizcaya, los únicos territorios que albergan esta serie son los del enclave de Orduña mientras que en Guipúzcoa su presencia es meramente vestigial pues los enclaves xéricos están ocupados por la serie del roble peloso.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Si atendemos a sus requerimientos edáficos, la serie del quejigar cántabro-vascónico se define como basófila o neutro-basófila, lo que significa que vive casi siempre sobre sustratos ricos en bases, como calizas o, sobre todo, margas, aunque el intervalo de pH del suelo oscile de los valores neutros hasta los más netamente básicos. Además, es una serie climatofila, que no soporta la hidromorfía, por lo que topográficamente evita las situaciones de fondo de valle en las que se acumula el agua en el suelo y se origina un ambiente anóxico que da lugar a un horizonte de reducción. Es, por tanto una serie eminentemente de ladera o, todo lo más, de piedemonte, que ocupa suelos en pendiente más o menos pronunciada, bien estructurados y aireados, en los que las arcillas pueden representar una notable proporción de la fracción mineral.

En lo referente a sus afinidades climáticas, se trata de una serie que prácticamente es indicadora de un carácter submediterráneo, es decir, aquel que, dentro de un clima templado, muestra una cierta influencia mediterránea a través de un verano en el que hay un mes en el que se registra déficit hídrico. En cuanto al termotipo, la serie del quejigar es principalmente mesotemplada, aunque puede ascender al supratemplado si las precipitaciones no son demasiado abundantes. El supratemplado es un piso más frío y generalmente más lluvioso, lo que hace que esté ocupado mayoritariamente por las series de los hayedos. En consecuencia, la mayoría de los quejigares cántabro-vascónicos que nos encontramos se hallan en el mesotemplado; para subir al supratemplado hace falta un incremento en la sequedad climática, lo que se logra en las comarcas o laderas que estén en sombra de lluvias.

Variabilidad

La variabilidad de esta serie de vegetación se puede expresar en al menos tres subtipos o facies. La versión normal de la serie, la más extendida y abundante, es la que se extiende por la Llanada y Montaña Alavesas, en altitudes generalmente entre los 400 y los 700 m en territorios de la vertiente del Ebro y bajo clima templado submediterráneo.

En las comarcas de Ayala y el enclave de Orduña (al igual que en el vecino Valle de Mena), esta serie de los quejigares está ampliamente representada y alcanza

cotas muy bajas, de hasta 200 m de altitud, en vertiente atlántica. Estas condiciones mucho más oceánicas y térmicas dan lugar a que aparezcan, tanto en el bosque como en su manto forestal, plantas de carácter mediterráneo termófilo como *Smilax aspera*, *Rosa sempervirens* o *Viburnum tinus*.

En las transiciones hacia el ámbito biogeográfico mediterráneo, particularmente evidentes en algunas zonas como la Llanada o Kuartango, esta serie de los quejigares cantábricos va sufriendo unas condiciones más xéricas, las cuales se traducen en la aparición de carrascas y de zonas con suelos erosionados sobre margas, donde se instalan fragmentos de comunidades abiertas de pastizal con tomillos. Esta faciación representa la transición hacia la serie de los quejigares castellano-cantábricos.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El quejigar cántabro-vascónico (*Pulmonario longifoliae-Quercetum fagineae*) es un bosque de estructura compleja, con varios estratos subarbóreos bien desarrollados y formados por numerosas especies. En consecuencia, la diversidad vegetal es alta, tanto en el nivel de su organización espacial como en el de la riqueza en especies. El arbolado del estrato superior está formado por el quejigo casi exclusivamente, el cual a veces también tolera algún que otro árbol entre su masa: roble común, encina,

haya, fresno o algún arce son las especies toleradas. Por debajo de este dosel superior suele haber un segundo estrato arbóreo que tiene una menor densidad y que está formado por arces, quejigos pequeños, avellanos y fresnos. Este conjunto se confunde a veces con el primero, formando un continuo sin solución de continuidad, de modo que contribuye sustancialmente a determinar las condiciones lumínicas dentro del bosque. En cualquier caso, a causa de la propia arquitectura del quejigo, la densidad del dosel de copas no es muy alta aunque su estructura sí es intrincada. Además, el follaje de la cubierta superior del bosque es atravesado por la luz con más facilidad que en otros tipos de bosque, de modo que el sotobosque del quejigar está particularmente iluminado en su interior; permitiendo con ello el desarrollo profuso de los estratos subarbóreos. En otro orden de cosas, el quejigo es un árbol de hoja marcescente, es decir que se marchita en otoño, pero que aun seca y no funcional, tiene una tendencia a permanecer en las ramas durante largo tiempo antes de la senescencia, a veces casi hasta la primavera siguiente. La marcescencia en las hojas parece una reminiscencia de un follaje perenne propio de las fagáceas primitivas y es un rasgo bastante extendido en las quercíneas de climas con tendencia submediterránea. A pesar de ello, la sombra invernal que se proyecta sobre el suelo del quejigar es poco intensa, muy parecida a la de un bosque caducifolio típico.



Carrascal-quejigar en los montes de Vitoria

El estrato arbustivo consta de una serie de arbustos, en gran parte espinosos, como zarzas, espinos, rosales y endrinos, que junto con otras especies conforman una auténtica maraña que rellena el sotobosque y lo hace impenetrable a la vez que diverso. Muchos de estos arbustos tienen su óptimo en el borde exterior del bosque, donde forman un denso manto forestal prácticamente intraspasable. En su conjunto, el arbolado y los arbustos dan lugar a una espesura y enmarañamiento máximos en el contexto de los bosques del País Vasco, totalmente contrapuesta a la limpieza de los hayedos.

El estrato más bajo formado por plantas vasculares es el herbáceo, que también es conspicuo y diverso y está formado por numerosas hierbas y algunos helechos. A causa de la espesura del sotobosque, este estrato herbáceo suele presentar poca biomasa y cobertura; sólo allá donde aquél se aclara puede llegar a formar un herbazal de mayor cobertura.

El quejigo (*Quercus faginea* subsp. *faginea*) es una especie de clara afinidad submediterránea y endémica de la Península Ibérica que alcanza el País Vasco en las comarcas donde el clima templado mayoritario se mediterraneiza en mayor o menor medida. Además del quejigo, hay otros árboles participantes: arces (*Acer campestre*, *Acer monspessulanum*), fresnos (*Fraxinus excelsior*), avellanos (*Corylus avellana*), acebos (*Ilex aquifolium*), alguna que otra haya (*Fagus sylvatica*) en las zonas más altas en contacto con los hayedos, alguna encina o carrasca (*Quercus ilex*, *Q. rotundifolia*) o algún roble común (*Quercus robur*); con este último el quejigo forma híbridos de los que hay numerosos ejemplos sobre todo en los bosques alaveses. Los arbustos son numerosos y destacan *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera etrusca*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *R. canina*, *Rubus ulmifolius*, *Viburnum lantana*, etc. Las lianas también alcanzan un desarrollo notable y entre ellas están la hiedra (*Hedera helix*), el clemátide (*Clematis vitalba*), la madreelva (*Lonicera periclymenum*), la rubia (*Rubia peregrina*), o la nueza (*Tamus communis*). Las plantas herbáceas más frecuentes son *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestris*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex flacca*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helleborus foetidus*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus linifolius*, *Melittis melissophyllum*, *Pteridium aquilinum*, *Pulmonaria longifolia*, *Ranunculus tuberosus*, *Stachys officinalis*, etc. En definitiva, se trata de un bosque muy diverso, con gran riqueza de especies y una relativamente equitativa abundancia de las mismas, siendo frecuentes además, las leñosas. Es revelador señalar que la mayoría de estas especies son propias de los bosques de suelos ricos en bases de la región de clima templado en Europa, si bien algunas de ellas, como el propio quejigo, *Helleborus foetidus*, *Lonicera*

etrusca, *Melittis melissophyllum* o *Viburnum lantana* tienen además un marcado matiz submediterráneo y son características de los bosques caducifolios de las regiones europeas afines a esta variante climática. Como indicadores adicionales de este matiz submediterráneo, se constata que no son raras especies mediterráneas de amplia distribución como *Rubia peregrina* y *Ruscus aculeatus*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La eliminación del bosque por tala, incendio u otra causa acarrea su sustitución por una primera etapa serial que consiste en una arbustada densa formada, en gran parte, por las mismas especies del sotobosque leñoso del quejigar, es decir los rosales, espinos, zarzas, etc. (*Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Rosa* sp. pl., *Rubus* sp. pl., *Viburnum lantana*, etc.). Muchas de ellas son plantas espinosas que hacen que esta vegetación sea prácticamente impenetrable. Esta arbustada, además de ser la primera etapa sucesional tras la desaparición del bosque, es también su manto de borde u orla arbustiva, cuya espinosidad le confiere una propiedad de barrera inexpugnable frente a los grandes animales que osen intentar penetrar en el bosque. Además, la mayoría de las especies que lo forman tienen semillas o frutos carnosos endozoócoros, es decir, adaptados a ser dispersados por animales, principalmente aves, mediante su ingesta. Ello hace que esta vegetación sea importante en la dieta de dichos animales porque aporta una fracción significativa de su alimentación en el período entre finales de verano y el otoño.

Un régimen de perturbaciones más severo, con fuego repetido o sobrepastoreo, causa una degradación que induce la instalación de una vegetación de matorral de brezos con otabereras en el que entran diversas gramíneas. Entre las especies de esta vegetación destacan *Avenula pratensis* subsp. *vasconica*, *Carex flacca*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Erica vagans*, *Genista occidentalis*, *Helictotrichon cantabricum*, etc. Cuando se llega a esta etapa, los suelos suelen haber sido degradados en mayor o menor medida por la erosión con pérdida de sus horizontes más superficiales y con mayor contenido orgánico. Estos otaberales (otabera es el nombre vasco de *Genista occidentalis*) con brezo (*Erica vagans*) y abundantes gramíneas, se pueden apreciar en todo el ámbito de la serie de los quejigares cantábricos, baste que haya habido una degradación edáfica. En algunos lugares, como en las laderas más inclinadas de las montañas como la Sierra Salvada o los Montes de Vitoria, sobre sustrato margoso, la erosión natural causada por la gravedad es tan intensa que compensa la formación de suelo, alcanzándose un equilibrio dinámico que perpetúa la supervivencia de estos otabe-



Matorral con *Genista occidentalis*

rales como vegetación permanente. En estos casos, la pendiente y la naturaleza deleznable del sustrato rocoso impiden que haya una progresión hacia un suelo más maduro, congelando la sucesión hacia etapas más evolucionadas de la serie de vegetación; ello parece la causa de que la recuperación del quejigar se vea imposibilitada o sea extremadamente lenta.

Las etapas herbáceas representan una versión simplificada del otoberal y muestran una clara dominancia de gramíneas duras (lastones) que pueden llegar a constituir formaciones cerradas de notable porte y densidad. Las dominantes suelen ser *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre* y *Helictotrichon cantabricum*, que se adaptan bien a un régimen de perturbación más severo dominado por el fuego y la presión ganadera.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Al igual que los demás tipos de bosque del País Vasco, el quejigar cantábrico tiene una historia de aprovechamiento maderero para leña, carbón vegetal, construcción de casas y edificios e incluso construcción naval. Además estaban los otros productos forestales, que, en el caso

del quejigar, no han sido de mayor importancia; tal vez la recolección de setas y de frutos silvestres ha sido y es en la actualidad, el aprovechamiento no maderero más importante que se realiza. Como detalle diferenciador, se puede indicar que el quejigo es un árbol que tiene abundantes agallas, es decir, tumoraciones esféricas del tamaño de una nuez provistas de pequeños picos en su superficie, que se producen por la picadura e inmediata puesta de sus huevos que hace un insecto (del género *Cynips*, de los cinípedos) en los brotes jóvenes del árbol. Las sustancias contenidas en la picadura provocan la reacción de la planta que recubre la puesta con los tejidos acorchados que se desarrollan en la tumoración, protegiendo de esta forma los huevos del insecto. Las agallas son ricas en taninos y han sido utilizadas como astringentes y, sobre todo, como curtientes y materia prima para tinta y colorantes. El nombre castellano del árbol, quejigo, deriva del término latino *cecidium*, que hace referencia a las agallas de esta especie. Las bellotas, al igual que en otras quercíneas, se han usado también como alimento del ganado a pesar de su menor tamaño.

El territorio de esta serie tradicionalmente ha tenido un uso tanto ganadero como agrícola, a menudo cerealista

(trigo) o de cultivo de forrajeras (alfalfa, pipirigallo) o de patatas. La ganadería ha sido en general extensiva y dedicada a la oveja o a los equinos. Los espinares del manto forestal, aparentemente por las favorables condiciones del suelo y del bioclima, son ricos en espino negro (*Prunus spinosa*), que parece estar en una situación óptima con poblaciones numerosas que florecen y forman fruto en abundancia. Ello ha propiciado que, tradicionalmente y en la actualidad, el territorio de esta serie haya sido utilizado para la recolección de endrinos para hacer patxarán.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Los quejigares cantábricos de esta serie de vegetación representan el extremo más septentrional de todos los bosques ibéricos de *Quercus faginea*. Los ejemplos que se conservan en la CAPV tienen, en general, un aceptable estado de conservación y la diversidad que albergan es alta, como ya hemos visto. Por estas circunstancias, estos quejigares tienen una singularidad notable y su valor se ve reforzado.

En los territorios donde esta serie de vegetación está presente, el quejigar es el bosque potencial natural de los tramos bajos de muchas laderas que con frecuencia están desprovistas de bosque y, por ello, se hallan expuestas a una mayor acción erosiva por parte de los elementos; ello se potencia con una pendiente pronunciada y con la baja solidez que tiene la roca margosa, que la hace muy erosionable (roca deleznable). Favorecer la expansión del quejigar por dichas laderas, en pos de la ocupación de su área potencial natural, es una acción óptima en la lucha contra la erosión. Ello, naturalmente, mediante la utilización de técnicas y procedimientos poco agresivos, de modo que ellos mismos causaran una mínima erosión, y por supuesto utilizando planta procedente de simiente de poblaciones locales de quejigo.

10. SERIE PIRENAICA OCCIDENTAL Y NAVARRO-ALAVESA DE LOS BOSQUES DE ROBLES PUBESCENTES (*Roso arvensis-Quercus pubescentis sigmetum*)

[Serie climatófila, pirenaica occidental y navarro-alavesa, meso-supratemplada subhúmedo-húmeda, submediterránea, neutrófila, calcícola y silicóade, de los bosques de *Quercus pubescens* con *Rosa arvensis*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie de vegetación se distribuye por la Navarra Media y el Pirineo Navarro, donde abarca una amplia franja en las medianías y zonas bajas de los valles. En este

sentido es una serie característica de los distritos Pirenaico Occidental Navarro y Navarro-Alavés (parte oriental). En la CAPV aparece sólo en localidades orientales de Álava, tanto en la Llanada por penetración de la Sakana (Egino), como por el valle del Ega (Sta. Cruz de Campezo, Antoñana). En Guipúzcoa, dentro del distrito Vascónico Oriental, se puede reconocer en algunas localidades como serie edafoixerófila de ladera rocosa o de crestón calizo, habiendo constancia de ella en ciertas zonas rocosas calizas como el Monte Anduz (Deba), Aranzazu (Oinati), Aralar (Amezqueta, Oresa, Zaldibia, Aia-Ataun) o Aizarna; incluso se ha reconocido una representación de ella en Galdames. Biogeográficamente, la presencia de esta serie de vegetación en la CAPV representa la influencia de lo pirenaico y de lo centroeu-ropeo submediterráneo que alcanza algunas comarcas orientales del territorio.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Es una serie fundamentalmente basófila, que vive sobre sustratos ricos en bases, muy a menudo calizas o margas, por lo que le cuadra la adjetivación de calcícola. En ocasiones, cuando está sobre margas arenosas, puede haber una cierta descarbonatación y volverse el suelo neutro o ligeramente ácido, en cuyo caso pueden aparecer algunas plantas indicadoras. En lo concerniente a los requerimientos climáticos, esta serie puede presentarse en los termotipos meso y supratemplado y en los ombrotipos de húmedo a subhúmedo, siempre bajo condiciones de sequedad estival durante al menos un mes (submediterráneas) en los territorios en los que esta serie desempeña el papel de climatófila. En las zonas donde no es climatófila sino edafoixerófila, como es el caso de los enclaves que se conocen del noroeste de Navarra (cuenca del Bidasoa y Urumea) y de Guipúzcoa las condiciones climáticas reinantes son mucho más lluviosas y oceánicas, entre los ombrotipos húmedo superior e hiperhúmedo. Hay que hacer notar que en los distritos Santanderino-Vizcaino y Vascónico Oriental las situaciones edafoixerófilas son ocupadas generalmente por la serie de los encinares cantábricos, sin embargo, en los territorios más lluviosos del Vascónico Oriental de Guipúzcoa nos encontramos con esta serie de los robledales pubescentes en su lugar, si bien a menudo en mosaico con la serie del encinar, que ocupa las calizas más masivas.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El bosque potencial dentro de esta serie de vegetación se tipifica en la asociación *Roso arvensis-Quercetum pubescentis*. Como corresponde a los bosques cuyo

óptimo está en el clima templado submediterráneo, presenta una estructura compleja con un notable desarrollo de los estratos subarbóreos. El dosel de las copas de los árboles es menos denso que en los hayedos y algo más que el de los quejigares, estando formado por el roble peloso (*Quercus pubescens*), que es el árbol principal; además de él están *Acer campestre*, *Acer monspessulanum* y *Fraxinus excelsior* en menor medida. También pueden participar robles comunes (*Quercus robur*) y el híbrido de ambos (*Quercus x kernerii*).

El estrato arbustivo es bastante denso a causa de la relativamente alta luminosidad que hay en el sotobosque así como de la abundancia de nutrientes en el suelo. Además está formado por un conjunto de especies bastante numeroso: *Amelanchier ovalis*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus communis*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus alaternus*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa squarrosa*, *Rubus ulmifolius*, *Viburnum lantana* y otros, son las especies más frecuentes.

El componente lianoide también está bastante desarrollado, con una representación abundante de especies como *Hedera helix*, *Lonicera periclymenum*, *Rubia peregrina* y *Tamus communis*.

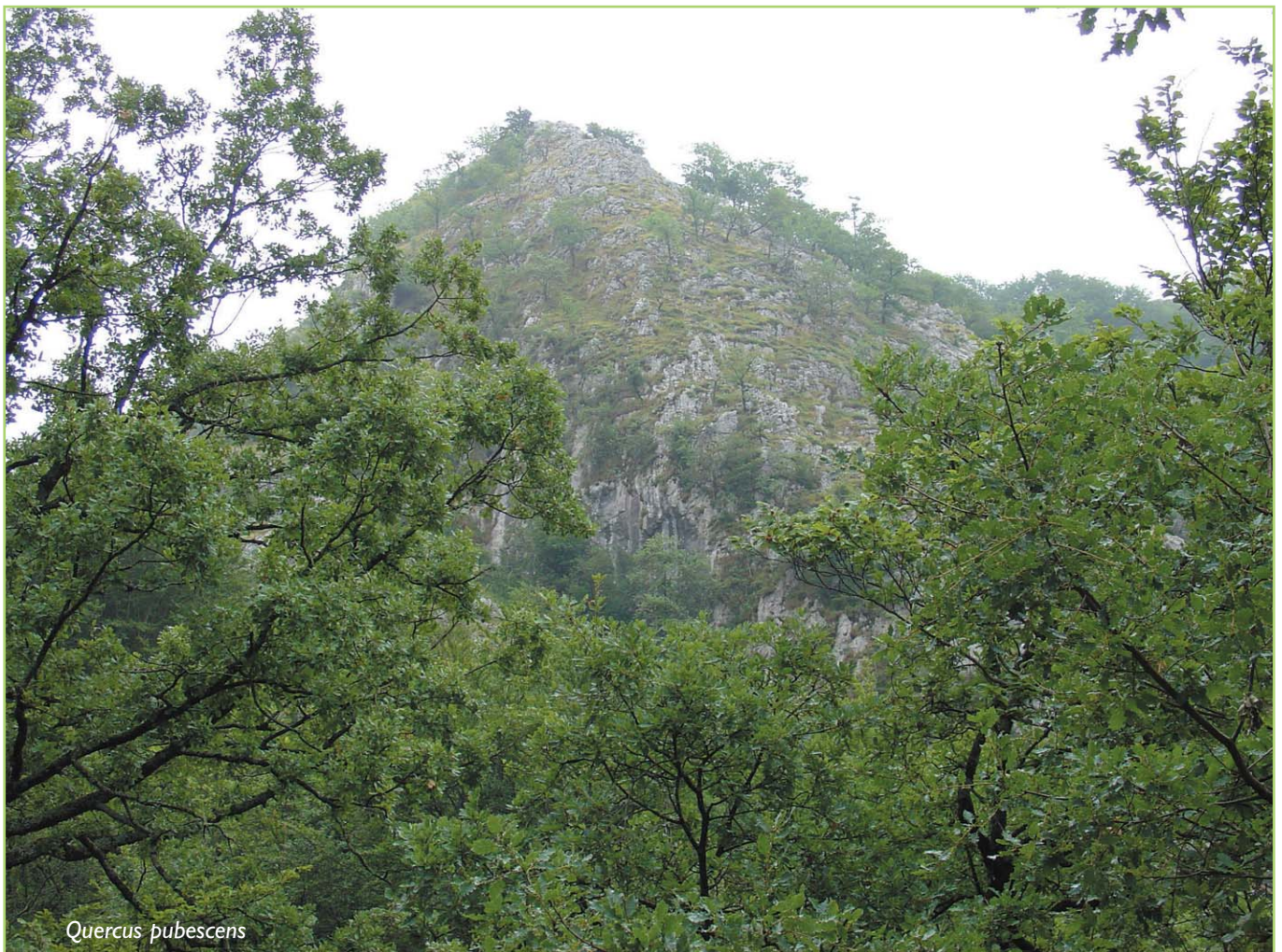
Al igual que los otros estratos, el herbáceo presenta un notable desarrollo con la participación de numerosas especies como *Arum italicum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex flacca*, *Cruciata glabra*, *Euphorbia dulcis*, *Fragaria vesca*, *Hepatica nobilis*, *Iris foetidissima*, *Lathyrus linifolius*, *Pulmonaria longifolia*, *Potentilla sterilis*, *Primula veris* subsp. *columnae*, *Stachys officinalis*, *Stellaria holostea*, *Vicia sepium*, *Viola alba*, etc.

Inevitablemente, siempre aparecen algunos representantes de los matorrales de sustitución que circundan estos bosques siempre alterados por el hombre en alguna medida, como son *Erica vagans* o *Genista occidentalis*.

Variabilidad

La variante más extendida de esta serie de vegetación es la que se halla en el distrito Navarro-Alavés, que es climatófila y ocupa tanto margas como calizas. En ella, tanto el bosque potencial como las primeras etapas de sustitución suelen presentar *Crataegus laevigata* y, en ocasiones también *Buxus sempervirens*, ausentes fuera de este ámbito.

Por el contrario, en las localidades guipuzcoanas (distrito Vascónico Oriental) donde esta serie es edafoxerófila,



Quercus pubescens

no aparecen las especies antedichas y en su lugar están, con cierta frecuencia, la encina (*Quercus ilex*) y el brusco (*Ruscus aculeatus*), especies que se revelan buenas indicadoras para esta variante.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La etapa de manto forestal es un espinar con abundantes rosales silvestres, zarzas y otros arbustos espinosos que se encuadra en el orden *Prunetalia spinosae*, en unas comunidades encuadrables en la asociación *Rhamno catharticae-Crataegetum laevigatae*. Esta vegetación es muy rica en especies arbustivas de frutos carnosos que alimentan una numerosa comunidad de aves en otoño.

Este manto, al degradarse por incendio y pastoreo, es sustituido por un matorral formado por otabras y brezos, en el que participan abundantes gramíneas (prado-brezal o prado-landa), que corresponde a la asociación *Teucrio pyrenaici-Genistetum occidentalis*. En cuanto al pastizal que se desarrolla por un uso ganadero extensivo, son frecuentes las formaciones de *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* y *Helictotrichon cantabricum* (*Helictotricho cantabrici-Seslerietum hispanicae*), sobre todo en las zonas más pendientes.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Aparte de los usos forestales que tradicionalmente han tenido lugar en los bosques de esta serie, podemos contar con los usos pecuarios a cargo de ganado lanar en el ámbito navarro-alavés. En el distrito Vascónico Oriental (Guipúzcoa), donde esta serie se presenta en una versión o faciación edafoixerófila, la dedicación ganadera ha sido muy liviana a causa de la poca productividad del biotopo si bien, en mayor o menos medida, ha habido una explotación a base de cabras, la cual actualmente se halla en casi total abandono. Por demás, esta serie en su versión típica navarro-alavesa es dedicada en gran parte a la agricultura cerealista, forrajera o al cultivo de patatas. Esto sucede en los terrenos margosos blandos donde la pendiente no es muy pronunciada y la labranza es posible.

La etapa de manto espinoso ha sido tradicionalmente explotada por las comunidades de vertebrados consumidores de frutos carnosos, principalmente aves, que luego han constituido un notable recurso cinegético, intensamente aprovechado por la población local. Estos arbustos presentan, en esta y en otras series de vegetación que viven en condiciones parecidas, una fuerte vitalidad, con poblaciones numerosas que producen muchas flores y frutos, como es el caso de *Prunus spinosa*, objeto de una de las recolecciones tradicionales de la zona, la de endrinos o basaranas para hacer patxarán.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Esta serie ocupa modestas extensiones en la CAPV, ya que su mayor representación se encuentra en la vecina Navarra. No obstante, los ejemplos que hay en las comarcas donde se halla, en Álava y Guipúzcoa, presentan un estado que les hace merecedores de atención. Particularmente en dos aspectos principales:

El estado del bosque potencial, que presenta un aceptable buen desarrollo en varios de los ejemplos existentes como en el Monte Anduz, Aranzazu, Aizarna, Antoñana o Egino. Esto se puede enmarcar en una política general de conservación de bosques autóctonos y de la biodiversidad forestal.

Es en la CAPV donde se halla mejor representada la faciación vascónica oriental, ya que en Navarra apenas hay algunos ejemplos en el valle del Bidasoa. Ello arroja la responsabilidad de preservar esta interesante variante edafoixerófila por parte de las administraciones de este territorio.

II. SERIE CASTELLANO CANTÁBRICA, RIOJANA Y CAMERANA DE LOS BOSQUES DE QUEJIGOS IBÉRICOS (*Spiraea obovatae-Quercus fagineae sigmetum*)

[Serie climatófila, castellano cantábrica, riojana y camera-na, meso-supramediterránea subhúmedo-húmeda, submediterránea, neutro-basófila, de los bosques de *Quercus faginea* con *Spiraea obovata*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta serie de vegetación se encuentra ampliamente distribuida por el sector Castellano Cantábrico, donde tiene su óptimo. Además, hay una representación de ella en el sector Riojano, donde aparece en su franja septentrional, y en el distrito Camerano del sector Ibérico Serrano, donde su representación es más importante ya que alcanza a ocupar extensiones notables. En la CAPV se encuentra sólo en Álava, donde los sectores Castellano Cantábrico y Riojano tienen representación.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Esta serie de vegetación ocupa terrenos margosos blandos, ricos en bases, en el territorio del sector Castellano Cantábrico. El intervalo de termotipos abarca el meso y el supramediterráneo y el de ombrotipos el subhúmedo y el húmedo inferior. En varias localidades más o menos fronterizas entre las regiones Mediterránea y Eurosiberiana, esta serie se puede hallar bajo condiciones netamente templadas submediterráneas. El tránsito

hacia una mayor humedad climática, es decir hacia lo navarro-alavés, causa la sustitución de esta serie por la del *Pulmonario-Quercus fagineae sigmetum* y, por el contrario, el desplazamiento hacia territorios más secos, en el sector Riojano, determina su sustitución por la serie de los carrascales del *Quercus rotundifoliae sigmetum*.

Variabilidad

Esta serie de vegetación se puede diversificar en dos versiones o faciaciones:

- Faciación típica supramediterránea. Es la más extendida por todo el ámbito de la serie.
- Faciación termófila de *Quercus coccifera*. Representa la transición hacia el mesomediterráneo, sobre todo en los territorios sonserranos (Rioja Alavesa) a media ladera, en los que la serie de los quejigares recibe a la coscoja en su ascenso ladera arriba desde las tierras bajas adyacentes al Ebro, donde abunda en la serie de los carrascales del *Quercus rotundifoliae sigmetum*. En esta versión sonserrana de esta faciación, penetran además una serie de plantas de carácter más mesomediterráneo como *Bupleurum fruticosens* o *Rosmarinus officinalis*, impregnando de carácter riojano esta serie de vegetación. En otras localidades, como en el Mirandés, Sta. Cruz del Fierro y en las gargantas del Zadorra (cercañas de Armiñón y La Puebla de Arganzón), esta serie de los quejigares presenta coscojas en algunas laderas inclinadas y particularmente caldeadas o libres de las intensas haladas causadas por la inversión térmica. En estos casos, la serie de los quejigares conserva un fuerte componente castellano cantábrico en la flora y vegetación acompañante, con ausencia de las plantas que hay en la Sonsierra. Ello causa una diferencia neta entre ambas versiones de la faciación, la cual hay que conocer pero que, por evitar la inflación tipológica, hemos renunciado a reconocer como dos faciaciones con coscoja distintas.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

La vegetación potencial de esta serie de vegetación consiste en bosques de quejigos (*Quercus faginea*) que se agrupan en la asociación *Spiraeo obovatae-Quercetum fagineae*. El estrato arbóreo es, por regla general, irregular y de mediana talla, de aspecto achaparrado, lo que es causado más por el tipo de manejo al que ha sido sometido que por las condiciones naturales del hábitat. En él participan algunos árboles o arbolillos como *Acer campestre*, *Acer monpessulanum*, *Corylus avellana*, *Quercus rotundifolia* o *Sorbus aria*. El dosel arbóreo de esta asociación es, en consecuencia, poco denso y deja numerosas ventanas de luz que permiten el fuerte desarrollo del sotobosque, cuyo estrato arbustivo es enmarañado e

impenetrable. El elenco de especies de arbustos es numeroso: *Amelanchier ovalis*, *Buxus sempervirens*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera etrusca*, *Phillyrea latifolia*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius*, *Ruscus aculeatus*, *Spiraea hypericifolia* subsp. *obovata*, *Viburnum lantana* y otros.

Por la misma razón, el elemento escandente está bien representado: *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Lonicera periclymenum*, *Rubia peregrina* y *Tamus communis* componen el grueso de las especies de este conjunto.

El estrato herbáceo puramente forestal (adaptado a la sombra del bosque) está representado por: *Brachypodium sylvaticum*, *Epipactis helleborine*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helleborus foetidus*, *Hepatica nobilis*, *Iris graminea*, *Melittis melissophyllum*, *Primula veris* subsp. *columnae*, *Pteridium aquilinum*, *Viola alba* y otros. Este conjunto denota las condiciones subhúmedas bajo las que viven estos quejigares.

Para terminar con el cortejo florístico, hay siempre un nutrido conjunto de plantas propias de los matorrales y pastizales de sustitución, que se presentan en el interior de estos bosques siempre perturbados y luminosos: *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *crassifolia*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Bromus erectus*, *Carex flacca*, *Erica vagans*, *Genista occidentalis*, *Genista scorpius*, *Helictotrichon cantabricum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica*, *Thymelaea ruizii*, etc.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La serie de los quejigares castellano cantábricos tiene un manto forestal espinoso bien definido mediante la asociación *Lonicero etruscae-Rosetum agrestis*. En ella abundan diversas especies de rosales silvestres, particularmente las glandulosas como *Rosa agrestis* y *Rosa micrantha*. Además de ellas, hay un numeroso conjunto de arbustos como *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera etrusca*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rubus ulmifolius*, *Viburnum lantana*, etc., que hacen de esta asociación una de las más ricas en especies del orden *Prunetalia spinosae*, que agrupa estos mantos forestales espinosos. Dada la situación de intensa explotación agrícola de esta serie, esta comunidad suele hallarse de modo fragmentario, principalmente en los bordes de caminos y de fincas y a menudo jalonada de árboles de especies varias, como quejigos, alguna encina o algún arce.

La perturbación que causan el pastoreo y el fuego (tantas veces asociados), conduce al establecimiento de unos matorrales dominados por brezos, otaberías, gayubas y varias especies de gramíneas, que se incluyen en la asociación *Arctostaphylo crassifoliae-Genistetum occidentalis*.

Esta asociación es compartida con la serie de los carrascales castellano cantábricos del *Spiraeo-Quercus rotundifoliae sigmetum*, si bien halla su óptimo en esta serie de vegetación de los quejigares, en la que ocupa la práctica totalidad del terreno deforestado y degradado. Sobre su composición florística, ya se comenta en el apartado de dicha serie.

Hay ocasiones en las que las margas que constituyen el soporte de esta serie de vegetación llegan a degradarse de tal manera que se origina una pérdida de suelo por erosión superficial que sólo llega a ser habitable por comunidades más propias de los litosuelos calizos, que agupamos en la asociación *Koelerio vallesianae-Thymetum mastigophori*. Esta asociación, como es bien conocido, está más profusamente distribuida en la serie de los carrascales castellano cantábricos del *Spiraeo-Quercus rotundifoliae sigmetum*, donde halla su óptimo a todas luces. En esta serie de los quejigares representa un estadio extremo de erosión del suelo.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Como es de esperar, la etapa forestal de esta serie ha sido explotada para los usos forestales que la sociedad agraria demandaba, lo mismo que con cualquier otro tipo de bosque: leña, carboneo, etc., pero, en lo que se refiere a la ordenación del territorio que el hombre ha practicado tradicionalmente en los espacios rurales del ámbito biogeográfico en el que se halla, se ha reservado a esta serie un papel muy determinado. La mayoría de sus terrenos se han dedicado al laboreo agrícola, bien para cultivo de cereales (trigo, cebada), patatas, forrajes u otros, dadas las excelentes condiciones de textura, profundidad y fertilidad de sus suelos. Ello ha impuesto una destrucción casi completa de la vegetación por la acción de la labranza; apenas suelen quedar humildes restos de setos, matorrales y herbazales en los ribazos o en los bordes de fincas y de caminos. Las comunidades de malas hierbas, antaño representantes de las comunidades seminaturales en el hiperperturbado hábitat agrícola, hoy han casi desaparecido víctimas de los avances de la química agrícola que provee a la agricultura moderna de nuevos herbicidas.

Por ello, salvo algunas zonas marginales, las más de las veces en laderas de cierta pendiente que las hace menos aptas para el laboreo mediante maquinaria moderna, el moderno paisaje de esta serie es el de los campos de labranza, que ocupan valles y piedemontes donde los suelos son feraces: profundos, con buena textura y con una alta saturación del complejo de cambio. Ello, junto con las condiciones climáticas reinantes, los hace muy adecuados para el cultivo cerealista, lo que sin duda tuvo

que incidir en el temprano desarrollo económico y social que se produjo históricamente (época romana, Edad Media, etc.), el cual hubiera sido imposible sin una alta producción cerealista.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Habida cuenta el estado actual de esta serie de vegetación, apenas cabe recomendar que se conserven los escasos fragmentos que quedan sin labrar. En ellos se debe practicar una política de recuperación del bosque potencial mediante la limitación o eliminación de la carga ganadera, principalmente. En algunos casos en los que sea posible un fácil acceso, se puede practicar una restauración del bosque de quejigos mediante la plantación de árboles procedentes del entorno, de una forma mínimamente agresiva y por rodales pequeños que luego se cuiden intensamente a lo largo de mucho tiempo.

12. SERIE CÁNTABRO-VASCÓNICA Y OVETENSE DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ILCIFOLIAS (*Lauro nobilis-Quercus ilicis sigmetum*)

[Serie edafoxerófila, cántabro-vascónica y ovetense, termo-mesotemplada húmeda, submediterránea, hiperoceánica y oceánica, reliquial, calcícola y silícoade, de los bosques de *Quercus ilex* con *Laurus nobilis* y *Quercus gracilis*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Se trata de una serie cántabro-vascónica y ovetense, es decir, que se halla en el espacio que hay desde la zona oriental de Asturias (Llanes) hasta los alrededores de Zarautz, abarcando una franja de anchura desigual, pero que puede ser de bastantes kilómetros en los tramos cántabro y vasco, y en la que siempre se halla dispersa ocupando áreas de muy desigual extensión.

Esta serie de vegetación cubre buena parte de los macizos calizos carstificados de las comarcas costeras y de medianías en el País Vasco, principalmente dentro del distrito Santanderino-Vizcaino, como es el caso de los que se hallan en Urdaibai, Peñas de Ranero, en las zonas bajas de los montes calcáreos del Duranguesado hasta el Udalaitz, el monte Arno y numerosos enclaves de menor extensión en toda la franja costera hasta las inmediaciones de Zarautz. En el distrito Vasconico Oriental hay menos ejemplos, pero aún cabe destacar los del encinar de Ataun y los de Lizarza. Las condiciones climáticas y litológicas han propiciado la concentración de los espacios de esta serie del encinar cantábrico en las comarcas

costeras, lo que ha sido causa de que algunos autores hayan hablado del “encinar costero”, aunque haya relevantes ejemplos de él en comarcas interiores, como por ejemplo en los Montes del Duranguesado, Udalaiz o Ataun, que corresponden a la faciación interior con *Juniperus communis*.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Lo más relevante de esta serie del encinar cantábrico es saber que se trata de una vegetación básicamente mediterránea que vive en condiciones climáticas no mediterráneas sino templadas, lo que quiere decir que ha de soportar un régimen pluviométrico con muy altas precipitaciones que además se reparten a lo largo de todas las estaciones del año (ombrotipo húmedo); ello determina un verano lluvioso que es una condición opuesta al clima mediterráneo. Este hecho condicionará todo lo relativo a esta serie, determinando que “busque” los biotopos más secos, los más parecidos a los propios del mundo mediterráneo, en una especie de huida del exceso de agua. Se refugia, por tanto, en los suelos más xéricos del territorio cantábrico (serie edafoxerófila), que son por regla general litosuelos sobre calizas compactas, a menudo cársticas o en pendientes inclinadas, siempre en sustratos con muy poca capacidad de almacenar y retener el agua. Ello hace que, por más que llueva, el agua que cae percole rápidamente hacia las capas profundas del suelo o aviene veloz hacia la red superficial de drenaje. De modo que ésta no es una serie de vegetación que esté en equilibrio y concordancia con el clima regional, sino que se trata de una formación vegetal extrazonal, es decir, fuera de su zona climática, y edafoxerófila, o que busca suelos particularmente secos. También, y por esto mismo, se le atribuye un carácter reliquial al suponerse que esta vegetación debió alcanzar la Cornisa Cantábrica y ocupar áreas más extensas en ella en otras épocas de clima más seco y cálido que el actual, debido a que en la actualidad no hay continuidad entre los tipos de vegetación mediterráneos del interior peninsular y estos cantábricos.

Los territorios más costeros por los que se distribuye la serie del encinar cantábrico son hiperoceánicos y submediterráneos, principalmente en Cantabria y Vizcaya, mientras que más al este y hacia el interior, la oceaneidad se atenúa (tipo oceánico), así como la mediterraneidad.

Variabilidad

De una forma esquemática podemos concretar la variabilidad de esta serie de vegetación en tres faciaciones principales.

- Faciación típica termo-mesotemplada inferior de *Rosa sempervirens*.

En cuanto a su distribución altitudinal, esta serie del encinar cantábrico habita en su gran mayoría en zonas bajas, siendo un buen indicador de los pisos mesotemplado y termotemplado en la Cornisa Cantábrica, por lo que hay una representación de especies termófilas que así lo indican, entre ellas *Rosa sempervirens* o *Laurus nobilis*. Es más, en algunas localidades muy próximas al mar en el oeste del territorio, hay poblaciones de especies como *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Pistacia lentiscus* o *Quercus coccifera*, de carácter aún más termófilo y que indican el extremo de mayor termicidad de esta serie de vegetación.

- Faciación mesotemplada superior y supratemplada.

Por el contrario, aunque la serie de los encinares cantábricos es básicamente una unidad termófila, en algunos lugares de los grandes macizos cársticos, como el de los Montes del Duranguesado y Udalaiz, asciende hasta altitudes mayores, de hasta 900 m o más, donde las encinas trepan por la roca viva en pendientes muy inclinadas. Ello da lugar a una versión montana, muy poco frecuente y desprovista de todos los elementos termófilos del encinar de zonas bajas. En esta versión más fría, fracasan las plantas termófilas como las que hemos mencionado de la faciación anterior, pero no es rara la presencia de robles pelosos (*Quercus pubescens*), junto con arces (*Acer monspessulanum*). A menudo esta faciación contacta directamente con la serie basófila del hayedo.

- Faciación termo-mesotemplada silicícola.

A pesar de que la gran mayoría de los ejemplos de esta serie se hallan ligados a calizas duras (calcícola), a menudo carstificadas, hay sin embargo una variante silicícola o silicóade que se presenta sobre areniscas o flysch en algunas comarcas costeras, donde la pobreza en bases del suelo causa la aparición de toda una corte de plantas y comunidades acidófilas. En algunos casos, el encinar de esta faciación silicícola se enriquece en alcornoques (*Quercus suber*), o incluso se trueca en un auténtico alcornocal como en Meagas.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El encinar cantábrico, perteneciente a la asociación *Lauro nobilis-Quercetum ilicis*, es un bosque de no mucha altura pero espeso e intrincado, con gran densidad de árboles, arbustos y lianas que cuelgan de su cerrado dosel arbóreo. Sus condiciones lumínicas son muy precarias, la oscuridad es intensa y perdura todo el año porque las hojas de las principales plantas que componen la masa forestal son perennes. Tanto la encina, que es el árbol principal, como las demás especies leñosas participantes, retienen el follaje tanto en invierno como en verano, manteniendo las hojas funcionales más de un

año. Además, tales hojas presentan varias adaptaciones a la sequedad mediante la prevención de las pérdidas de agua por transpiración: epidermis endurecidas por cutículas gruesas (esclerofilia), pelos, estomas agrupados en criptas o invaginaciones de la epidermis, etc. Además, algunas de estas especies presentan espinescencia en los bordes de las hojas, como la propia encina, o bien en los tallos (aguijones) o en las ramas (espinas), como defensa frente a los herbívoros, ya que estas especies de lento crecimiento a causa de la sequedad (estrés hídrico) a que están sometidas, no pueden permitirse ser comidas en demasía. Tales adaptaciones, añadidas a las que tienen para hacer frente al frío, conforman algunos de los síndromes característicos de la flora y la vegetación mediterráneas. En este aspecto, el encinar cantábrico representa un tipo de vegetación mediterránea, esclerofila (es decir, de hojas endurecidas) y siempreverde, en un territorio como el País Vasco atlántico, que no es de ese clima sino de clima templado, propio de bosques de hoja blanda y caduca.

La altura de los árboles (encinas) es escasa por lo general, apenas alcanza los 8 ó 10 m en los casos de mayor estatura, y a menudo hay una alta densidad de troncos por unidad de superficie, que además son delgados; ello es indicativo de la juventud de la mayoría de las masas existentes actualmente de encinares cantábri-

cos. Por el contrario, suele haber un gran desarrollo del elemento escandente (lianas), con profusión de tallos que trepan por los troncos para alcanzar la cubierta de hojarasca. La hiedra es una especie constante y común que forma parte de este elemento lianoide y tapiza con sus tallos trepadores y hojas los troncos de los árboles formando una densa cubierta vegetal que los recubre; gracias a esta forma de crecimiento, llega muchas veces a alfombrar también el suelo del encinar. La otra especie muy importante de este elemento lianoide es la zarzaparrilla, cuyos tallos espinosos forman una espesa cortina que cuelga del entramado rameal que conforma el dosel arbóreo. Esta cortina vegetal, densa y espinosa, puede llegar a rellenar todo el espacio subarbóreo hasta alcanzar el suelo, haciendo prácticamente imposible el tránsito por el bosque. Los arbustos son también esclerofilos y perennifolios en gran parte mientras que otros son caducifolios. Bastantes de ellos son también espinosos y contribuyen a enmarañar más el ya impenetrable sotobosque. En las situaciones donde la arboleda se abre atenuando su densidad o hay un claro, la arbustada se cierra para constituir una formación más densa. El estrato herbáceo, en medio de tan espesos estratos leñosos, tiene un desarrollo raquíptico: apenas algunos helechos, gramíneas y otras plantas sobreviven en la perpetua oscuridad del encinar cantábrico.



Quercus ilex

El árbol principal del bosque potencial es la encina o *Quercus ilex*, que forma prácticamente todo su dosel arbóreo. Es una especie mediterráneo-tirrenica que se distribuye desde la Cataluña litoral, el Languedoc y la Provenza hasta el litoral occidental de Italia, alcanzando Calabria y las islas del Tirreno. Las poblaciones cantábricas actuales están por tanto desconectadas de las mediterráneas que hemos indicado, circunstancia que sólo se explica por una antigua distribución más extensa que alcanzara estas regiones de la costa cantábrica, naturalmente bajo un clima diferente del actual. Después de esa época, con los cambios climáticos habidos, el área de distribución de esta encina se redujo, y dejó aisladas a las poblaciones cantábricas de las levantinas, que terminaron quedando separadas por muchos kilómetros. Tras estos sucesos, que debieron tener lugar en una época no claramente determinada todavía, estas poblaciones cantábricas aisladas han debido mezclarse, a través de numerosas zonas de contacto, con la especie próxima *Quercus rotundifolia*, también conocida como carrasca o encina castellana, de distribución básicamente ibérica y común en el centro de la Península. Ello ha originado una población intensamente hibridada entre ambas especies arbóreas en la que se reconocen diversos grados de mestizaje y que es la que en realidad predomina en los encinares vascos y y del resto de la parte oriental de la Cornisa Cantábrica (*Quercus gracilis*).

Aparte de la encina, apenas ninguna otra especie arbórea comparte con ella el estrato arbóreo. Algunos arbolitos como el laurel (*Laurus nobilis*) o el madroño (*Arbutus unedo*) llegan a hacer alguna competencia a la encina, sobre todo en los claros y bordes del bosque. Los arbustos son numerosos: el labiérnago (*Phillyrea latifolia*), el aladierno (*Rhamnus alaternus*), el rosál siempreverde (*Rosa sempervirens*) y el brusco (*Ruscus aculeatus*) conforman lo más característico de este elemento, habiendo que añadir algunas especies caducifolias y más amplias como el espino albar (*Crataegus monogyna*), el cornejo (*Cornus sanguinea*), el aligustre (*Ligustrum vulgare*) o el endrino (*Prunus spinosa*). Las lianas o trepadoras son abundantes; principalmente son la hiedra (*Hedera helix*), la zarzaparrilla (*Smilax aspera*) y la rubia (*Rubia peregrina*). Hay varias especies herbáceas, siendo frecuentes entre ellas *Arum italicum*, *Asplenium obovatum* y *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupes*. Los encinares interiores (Lizartza, Ataun...) no llevan laurel ni zarzaparrilla, pero se enriquecen con especies ausentes en las zonas costeras como *Lonicera xylosteum*, *Quercus pubescens* y *Rhamnus cathartica*.

En este apartado es obligada la mención de algunas localidades cantábricas en las que sobreviven algunas especies mediterráneas termófilas, claramente reliquias y de honda significación biogeográfica y ecológica. Se

trata de las poblaciones costeras de lentisco (*Pistacia lentiscus*), arísaro (*Arisarum vulgare*), algarrobo (*Ceratonia siliqua*), acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*) y coscoja (*Quercus coccifera*). Estas plantas, y alguna más, componen un elemento florístico de enorme significación histórica pues son restos vivos de unas migraciones que sucedieron en un tiempo en el que el clima era más cálido y seco y la vegetación y flora mediterráneas llegaron a los territorios costeros de la Cornisa Cantábrica tras superar algunos de los collados más accesibles de las sierras de la divisoria de aguas. Actualmente, dentro de la CAPV sus poblaciones se encuentran principalmente en el tramo costero más occidental, en Vizcaya, donde históricamente debieron alcanzar una representación mayor en su momento de óptimo climático, y donde actualmente los rigores del invierno son menos extremos. Sus poblaciones, pequeñas y fragmentadas, están en el contexto del encinar cantábrico y son, por los motivos expuestos, merecedoras de atención por parte de las administraciones. Así, están los coscojares de la solana del monte Montañón y el de Udala (Arrasate), los lentiscos de los alrededores de la duna de Gorliz y del extremo de Punta Lucero o los acebuches del cabo de Ogoño y aledaños.

Tanto los árboles como los arbustos del encinar cantábrico, presentan, prácticamente en su totalidad, adaptaciones en sus frutos y semillas para ser dispersados por animales, principalmente aves, que los ingieren y los depositan a distancia (endozoocoria). Ello no es irrelevante, particularmente en el aspecto histórico, porque significa que la llegada de este bosque mediterráneo a las costas cantábricas desde otras zonas más al este o al sur durante uno o varios momentos a lo largo del Cuaternario, es muy posible que fuera mediante las aves y se realizara en un breve espacio de tiempo y a partir de poblaciones relativamente lejanas cuando las condiciones se hicieran propicias. Es decir que fuera una migración rápida y desde larga distancia. Esta posibilidad es una alternativa a la tradicionalmente aceptada, que supone que la llegada de esta vegetación hasta nuestro territorio ha tenido lugar mediante una migración lenta de carácter invasivo por vía terrestre, como si de una falange se tratara.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La eliminación del encinar cantábrico, bien mediante tala o incendio, y el posterior abandono del terreno, da lugar al establecimiento de un arbustal que brota después de la perturbación. Esta arbustada suele estar formada sobre todo por el madroño o borto (*Arbutus unedo*), que es acompañado por el labiérnago (*Phillyrea*

latifolia) y otras especies acompañantes del encinar. El bortal es la vegetación que, de forma característica, surge tras los incendios que arrasan los encinares en los más severos episodios de este tipo, tal y como es bien conocido. Pasados algunos años, las encinas se van recuperando y terminan por volver a adueñarse de la masa y originar de nuevo el encinar, si bien lo suele hacer en una forma de "monte bajo" en la que las cepas emiten multitud de tallos delgados jóvenes.

Cuando a la destrucción del encinar le sigue una ocupación del terreno y una presión mantenida de pastoreo, la recuperación del bortal y del encinar se bloquea y se termina instalando un otaberal o un pastizal basto de gramíneas de poca palatabilidad, llamadas "lastones". Estos lastonares, con especies de hojas y tallos endurecidos como *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Helictotrichon cantabricum*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* y otras, pueden ser aprovechados por ganado poco exigente como el caprino o el caballo. En la actualidad, estos pastizales ocupan extensiones reducidas en el área potencial del encinar cantábrico porque la cabaña que pasta en ellos ha menguado también. En los tiempos pasados, los encinares estaban reducidos por la fuerte presión extractiva y ganadera y por ello los lastonares debieron estar más extendidos, constituyendo uno de los soportes importantes del ganado menor del territorio.

Actualmente, el propio encinar cantábrico ocupa la mayor parte del área potencial de su serie de vegetación. Otras zonas están cubiertas del bortal de sustitución que le reemplaza, sobre todo en las zonas incendiadas o taladas para ser luego abandonadas, más luego una escasa proporción de lastonares. También en esta serie de vegetación se observa una creciente ocupación de cultivos madereros, bien de pino de Monterrey, pero sobre todo de eucalipto. Estos últimos, a pesar de tener una menor productividad que la de los que se realizan en terrenos más favorables, están proliferando merced al mayor interés comercial y de explotación en la coyuntura actual.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

El encinar cantábrico ha sido también un bosque intensamente explotado por el hombre en la sociedad agraria tradicional. Su beneficio principal ha sido la madera, generalmente de la propia encina, pero también de otras especies como el laurel o el madroño. Esta madera, o más bien leña, era usada sobre todo como combustible doméstico: cocina y calefacción, aunque en largos periodos de la historia del País Vasco, fue utilizada profusamente para hacer un carbón vegetal de gran calidad, con que satisfacer las necesidades de la industria ferrona tradicional.

Durante la época moderna, entre los siglos XVI y XIX, la presión sobre estos encinares fue aumentando, de manera que fueron alterándose progresivamente tanto en extensión como en intensidad. Este proceso avanzó hasta que, al alcanzar el siglo XX, los encinares que observamos ahora estaban casi del todo "pelados" a causa de la tala intensiva de la que venían siendo objeto. Con el abandono de la leña como combustible doméstico y del carbón vegetal como industrial, la presión extractiva se fue aflojando y al final, hace cerca de tres o cuatro décadas, se produjo el abandono casi total de los encinares. Ello ha permitido una franca recuperación del encinar en todo el Cantábrico oriental, siendo actualmente el tipo de bosque en mejor estado de desarrollo y conservación de las tierras bajas (piso colino) de estos territorios. De todas formas, hay que tener en cuenta el uso del sustrato sobre el que se asienta la serie para la extracción de calizas en multitud de canteras esparcidas por todos los valles cantábricos.

Aparte de los mencionados, no hay casi otros usos del encinar, ni en el pasado ni en el presente. Escasamente se puede registrar una cierta actividad basada en la recolección de los frutos de los madroños, de la hoja del laurel y de algunas setas. También podemos considerar la explotación cinegética.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

En los tiempos que corren, con la intensidad de los impactos producidos por el hombre, particularmente en las tierras bajas de la vertiente cantábrica, el encinar cantábrico, por su buen estado de conservación, es una excepción muy llamativa en este aspecto. Ello se debe a que los suelos que lo sustentan son rocosos y delgados, y por tanto muy poco aptos para ser labrados o incluso para plantar árboles con fines madereros. Suelos tan malos han sido la causa del buen estado del encinar en la actualidad; una mera consecuencia de su abandono. No obstante, en algunas zonas estos encinares están intercalados de pinos, lo que indica que también ha habido talas con el fin de hacer plantaciones madereras. La productividad de estos cultivos madereros no parece presentar buenas perspectivas, habida cuenta los pobres suelos del encinar; por lo que consideramos que están contraindicados, tal y como se reconoce en algunas normativas de las diputaciones vascas. La actividad de extracción de roca caliza que se lleva a cabo en las canteras constituye también una gran amenaza para la conservación del encinar cantábrico.

Es cierto que el encinar cantábrico ha llegado hasta nosotros en un buen estado de conservación y naturalización.

dad tras la evolución histórica comentada, y ello es un factor de satisfacción. Alberga además una flora de carácter mediterráneo de gran interés en este territorio por su extrazonalidad y significación histórica y sus extensiones son notables en superficie y densidad, mostrando un aceptable grado de madurez y de naturalidad.

Los encinares cantábricos tienen además un gran interés desde el punto de vista de la fauna de vertebrados, sobre todo cuando se trata de masas extensas, como las que se conservan en ambas márgenes del estuario de Urdaibai, las existentes en el monte Arno o en Ataun. Una estructura enmarañada y densa, la abundancia de árboles y arbustos productores de frutos, un sustrato rocoso que da lugar a numerosas cuevas y oquedades, y la presencia de rodales de caducifolios que se desarrollan en las zonas de suelo más profundo, son factores que se combinan para dar lugar a unas condiciones óptimas para la fauna de aves y mamíferos.

Todo ello determina el alto valor naturalístico del encinar cantábrico de la CAPV. Además, por ocupar suelos de tan poco valor, que están muchas veces en fuertes pendientes, se trata de una vegetación que ayuda a conservarlos y a que se desarrollen mediante la aportación de abundante materia orgánica. Esta materia orgánica se mineraliza mediante la acción de un sinfín de especies descomponedoras de grupos diversos: insectos, ácaros, hongos, bacterias, etc., a los que da cobijo, haciendo una valiosa aportación a la biodiversidad del bosque.

Si se pretendiera fomentar la naturalidad y los elementos de biodiversidad contenidos en el encinar, lo más adecuado es un manejo fundamentalmente conservacionista y no intervencionista. Es recomendable la eliminación de las masas y poblaciones de coníferas o eucaliptos que hayan sido plantadas en su área potencial y dejar en reposo esas parcelas para que el encinar se regenere espontáneamente a ser posible. Una leve vigilancia que supervise un aprovechamiento maderero poco agresivo, bien para leña u otros usos, una explotación cinegética controlada y un uso recreativo de disfrute mediante el senderismo, la recolección de setas, bellotas u otros frutos, sería suficiente y compatible con una óptima conservación del encinar. Tal vez un régimen de compensaciones (Pago por Servicios Ambientales) a los propietarios ayudase a gestionar esto.

Su naturalidad, su biodiversidad, su significación biogeográfica e histórica, más el hecho de que representa casi la única alternativa de ocupación de los pobres y delgados suelos sobre los que vive, hacen del encinar cantábrico un tipo de bosque que constituye un objetivo justificado y factible para la conservación.

Una mención aparte merece la conservación de los encinares silicícolas, que son los menos y los que están

más degradados, y de modo particular los que además tienen alcornocales, árbol que en la CAPV sólo se conocen de pocas localidades: salvo en el caso de Meagas, en todos los demás casos apenas se trata de auténticos bosques, sino de grupitos de alcornocales más o menos dispersos. No obstante, a pesar de su deficiente estado de conservación y de constituir pequeñas poblaciones, su importancia biogeográfica es muy grande. Estos alcornocales vascos son los intermedios entre los más occidentales, que se hacen más frecuentes a partir de Asturias, y los de Las Landas y el País Vasco Francés. La conservación de estos mínimos restos de alcornocales en el País Vasco es una responsabilidad que atañe especialmente a nuestro territorio, toda vez que son los vestigios de una comunicación que otrora existiera y que permitió llegar a esta especie al suroeste de Francia por este camino del litoral cantábrico procedente del noroeste ibérico. Además de restos o reliquias de una faja suponemos continua en otros tiempos, estas pequeñas poblaciones sobrevivientes pueden suponer los jalones de comunicación genética entre esas dos zonas en las que hay abundantes masas de este árbol.

13. SERIE CASTELLANO CANTÁBRICA Y CAMERANA CALCÍCOLA DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ROTUNDIFOLIAS E HÍBRIDAS (*Spiraea obovatae-Quercus rotundifoliae sigmetum*)

[Serie climatófila y edafoxerófila, castellano cantábrica y camerana, supramediterránea subhúmedo-húmeda, calcícola, de los bosques de *Quercus rotundifolia* con *Spiraea obovata* y *Quercus gracilis*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Los territorios en los que los bosques de encina rotundifolia (o carrasca) ejercen el papel de vegetación potencial en el sector Castellano Cantábrico pertenecen, en su totalidad, a esta serie de vegetación. Además, en el distrito Camerano, dentro del sector Ibérico Serrano, hay una importante representación de ella, en una versión geográfica más interior.

Dentro de la CAPV, se conocen amplias representaciones de esta serie en las comarcas occidentales alavesas, como son las solanas de las sierras de Arkamo y Badaia, así como la de Arcena. También halla representación más dispersa en Treviño y en las inmediaciones de Miranda de Ebro.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

En ambiente templado submediterráneo de transición hacia el mediterráneo, como el que impera en el sector

Castellano Cantábrico, los carrascales no tienen cabida en terrenos margosos con alta capacidad de almacenamiento de agua. Por ello, esta serie de vegetación, en la inmensa mayoría de los casos, es relegada a los terrenos pedregosos o a las zonas rocosas con menos suelo y condiciones de drenaje más eficientes. De este modo, nos encontramos ante una serie subrupícola de calizas. Tales circunstancias determinan que en el seno de esta serie de vegetación falten por completo plantas y comunidades de carácter mesofítico, siendo el xerofitismo la nota dominante. La roca caliza a veces se carstifica y otras, en la que es más margosa, no lo hace aunque también resulta muy porosa, disgregándose además con facilidad, causando dificultades en la sujeción de las plantas. En cualquier caso, la roca madre determina siempre una alta sequedad y una completa incapacidad de regular el agua de lluvia que cae, percola hacia el interior de la masa rocosa inmediatamente y apenas permanece en superficie. El único elemento capaz de ejercer alguna retención sobre esa agua es el suelo, pero éste suele ser muy delgado y además fácilmente erosionable. De este modo, los suelos, que se forman lentamente, apenas son defendidos por las etapas maduras de la serie (bosque, manto forestal, otaberal), ya que tan pronto como la cubierta vegetal es destruida, aunque sea temporalmente, son erosionados para dejar al descubierto la roca madre. Estos lugares erosionados son pues frecuentes en el seno de esta serie a causa de esta fragilidad que comentamos y en ellos se establecen comunidades particulares adaptadas a esa circunstancia.

El intervalo de termotipos en los que vive esta serie va del meso al supra, tanto en clima mediterráneo como en templado submediterráneo, y en cuanto a ombrotipos, el subhúmedo predomina abrumadoramente sobre cualquier otro.

Variabilidad

La amplitud territorial y climática que abarca esta serie permite diferenciar tres variantes:

- Faciación típica supramediterránea de *Spiraea obovata*. Es la más extendida por los territorios abiertos del suroccidente alavés, expuestos a las heladas y los vientos. Se caracteriza por la ausencia de cualquier elemento indicador de abrigo o protección y en el bosque potencial, el carrascal aparece casi puro, sin mezcla de otros árboles.
- Faciación mesofítica de *Arbutus unedo*.

Algunos desfiladeros (hoces o congostos), así como algunos carasoles, se hallan un tanto protegidos de las heladas a causa de una topografía favorable. Ello se traduce en la presencia de *Arbutus unedo*, *Pistacia terebinthus* o incluso *Viburnum tinus*, que se mezclan con las encinas.

Un ejemplo muy conspicuo se encuentra en el desfiladero de Sobrón.

- Faciación termófila de *Quercus coccifera*.

En la Llanada de Miranda y zonas aledañas hay laderas que se libran de muchas heladas causadas por la inversión, en las que la coscoja (*Quercus coccifera*) sobrevive y matiza una faciación termófila. Se presenta en diversos lugares de este entorno, hasta los estrechos de Morillas, en el Zadorra medio, a las puertas de Vitoria.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El bosque potencial de esta serie de vegetación se agrupa en la asociación *Spiraeo obovatae-Quercetum rotundifoliae*. Se trata de encinares rotundifolios o carrascales casi siempre de baja estatura, que forman masas puras de un verde oscuro que contrasta vivamente con el blanco (o gris claro) de la caliza sobre la que se suelen asentar. La poca estatura de las encinas se debe en parte a que es una especie cuya talla no es tan grande como la de robles y quejigos, pero también se debe a su lento crecimiento, por lo que no han tenido tiempo de alcanzar su estatura máxima desde que cesaron las intensas acciones podadoras y extractoras de leña que las encanijaban y propiciaban las denominaciones de *carrascal* y *chapparal*. A ello se suman las adversas condiciones en cuanto al suelo y a la economía hídrica que han de soportar sobre las áridas calizas. Así, la casi totalidad de los carrascales de esta asociación que hay en la actualidad, que cubren una fracción elevada del territorio total de la serie, son bosques rebrotados tras el cese de la explotación en monte bajo, presentando un síndrome característico con portes bajos, varios troncos emergiendo de un tocón común, suelos muy pedregosos o rocosos con signos de haber sido erosionados, etc. El elemento arbóreo apenas cuenta con más especies, todo lo más algún quejigo (*Quercus faginea*) que halle acomodo en un punto con suelo más profundo. Las encinas o carrascales pertenecen en su mayoría a la especie *Quercus rotundifolia* (= *Q. ilex* subsp. *ballota*), árbol de distribución ibero-norteafricana que alcanza estos territorios del norte de la Península Ibérica. Sin embargo, la otra especie de encina, *Quercus ilex* (= *Q. ilex* subsp. *ilex*), también se halla presente en el territorio y forma, como sabemos, bosques en la zona costera (encinar cantábrico de *Lauro nobilis-Quercetum ilicis*). El espacio de confluencia para ambos taxones que es el País Vasco, propicia la aparición de híbridos, lo que ha dado lugar a toda una estirpe mestiza que se puede agrupar en una subespecie (*Q. ilex* subsp. *gracilis*) que se puede reconocer fácilmente en muchos de los ejemplares de encinas que hay en este tipo de bosque.

Acompañando a los pequeños árboles hay un nutrido conjunto de arbustos grandes y menos grandes que conforman el sotobosque del encinar o rellenan sus claros: *Buxus sempervirens*, *Juniperus communis*, *Juniperus oxycedrus*, *Lonicera implexa*, *Rhamnus alaternus*, *Rhamnus saxatilis*, *Osyris alba*, *Phillyrea latifolia*, etc. Estas especies, al igual que la carrasca, son esclerofilas y perennifolias, ajustándose a uno de los tipos biológicos clásicos de las plantas mediterráneas. Otro conjunto de arbustos lo componen los caducifolios, como *Amelanchier ovalis*, *Crataegus monogyna*, *Lonicera etrusca*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *Spiraea hypericifolia* subsp. *obovata*, *Viburnum lantana* y otros, que indican la influencia del entorno sobre esta formación de fuerte carácter mediterráneo.

El componente trepador es bien pobre, como suele ser en los bosques mediterráneos, y apenas está representado por *Rubia peregrina*. El estrato herbáceo tampoco presenta un desarrollo importante, porque el bosque perennifolio hace sombra todo el año y no permite que este componente estructural sea ni muy abundante ni muy diverso. Sin embargo hay unas cuantas plantas capaces de vivir en estas circunstancias y en este caso son frecuentes *Brachypodium retusum*, *Carex humilis*, *Piptatherum*

paradoxum, *Teucrium chamaedrys* subsp. *pinnatifidum*, *Viola alba*, etc.

Como acompañantes casi inevitables, están los representantes de las etapas de matorral sustituyente que penetran en el bosque mediante sus claros, como *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *crassifolia*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Genista occidentalis*, *Genista scorpius*, *Erica vagans*, *Thymelaea ruizii*, etc.

Con las características descritas, cabe concluir que el bosque de *Spiraeo obovatae-Quercetum rotundifoliae* es una formación baja, de entre 1,8 a 3-4 metros, densa, intrincada e impenetrable que acoge en su seno a una importante flora mediterránea de carácter forestal.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El bosque de carrascas suele estar bordeado por sí mismo en una mayoría de las ocasiones, particularmente cuando estamos ante la faciación supramediterránea y sobre suelos muy delgados y rocosos. Las propias encinas achaparradas constituyen este manto y lo orlan en su perímetro exterior. En los casos de las facitaciones de desfiladeros y termófila de la coscoja, el manto se individualiza mucho mejor y aparece formado por especies



Carrascal en la Sierra de Cantabria

como el madroño o la propia coscoja (*Spiraeo obovatae-Quercetum cocciferae*), que incluso llegan a ocupar extensiones de alguna entidad. En la faciación supramediterránea, cuando hay algo más de suelo, es posible distinguir un espinar disperso en el que participan varias especies de rosales silvestres (*Amelanchiero ovalis-Spiraeetum obovatae*), con enebros y sabinas (*Juniperus communis*, *J. oxycedrus*, *J. phoenicea*) sobre los suelos más pedregosos.

La eliminación de la cubierta forestal y de los mantos conduce al establecimiento de una vegetación formada por matas y gramíneas entremezcladas (que por ello en algunas ocasiones se ha llamado prado-landa o más incorrectamente "prebrezal") que alcanza una notable biomasa y una completa cobertura. La envergadura de esta formación es notable, produciendo una alta cantidad de materia orgánica de fácil descomposición que interviene activamente en la formación de suelo. Esta vegetación, que se tipifica mediante la asociación *Arctostaphylo crassifoliae-Genistetum occidentalis*, es una excelente formadora y retenedora de suelo, siendo en esta serie de vegetación un elemento de valor en la preservación de este recurso. Numerosas plantas forman esta comunidad: *Aphyllanthes monspeliensis*, *Arctostaphylos uva-ursi* subsp.

crassifolia, *Avenula pratensis* subsp. *vasconica*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Erica vagans*, *Genista occidentalis*, *Genista scorpius*, *Helictotrichon cantabricum*, *Thymelaea ruizii*, etc.

La erosión es fácil en el ámbito de esta serie de vegetación, y la pérdida de suelo deja al aire la roca madre caliza, que entre sus grietas y rugosidades aloja pequeñas cantidades de suelo que alimentan una vegetación humilde y dispersa formada por pequeños caméfitos y gramíneas de hojas endurecidas. Estas comunidades de litosuelos se agrupan en la asociación *Koelerio vallesianae-Thymetum mastigophori* y, en aparente contradicción con su poca biomasa, tienen una elevada riqueza florística: *Arenaria grandiflora*, *Carex humilis*, *Coris monspeliensis*, *Coronilla minima*, *Festuca hystrix*, *Fumana procumbens*, *Fumana thymifolia*, *Helianthemum appeninum*, *Helianthemum oelandium* subsp. *incanum*, *Koeleria vallesiana*, *Linum suffruticosum* subsp. *appressum*, *Plantago discolor*, *Poa ligulata*, *Thymus mastigophorus*, etc. son las especies más frecuentes en esta asociación.

Por último, en los claros de la comunidad de caméfitos, se establece una vegetación efímera formada por plantas anuales cuyo crecimiento y floración se completa en unos cuantos meses, de modo que a la entrada del vera-



Otaberal sobre calizas

no las plantas pasan al estado de semilla y evitan la sequía estival mediterránea. Estas comunidades de terófitos son habituales en el ámbito de esta serie de vegetación, siempre sobre suelo desnudo y en terreno erosionado, siendo tipificadas bajo la asociación *Bupleuro baldensis-Arenarietum ciliaris*, formada por especies de pequeños terófitos como *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris*, *Arenaria serpyllifolia*, *Asterolinon linum-stellatum*, *Brachypodium distachyon*, *Bupleurum baldense*, *Crucianella angustifolia*, *Desmazeria rigida*, *Euphorbia exigua*, *Hornungia petraea*, *Linum strictum*, *Minuartia hybrida*, etc.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

La vocación de uso de esta serie de vegetación, por las adversas condiciones del sustrato donde se asienta, apenas puede ser otra que la explotación forestal y la ganadería tradicionales.

El bosque potencial de encinas ha sido intensamente utilizado durante siglos como fuente de leña para uso doméstico y para carboneo. La explotación ha sido en régimen de monte bajo, el más adecuado para este fin. El pastoreo ha sido en base a ganado lanar principalmente, y con él se ha deforestado parte del territorio de la serie de vegetación con objeto de fomentar las etapas de otalberal ricas en gramíneas y leguminosas que constituirían un pasto de mayor valor. Con ello, se ha favorecido la erosión de los suelos y la aparición de calveros y de tomillares, frecuentes en las zonas pastadas del ámbito de esta serie.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

El bosque de *Spiraeo obovatae-Quercetum rotundifoliae* es un gran formador de suelo que luego se encarga de defender de la erosión en un terreno rocoso particularmente propenso a ella. El estado actual de conservación de estos bosques es en general bueno, habida cuenta las circunstancias, y es debido mucho más al abandono de las explotaciones tradicionales y al nulo valor agrícola de los suelos que ocupa la serie que al aprecio por estos bosques. En cualquier caso, su presencia constituye, en la actualidad, uno de los elementos de más valor paisajístico y naturalístico del territorio en todo el sector Castellano Cantábrico, por lo que su conservación es del mayor interés.

Por lo demás, en las etapas de la serie de vegetación hay comunidades ricas en endemismos noribéricos, como *Koelero vallesianae-Thymetum mastigophori* y *Arctostaphylo crassifoliae-Genistetum occidentalis*, cuya presencia aporta un elemento importante a la biodiversidad

del territorio. Su preservación parece asegurada por la lentitud de la sucesión en esta serie que vive en condiciones un tanto adversas, sin embargo, esto es más aparente que real. La regeneración del bosque y la arbustada es bastante más veloz de lo que parece si se cesa en las actividades perturbadoras que los mantienen a raya, particularmente el pastoreo, que sigue ejerciendo una fuerte presión sobre la vegetación de esta serie. El mantenimiento y regulación, en sus adecuados términos, de la explotación ganadera, con ganado ovino, es una condición indispensable para la conservación y el mantenimiento de estas comunidades de matorral y tomillar ricas en endemismos.

14. SERIE RIOJANO-ARAGONESA MESOMEDITERRÁNEA DE LOS BOSQUES DE ENCINAS ROTUNDIFOLIAS (*Quercus rotundifoliae sigmetum*)

[Serie climatófila, riojano-aragonesa, mesomediterránea seco-subhúmeda calcícola y silicóade, de los bosques de *Quercus rotundifolia*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

La serie de los encinares mesomediterráneos riojano-aragoneses ocupa una vasta extensión en la Depresión del Ebro, siendo la serie de vegetación principal. En el sector Riojano, ocupa los territorios de altitud media y baja, estando representado en la Sonsierra o Rioja Alavesa de una manera mayoritaria en los territorios por debajo de los 600 m aproximadamente, ámbito en el que se convierte en la serie matriz en el paisaje.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Esta serie de los carrascales se encuadra, con bastante exactitud, en el termotipo mesomediterráneo y en el ombrotipo seco, dentro del territorio que hemos descrito. Estas condiciones climáticas propician que ocupe sustratos de diversas naturalezas y tipos texturales, desde los arcillosos a los arenosos y desde los suelos profundos a los terrenos rocosos, como corresponde a una serie que se halla en su centralidad bioclimática (serie climatófila). Además, esta serie de vegetación es netamente basófila, por lo que se asienta sobre sustratos como margas y calizas. Como el territorio riojano es mayoritariamente rico en bases y en los tramos de menor altitud los valores térmicos y pluviométricos encajan en los tipos bioclimáticos antedichos, halla en él un acomodo óptimo, tanto que por ello podemos considerarla como la serie matriz del territorio, porque "llena" todos los espacios intermedios que hay entre los biotopos topográficamente más xéricos y los más húmedos.

Variabilidad

En esta serie de vegetación, aunque solo está representada en una pequeña comarca de la CAPV, se pueden distinguir dos faciasiones perfectamente reconocibles:

- Faciación típica mesomediterránea superior, que es la que ocupa casi todo el espacio de esta serie en La Rioja.
- Faciación mesomediterránea termófila de *Pistacia lentiscus*, que se encuentra en algunos enclaves orientados al sur en los que hace su aparición el lentisco.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie: estructura y composición florística

El bosque que constituye la vegetación potencial de esta serie de vegetación es un carrascal, o encinar rotundifolio, de la asociación *Quercetum rotundifoliae*. En este bosque el estrato arbóreo está dominado por *Quercus rotundifolia*, participando además algunos otros árboles o arbolillos mediterráneos como *Pinus halepensis*, *Juniperus oxycedrus* o *Juniperus phoenicea*, los cuales sólo alcanzan una representación relevante en situaciones en las que el bosque de carrasacas se aclara a causa de una perturbación.

Se trata de un bosque de estatura baja o mediana, pobre en plantas, con un sotobosque encerrado en las tupidas copas de las carrasacas, que guardan una maraña formada mayoritariamente por las ramas bajas de las propias encinas y por unos cuantos arbustos, matas y alguna hierba. La sombra permanente del bosque de encinas, unida a las condiciones más severas del clima, despojan al bosque mediterráneo de su exuberancia y de su riqueza y lo dejan en la forma austera que representa esta asociación.

El carrascal es, en consonancia con lo dicho, muy pobre en especies, apenas *Rubia peregrina*, representando a un raquíto elemento lianoide, más *Lonicera implexa*, *Rhamnus alaternus* o *Ruscus aculeatus* conforman la flora forestal y subforestal de este bosque. Los ejemplos que subsisten de esta vegetación están muy clareados y son muy pequeños y por ello hay, como consecuencia del efecto de borde, una entrada muy notable de plantas del matorral circundante, que llegan a constituir un verdadero sotobosque en las modestas manchas de estos carrascales: *Brachypodium retusum*, *Cistus albidus*, *Genista scorpius*, *Rosmarinus officinalis* y *Sedum sediforme* componen lo principal de este elemento.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

El encinar rotundifolio es sustituido en una primera etapa por un coscojar que se tipifica mediante la asociación *Ramno lycioidis-Quercetum cocciferae*. Representa el manto forestal y arbustada sustituyente del bosque, y constituye formaciones cerradas dominadas por la cos-

coja (*Quercus coccifera*) que se extienden por los cerros, lomas y laderas. La particular manera de desarrollarse de las coscojas, formando manchas de contorno redondeado que, de estar separadas entre sí dan lugar a que la superficie del terreno tenga un aspecto atigrado, es peculiar de esta vegetación. Junto a la coscoja suelen hallarse otras plantas como *Bupleurum rigidum*, *Juniperus oxycedrus*, *Rhamnus lycioides*, *Rubia peregrina* y bastantes plantas del romeral circundante como el propio *Rosmarinus officinalis*. El coscojar, a pesar de no ser un bosque propiamente dicho (porque tiene pocos árboles, como *Pinus halepensis*), es una vegetación creadora de suelos forestales gracias al potente sistema radicular de los arbustos y a que la aportación de materia orgánica de fácil descomposición es abundante y además es propensa a formar asociaciones humus-arcilla en el suelo (interposición con la fracción mineral), con lo que forma suelos pardos (cambisoles) de alta fertilidad. Esto hace del coscojar una vegetación de alto interés por su capacidad de construcción edáfica y mantenedora del suelo en lo relativo a su espesor y a su calidad. El coscojar es además una vegetación altamente resiliente a perturbaciones como el fuego, recuperándose prontamente tras un incendio gracias a los órganos subterráneos de resistencia que han sobrevivido. Es difícil eliminar al coscojar a base de incendios, éstos han de ser reiterados y frecuentes para agotar las reservas subterráneas que permiten a las plantas, principalmente a la coscoja, rebrotar tras cada ignición de sus partes aéreas.

La desaparición del coscojar abre paso a la instalación del romeral con tomillos y muchas otras matas, que corresponde a la asociación *Salvio lavandulifoliae-Ononidetum fruticosae*. En ella conviven numerosas especies mediterráneas entre las que abundan endemismos ibéricos, como: *Argyrobium zanonii*, *Brachypodium retusum*, *Bupleurum frutescens*, *Coris monspeliensis*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Euphorbia minuta*, *Euphorbia serrata*, *Fumana ericoides*, *Genista scorpius*, *Helianthemum cinereum* subsp. *rotundifolium*, *Helichrysum stoechas*, *Linum narbonense*, *Lithodora fruticosa*, *Ononis fruticosa*, *Rosmarinus officinalis*, *Stachelina dubia*, *Thymus loscosii*, *Thymus vulgaris*, etc. Esta riqueza en especies representativas del matorral mediterráneo, bastantes de ellas estenocoras y que exhiben un síndrome característico de adaptaciones al clima y a las perturbaciones características de este ambiente, contrasta con la escasa cobertura y biomasa de sus comunidades. Una baja cobertura es una magnífica defensa contra el fuego y contra la predación por parte de fitófagos; esto se puede interpretar como una adaptación más al alto régimen de perturbaciones que conduce al establecimiento de esta vegetación serial.

En todas las series de vegetación hay que incluir la vegetación nitrófila, así llamada por estar vinculada a medios muy humanizados que suelen recibir abundantes aportes de nitrógeno en formas diversas procedentes de la descomposición de la materia orgánica. En muchas de las series hemos omitido el comentario a estas comunidades porque muchas de ellas carecen de valor diagnóstico al ser comunes a varias series; no obstante, en este caso hay unas comunidades nitrófilas que son muy diferentes de las que se encuentran en otras series de vegetación y es por ello que hemos decidido mencionarlas. Se trata de los sisallares que se agrupan en la asociación *Pegano harmalae-Salsoletum vermiculatae*, dominados por una planta quenopodiácea llamada sisallo (*Salsola vermiculata*) que es un pequeño arbusto de tallos leñosos que puebla las cunetas, los ribazos y las lindes de las piezas de labranza en el ámbito de esta serie de vegetación. Otras especies son *Artemisia campestris* y la ontina o *Artemisia herba-alba*, caracterizadora de la asociación *Salsolo-Artemisietum herbae-albae*, que es colonizadora de suelos recientemente removidos, como campos de cultivo abandonados, y que se puede hallar en varias localidades sonserranas. La presencia de vegetación nitrófila de biotipo leñoso es un rasgo definitorio de un ambiente profundamente mediterráneo, donde la prolongada e intensa aridez deja que permanezcan largo tiempo las sales de nitrógeno y fósforo en el suelo sin ser lixiviadas; esta larga permanencia es la que permite a estas plantas nitrófilas vivir varios años y desarrollar partes leñosas.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

El uso tradicional del espacio de esta serie ha sido el ganadero mediante el ganado ovino. De manera subsidiaria ha existido el uso forestal (extracción de leña) y cinegético, además del uso apícola de los romerales. En los terrenos menos inclinados, que a menudo se han abancalado, se ha practicado el cultivo de la fruticultura mediterránea de secano: olivar, almendro y vid. Esta combinación, tradicionalmente bastante equilibrada, en la actualidad se ha inclinado hacia el cultivo de la vid, por obvias razones comerciales.

Como sabemos por la historia, desde hace muchos siglos, el régimen de explotación de las comarcas riojanas ha sido muy intenso y adaptado a un modelo de agricultura mediterránea. Ello ha conllevado numerosas labores de adaptación del terreno a una mayor producción agraria, como aterrazamientos, limpieza de piedras, arrellanamientos y redistribución de tierras, etc., que se han ido ejecutando progresivamente a lo largo de este

tiempo y han llegado a alterar la topografía del terreno, al menos en su superficie. Esto tiene una fuerte incidencia en la vegetación, particularmente en lo que se refiere a la distribución de las comunidades vegetales, conformando un paisaje cultural en el que se halla el poso de la civilización humana asentada durante un largo tiempo histórico.

Con el paso del tiempo, las transformaciones se han ido haciendo más severas y profundas, de modo que su impacto sobre las comunidades vegetales naturales y seminaturales se ha ido intensificando. Un ejemplo especialmente llamativo es el efecto causado por el moderno riego artificial que ha venido a alterar el régimen hídrico de muchas zonas ubicadas en el ámbito de esta serie, por lo que ha tenido lugar un incremento de las poblaciones de especies y de comunidades que requieren mayor humedad en el suelo, alterando en buena medida el perfil de la serie de vegetación en lo concerniente a sus etapas de sustitución, hasta tal punto que a veces ha llegado a hacerse difícil reconocerla y diferenciarla de las series edafohigrófilas pertenecientes a las geoserias fluviales del territorio.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

La conservación de los escasos rodales del encinar potencial es absolutamente prioritaria habida cuenta su rareza y su papel en el ecosistema. El coscojar también merece una atención aunque su representación es más abundante y la urgencia para su conservación menor. El romeral con tomillos también merece atención en el sentido de que una gestión orientada hacia una protección a ultranza favorecería a las etapas más maduras de la sucesión, encinar y coscojar, y podría conducir a un enrarecimiento o casi desaparición de esta comunidad tan rica en especies y que acoge a varios endemismos ibéricos. Por ello es necesario mantener un cierto régimen de perturbación mediante el uso del ganado lanar para sostener un equilibrio entre las diferentes comunidades de la serie, de modo que se mantenga una máxima diversidad en armonía con unos usos de mínima agresividad.

En consonancia con lo dicho, sería conveniente reservar algunos espacios de esta serie para someterlos a un régimen liviano de perturbación y a salvo de las prácticas modernas en agricultura que se llevan a cabo en el territorio riojano: el uso de maquinaria pesada y de productos químicos, la irrigación generalizada, etc., las cuales son incompatibles con el mantenimiento de la biodiversidad del sistema.

GEOSERIES FLUVIALES

Introducción

Las geoseries fluviales comprenden todo el conjunto de comunidades vegetales que se desarrollan en el entorno perifluvial, esto es, en los hábitats influidos por el agua en curso. Este tipo de vegetación está sometido a la acción lenta y constante de erosión, transporte y deposición producidos por la corriente fluvial y al potente y episódico arrastre, inundación y soterramiento provocado por las avenidas. Estos factores imprimen a las geoseries de riberas una fuerte direccionalidad desde la cabecera hasta la desembocadura (Alcaraz 1996).

Las geoseries fluviales, en su óptimo (ríos maduros), están integradas por dos series arboladas, la de la vega o llanura de inundación y la del lecho mayor; por una serie arbustiva opcional (la del sauce), y por un complejo de permaseres acuáticas y helofíticas que ocupan las diferentes partes del lecho y las orillas fluviales, según la microtopografía (Fig. 30):

I. El canal de estiaje es la parte del lecho fluvial que lleva siempre agua. El estiaje representa la bajada del nivel de agua durante la estación más seca. Corresponde a las permaseres acuáticas y helofíticas.

II. Resto del lecho fluvial. Esta parte conduce agua todos los años, con una frecuencia determinada. En los ríos templados ocupa una parte muy pequeña del lecho, pero en los ríos mediterráneos y también en los ríos de régimen torrencial de las montañas es muy importante. El lecho fluvial se suele dividir en dos zonas:

a- lecho menor: lleva agua durante toda la época lluviosa, y está formado por depósitos de piedras, grava y arena. Corresponde a la serie de las saucedas arbustivas, que comprende comunidades vegetales capaces

de tolerar un fuerte stress, debido a la inundación y al escaso desarrollo del suelo (fluvisol: depósitos de piedras, gravas y arenas). En conjunto, forman parte de esta serie diversos tipos de saucedas, pastizales inundables y herbazales higronitrófilos. Los arbustos y pequeños árboles de las saucedas tienen tallos y ramas flexibles que se doblan durante las crecidas. Por ejemplo, *Salix viminalis*, que se cultiva para cestería. Tienen además hojas pequeñas y alargadas, y gran potencial de reproducirse vegetativamente: las ramas rotas por la corriente pueden enraizar aguas abajo. Son comunidades pauciespecíficas, en las que sólo algunos terófitos cuyas semillas trae el agua y algunas hierbas adaptadas a la inundación pueden vivir:

b- lecho mayor: se inunda todos los años, pero durante cortos periodos, las crecidas más fuertes. Se da mayor edafogénesis. En esta zona se desarrollan bosques, formados por alisos, sauces arbóreos, chopos y álamos. Estos bosques ribereños son muy ricos en plantas trepadoras.

III- Llanura de inundación y parte alta del lecho mayor: espacio llano que únicamente se inunda durante las grandes avenidas episódicas. Corresponde a la serie de fresnedas y olmedas. El suelo tiene carácter hidromorfo, pero no sufre la erosión fluvial constante. En los países mediterráneos, es utilizado para los cultivos de regadío.

Conservación. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Uno de los valores ecológicos más importantes de la vegetación riparia es su función como elemento que interviene de forma destacada en el ciclo hidrológico del territorio. En este aspecto de tanta importancia, podemos distinguir tres apartados en cuanto a su valoración:

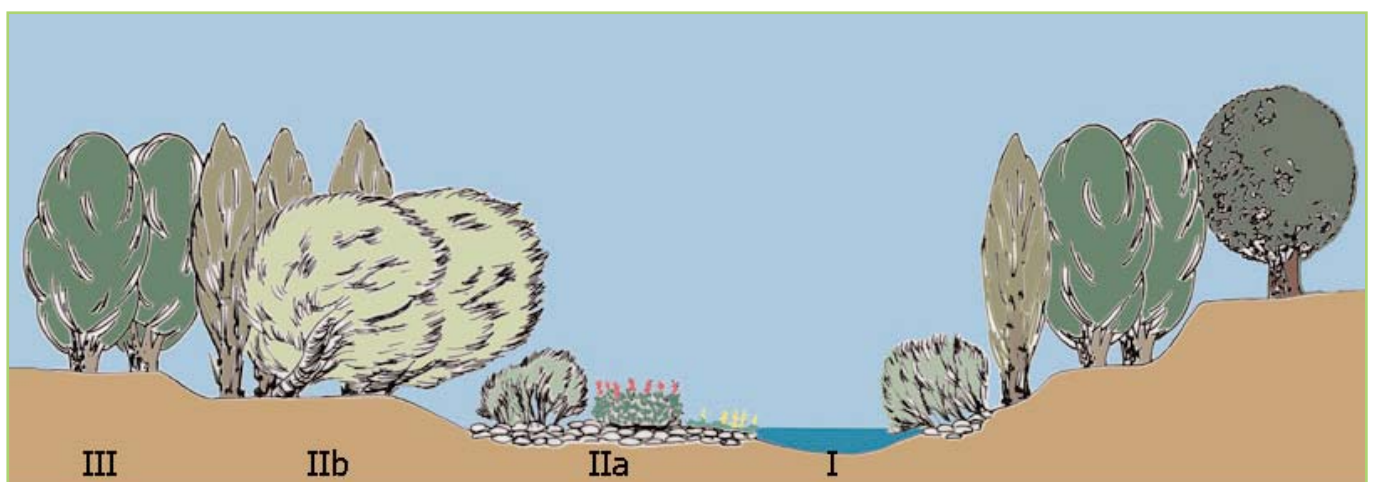


Figura 30. Entorno perifluvial: zonación de la vegetación. I. Canal de estiaje; II. Resto del lecho fluvial (IIa. Lecho menor; IIb. Lecho mayor); III. Llanura de inundación.

1. Regulación del ciclo hidrológico y freno de la erosión.

Una vegetación arbolada, con su potente y desarrollado sistema radicular; constituida en cada una de las dos orillas de cada río y riachuelo, a lo largo de prácticamente toda la red fluvial, con afluentes y subafluentes de enésimo grado, es un regulador de primera magnitud de la velocidad de la corriente del agua. El freno de millones de raíces al ímpetu de las aguas hace que la corriente se amortigüe y el drenaje de las aguas sea más lento. Ello resulta de particular importancia en situaciones de lluvias torrenciales causantes de inundaciones: una bajada demasiado rápida de las aguas desde los montes hacia los valles agrava las inundaciones en las zonas bajas. Por tanto, es evidente que el mantenimiento de los bosques de galería en las orillas de los ríos de toda la red fluvial, y particularmente en la red de cabecera, es uno de los criterios más juiciosos para prevenir inundaciones en los valles. Además, y por similares razones de mecánica de fluidos, un bosque ripario bien constituido es un excelente freno a la erosión por las aguas, porque no sólo defiende las márgenes del río del arranque de materiales, sino que propicia su sedimentación en los numerosos pequeños remansos que crea con sus raíces y ramas bajas en los bordes de la corriente. Asimismo hay que destacar en este sentido el importante papel de las saucedas de defensa ante las crecidas del río debido a la oposición que su denso ramaje ejerce al paso de agua, disminuyendo la velocidad de ésta y propiciando el depósito de elementos que enriquecen los suelos de vega.

2. Mantenimiento del equilibrio del ecosistema ripario. El río es un ecosistema de alta complejidad y funcionamiento propio, mucho más que un mero canal por donde discurre el agua que, procedente de las precipitaciones, vuelve al mar. Intervienen multitud de pequeños organismos que viven en las aguas, los peces, las algas, los anfibios, las plantas acuáticas sumergidas, las de los bordes del río, etc. Todos estos organismos funcionan de modo interrelacionado y, junto con las aguas corrientes o remansadas y la luz, la temperatura y otros factores, conforman el ecosistema ripario. El bosque de galería forma parte de este ecosistema ripario y sus funciones son esenciales para el buen funcionamiento del mismo. Aporta numerosos nutrientes con su hojarasca que cae en otoño, proyecta sombra sobre la superficie del agua impidiendo que suba en exceso la temperatura en los días cálidos del verano, con lo que conserva el equilibrio de los distintos componentes del sistema, cobija a multitud de pequeños organismos en los recovecos que forman las raíces en la orilla del río, salvándoles de ser arrastrados por las aguas río abajo en las riadas fuertes, aporta, en el caso de la aliseda, una importante cantidad de

nitrógeno al sistema gracias a la capacidad simbiótica que posee de formar nódulos con *Actinomyces*, y algunas otras más. No es posible mantener un ecosistema de río en un estado de calidad aceptable si no consta de su vegetación natural de riberas.

3. Mantenimiento de la biodiversidad. Los bosques riparios están formados por un muy alto número de especies de plantas vasculares, y poseen uno de los elencos florísticos más nutridos del entorno geográfico. Por otro lado, en este conjunto hay algunas especies que viven casi exclusivamente en ellos, por lo que su desaparición o merma importante conllevaría un riesgo de extinción local de dichas especies. Otro tanto sucede con la fauna vertebrada. En primer lugar, estos bosques protegen y son parte del hábitat en el que desarrollan su actividad elementos singulares y escasos de la fauna vasca asociada a sus cursos fluviales. Es el caso de la rana patilarga (*Rana iberica*), el murciélago de ribera (*Myotis daubentoni*) o el visón europeo (*Mustela lutreola*), todas ellas especies incluidas en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas de la Fauna y Flora Silvestre y Marina. Además, muchas especies de vertebrados forestales característicos del bosque húmedo de caducifolios han acantonado sus últimos efectivos en estos bosques ribereños ante la imponente recesión del arbolado autóctono en la mayor parte del territorio. Por último, el sistema radicular de los alisos forma pequeñas oquedades donde los cangrejos, las larvas de los insectos, las culebras acuáticas y los peces encuentran refugio, favoreciendo de este modo la conservación de la biodiversidad del ecosistema en su conjunto.

Dentro de las plantas, cabe destacar algunos helechos de gran rareza y fragilidad que se hallan vinculados al ambiente de la aliseda de los ríos cantábricos. Se trata de una serie de especies como *Woodwardia radicans* (catalogada de interés especial en el Catálogo Vasco de especies amenazadas) y otras menos vistosas que requieren un ambiente sombrío y con alta humedad, al tiempo que han de estar a salvo de heladas. Estas plantas tienen una gran importancia para la conservación de la diversidad vegetal también por su significación biogeográfica, pues presentan una distribución atlántico-macaronésica o incluso paleotropical, lo que nos habla de reliquias de una flora antigua adaptada a un clima subtropical, probablemente anterior al Pleistoceno. Además de la *Woodwardia*, hay que mencionar a *Hymenophyllum tunbrigense* (catalogada como rara), con una única localidad conocida en Vizcaya, *Culcita macrocarpa*, de la que se conocen sólo dos, así como *Trichomanes speciosum* (de interés especial) y *Stegnoگرامma pozoi*, algo más frecuentes, tal y como se documenta en el informe "Helechos Paleotropicales de la Comunidad Autónoma Vasca" realizado por la Sociedad de Ciencias Naturales de

Sestao. Estos helechos suelen hallarse en pequeños arroyos de barrancos y taludes rezumantes y oscuros, donde hay poca luz y alta humedad y las condiciones se mantienen bastante estables a lo largo de todo el año.

Otro helecho de interés, catalogado como vulnerable en el citado catálogo, es *Thelypteris palustris*, de distribución circumboreal, esto es, propio de las tierras frías y templadas del hemisferio norte. En la CAPV sólo se conocen dos poblaciones en la variante de barrancos silíceos de la geoserie cántabro-vascónica septentrional, otro motivo más para limitar las captaciones de agua y estudiar cuidadosamente los posibles efectos de proyectos urbanísticos o industriales que pudieran proponerse para la zona oriental de la costa guipuzcoana. Otros helechos incluidos en el listado de especies amenazadas, esta vez en la categoría de especie rara, son *Osmunda regalis* y *Dryopteris carthusiana*. En cuanto al helecho real, únicamente entran en esta categoría las poblaciones alavesas de Sobrón, que forman parte de la geoserie fluvial Castellano Cantábrica y Riojana. En cuanto a *Dryopteris carthusiana*, se trata de un helecho de distribución circumboreal que alcanza su límite meridional en la estrecha franja atlántica del norte de la Península Ibérica. En la CAPV vive en algunas alisadas pantanosas de las geoserias fluviales cántabro-vascónica septentrional y navarro-alavesa.

Otras plantas incluidas en el listado con la categoría de especie rara son *Soldanella villosa*, *Saxifraga clusii* y *Prunus lusitanica*. *Soldanella villosa* es un endemismo con distribución restringida al extremo occidental de los Pirineos, Guipúzcoa, Lapurdi y Navarra, y al extremo oriental de la Cordillera Cantábrica, en Cantabria y Vizcaya, donde habita en las orillas de arroyos silíceos, dentro de la geoserie fluvial cántabro-vascónica septentrional. *Saxifraga clusii* vive en los mismos ambientes, pero su límite de distribución occidental se sitúa en el este de Guipúzcoa. En cuanto al loro (*Prunus lusitanica*), este arbolillo tiene una distribución mediterráneo-atlántica en Europa, aunque su área global se califica de latemacaronésica, pues en las islas del Atlántico es donde tiene sus mejores representaciones. En la Península Ibérica es más abundante en el tercio occidental, y las localidades vascas (hasta el País Vasco francés) suponen el límite de distribución oriental para la especie; se conocen únicamente tres poblaciones, que viven en el fondo de barrancos abrigados y encajonados, sobre materiales silíceos.

Naturalmente, como se desprende de lo expuesto, todo el ecosistema ripario debe de ser una de las prioridades en materia de conservación: afecta de forma muy directa a la calidad de las aguas, al régimen hidrológico regional y a la biodiversidad. Como quiera que el estado



Reynoutria japonica

de conservación actual del mismo es muy deficiente y además tiende a empeorar en la medida que las modernas prácticas silvícolas a veces ignoran la presencia de las alisedas de los pequeños ríos y regatos, haciendo *tabula rasa* en sus plantaciones, violando el dominio fluvial, la situación con respecto a este tipo de hábitat es preocupante. Estas acciones están expresamente prohibidas por diversas regulaciones forales, las cuales incluso establecen la obligatoriedad de repoblar con alisos, sauces o fresnos las riberas de ríos y arroyos. Esta repoblación no conlleva ninguna dificultad debido a las condiciones favorables propias de estas plantas para la regeneración natural.

No sería razonable renunciar a tener la totalidad de los ríos con su ecosistema ripario en estado de naturalidad y desarrollo aceptables; ello por los servicios ambientales que aportaría y que ya hemos mencionado. No sólo se impone un riguroso control y protección de los bosques riparios supervivientes, sino que hay que abordar un vasto plan de restauraciones de los bosques de ribera que afecte, si no a toda, sí a la mayor parte de la red fluvial. Otra razón de peso para la conservación del ecosistema ripario en un buen estado de naturalidad es la prevención ante la creciente invasión por plantas alóctonas, que se extienden con gran rapidez en las orillas más alteradas. Sirva como ejemplo el caso de *Reynoutria japonica* en muchos de nuestros ríos y arroyos.

15. GEOSERIE FLUVIAL CÁNTABRO-VASCÓNICA SEPTENTRIONAL Y OVETENSE LITORAL DE LOS BOSQUES DE ALISOS (*Hyperico androsaemi-Alno glutinosae geosigmetum*)

[Geoserie edafohigrófila de cauces fluviales, cántabro-vascónica septentrional y ovetense litoral, termo-mesotemplada, hiperoceánica y semihiperoceánica, de aguas blandas o ligeramente duras, de los bosques de *Alnus glutinosa* con *Hypericum androsaemum*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta geoserie está distribuida en los distritos Ovetense, Santanderino-Vizcaíno y Vascónico Oriental de la subprovincia Cantabroatlántica. Ocupa los espacios perfluviales de los ríos cantábricos hasta prácticamente sus cabeceras entre la zona central de Asturias y el País Vasco Francés. Se pueden reconocer desde el nivel del mar hasta los 700 metros de altitud aproximadamente, no sobrepasando la divisoria de aguas, por lo que es una serie estrictamente de vertiente cantábrica. En la CAPV se encuentra profusamente representada en Vizcaya y Guipúzcoa, mientras que en Álava, se halla únicamente en la comarca de Aramaiona.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La geoserie fluvial de los bosques de alisos con *Hypericum androsaemum* es una geoserie edafohigrófila ligada a los cursos fluviales cantábricos; estos ríos presentan un régimen pluvial oceánico, definido por un periodo de aguas altas coincidente con la época invernal, entre Noviembre y Mayo, y una moderada reducción de las aportaciones estivales, que provoca un ligero estiaje. Existe por tanto una ligera oscilación del nivel de las aguas, que viene determinada por las precipitaciones, la capacidad de drenaje del lecho, la pendiente, etc., factores todos ellos que intervienen en el régimen hidrológico de cada cuenca.

Son ríos con recorridos cortos, encajados en valles estrechos, y en los que predominan los tramos de aguas rápidas propios de los cursos altos. Únicamente en los tramos que discurren por valles más amplios los ríos se remansan algo y el entorno perfluvial se amplía, formando una vega más ancha. Esta tendencia se acentúa en el tramo final de los ríos, en los que incluso pueden adquirir un curso más o menos divagante, formando humedales y marismas en sus desembocaduras, como en el caso del Nervión-Ibaizabal, Oka en Urdaibai, Deba, Urola, Oria, Urumea y Bidasoa.

El bioclima correspondiente a esta geoserie es templado oceánico (semihiperoceánico) e hiperoceánico, de termotipo termo-mesotemplado y ombrotipo húmedo-hiperhúmedo.

Variabilidad

- variante típica de valles más o menos amplios.
- variante de barrancos y arroyos calizos.
- variante de barrancos silíceos.
- variante semipantanosa.

Series de la que consta:

A- Faciación temporihigrófila de la serie asturiano-vascónica de los bosques de fresnos excelsos y robles (*Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris sigmetum*).

B- Serie fluvial cántabro-vascónica septentrional y ovetense litoral de los bosques de alisos (*Hyperico androsaemi-Alno glutinosae sigmetum*).

C- Serie fluvial asturiano-vascónica de las saucedas blancas (*Salici angustifolio-albae sigmetum*).

D- Permaseries acuáticas y helofíticas

Descripción de las series de vegetación

A- Faciación temporihigrófila de la serie asturiano-vascónica de los bosques de fresnos excelsos y robles (*Polysticho setiferi-Fraxino excelsioris sigmetum*).

Esta faciación se desarrolla en los suelos de vega de la variante de valles más o menos amplios de la geoserie.

Estos suelos de vega se inundan periódicamente en las grandes crecidas, y quedan temporalmente encharcados a menudo por la elevación del nivel freático. La dominancia del fresno sobre el roble y la abundancia de ciertos helechos (*Athyrium filix-femina*, *Phyllitis scolopendrium*...) y otras plantas higrófilas, como *Carex remota* y *Carex pendula*, diferencia las variantes más húmedas de esta facción temporihigrófila de la más mesofítica.

B- Serie fluvial cántabro-vascónica septentrional y ovetense litoral de los bosques de alisos (*Hyperico androsaemi-Alno glutinosae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La serie de los bosques de alisos se desarrolla en las orillas de ríos, sobre suelos casi permanentemente encharcados, con todos los espacios intersticiales entre los granos de la fracción mineral llenos de agua. Si es así, no están llenos de aire y, como el agua del río tiene poco oxígeno disuelto, éste se acaba pronto consumiendo por los microorganismos; en poco tiempo, estos suelos encharcados se quedan en unas condiciones llamadas anóxicas, o de falta de oxígeno. Esto tiene unas consecuencias muy importantes para la vida de los seres del suelo y también para la supervivencia de las raíces de algunas plantas que necesitan del oxígeno para cumplir sus procesos vitales. Las aguas que corren por estos ríos suelen ser generalmente blandas, aunque a veces puedan presentar cierta dureza por haber pasado por una zona caliza. A causa de la turbulencia llevan disuelta una cierta cantidad de oxígeno, lo que hace que los suelos de las riberas reciban un modesto aporte de oxígeno disuelto en el agua.

Este no es el caso de las depresiones pantanosas donde las aguas están quietas. Aquí, las condiciones de anoxia son aún más extremas y además la quietud de las aguas hace que no haya arrastres mecánicos en superficie. El suelo encharcado, sin oxígeno, es muy distinto del aireado; resulta un hábitat muy favorable para las plantas y otros organismos que requieren mucha agua en el suelo pero lo es poco para aquellas que necesitan un suelo oxigenado o prefieren condiciones de mayor sequedad. Además, la materia orgánica que se deposita en el suelo, habrá de descomponerse por vía reductora en vez de la oxidante, lo que favorece la formación de turba, o masa de materia orgánica a medio descomponer, que tiende a acumularse en el suelo por las condiciones de estancamiento. Las formas que aparecen en estos suelos afectados por el encharcamiento en agua de sus horizontes reciben el nombre de fenómenos de hidromorfía, y estos suelos se conocen como suelos hidromorfos.

En las condiciones normales con aguas no estancadas, la acción mecánica de la corriente del agua es capaz de

arrastrar buena parte de los elementos acumulados sobre el lecho. Esta acción causa una renovación de muchos componentes superficiales del suelo, arrastrando algunos de los que había antes y depositando nuevos, en una renovación momentánea que mantiene un equilibrio dinámico en el ecosistema de la aliseda. La corriente, además, es un elemento fundamental en la dispersión de los propágulos de numerosas especies, que viajan arrastradas por ella río abajo, como es el caso del propio aliso o los sauces.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie es una aliseda cántabro-vascónica septentrional y ovetense fluvial de aguas blandas o ligeramente duras. El bosque de alisos, perteneciente a la asociación *Hyperico androsaemi-Alnetum glutinosae*, es intrincado y espeso, lo que motiva su carácter sombrío. Esta oscuridad del sotobosque se ve mitigada por la disposición de la aliseda en forma de galería a lo largo de las orillas de los ríos, lo que determina su apertura a la luz por el lado de la corriente, causando una asimetría transversal entre el costado del río, más luminoso, frente al opuesto, cerrado por el bosque adyacente. En los cursos de agua encajados existe un incremento extra de sombra. Debido a la angostura de muchos de los valles, la aliseda apenas alcanza una anchura de una o dos filas de alisos en la mayoría de los casos. Sin embargo, en función de la geomorfología y del tipo de sustrato, se distinguen distintas variantes de la aliseda, ligadas a su vez a las cuatro variantes de la geoserie fluvial. Así, en algunas situaciones, como depresiones que se encharcan permanentemente, etc. las alisedas ocupan mayor extensión. En tales casos, poco numerosos debido a la abrupta morfología del territorio vasco y a sus peculiaridades litológicas, se desarrolla la variante semipantanosas. El caso contrario es el de los barrancos de aguas rápidas y lechos rocosos, tanto de calizas como de areniscas y pizarras.

El dosel arbóreo, formado casi en exclusiva por alisos, con algún fresno (*Fraxinus excelsior*) y algún sauce (*Salix atrocinerea*), es denso. El aliso (*Alnus glutinosa*), como especie muy exigente en humedad del suelo pero capaz de vivir en sustratos que pueden ser muy pobres en nutrientes, establece una asociación simbiótica con una bacteria del género *Actinomyces* capaz de fijar nitrógeno atmosférico (una habilidad que presentan pocos organismos), desarrollando unas tumores o nódulos en las raíces. Con ellos el aliso, en combinación con su asociado, fija el nitrógeno que necesita para desarrollarse él mismo y para enriquecer el suelo del bosque de este valioso nutriente. En la variante de barrancos calizos de aguas torrenciales el estrato arbóreo está formado por



Aliseda

fresnos y olmos de montaña (*Ulmus glabra*), y falta o es muy escaso el aliso.

Los estratos subarbóreos están desarrollados con profusión a causa de la abundancia en agua y nutrientes del suelo sobre el que vive la aliseda. El elemento arbustivo es numeroso y abundante, con muchas especies espinosas que hacen penoso el tránsito por ella. Las lianas también son abundantes, con gran participación de la hiedra que trepa por muchos de los troncos. Por debajo, hay un rico estrato herbáceo en el que destacan los cárices gigantes y numerosos helechos, entre muchas otras especies.

El elemento lianoide está formado por *Clematis vitalba*, *Hedera helix* y *Tamus communis*, mientras que el arbustivo lo está por *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana* (especialmente abundante en la variante de barrancos calizos), *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Rubus ulmifolius*, *Sambucus nigra*, etc. Otros como *Frangula alnus* son especialmente frecuentes en la variante de barrancos silíceos.

El componente herbáceo es muy numeroso y en él intervienen algunas de las especies genuinas de la aliseda, como *Carex pendula*, *Carex remota*, *Circaea lutetiana*, *Festuca gigantea*, *Myosotis lamottiana*, *Primula elatior* o

Silene dioica. Otras especies de mayor amplitud ecológica son *Ajuga reptans*, *Athyrium filix-femina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Dryopteris affinis*, *Dryopteris borrieri*, *Euphorbia amygdaloides*, *Geranium robertianum*, *Hypericum androsaemum*, *Lamium galeobdolon*, *Lathraea clandestina*, *Lysimachia nemorum*, *Oxalis acetosella*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum setiferum*, *Potentilla sterilis*, *Stellaria holostea*, *Viola reichenbachiana*, etc.

Otras herbáceas como *Carex laevigata*, *Sibthorpia europaea* y *Wahlenbergia hederacea* son frecuentes en las alisedas de barrancos silíceos, mientras que *Carex paniculata* subsp. *lusitanica* y *Dryopteris carthusiana* están ligadas a las alisedas semipantanosas, en las que son especialmente abundantes las plantas propias de humedales, como *Agrostis stolonifera*, *Angelica sylvestris*, *Glyceria fluitans*, *Equisetum telmateia*, *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Hypericum tetrapterum*, *Juncus effusus*, *Mentha aquatica* y *Poa trivialis*.

En las alisedas de las zonas costeras, donde los fríos invernales se atenúan notablemente, hay algunos helechos de gran tamaño que se refugian en las húmedas frondosidades de estos bosques. Es el caso de *Woodwardia radicans* y *Osmunda regalis*, presentes con

diferente abundancia y frecuencia en las alisedas de Vizcaya y Guipúzcoa, así como de *Culcita macrocarpa*, mucho más rara. Otros helechos mucho más pequeños y en situación de gran fragilidad son *Hymenophyllum tunbrigense*, *Stegnogramma pozoi* y *Trichomanes speciosum*. De su situación e importancia hablaremos más adelante.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

Tras la desaparición de la aliseda cántabro-vascónica septentrional se instalan en su terreno los siguientes tipos de vegetación:

- 1- Una saucedada de *Salix atrocinerea* con fresnos, saúcos y numerosas zarzas, que se puede considerar como una versión degradada de la misma aliseda y constituye su orla o manto forestal. Es posible reconocer esta vegetación en las riberas de los ríos en las que la aliseda ha sido destruida y luego se ha producido un abandono, como sucede a menudo con las acciones que se realizan en relación con los cultivos madereros.
- 2- Un conjunto de comunidades herbáceas de distinto aspecto y composición que se instalan dependiendo de las condiciones locales que propicie el hombre. El que haya una u otra comunidad dependerá del manejo antrópico: grado de pastoreo, de nitrificación, de pisoteo, etc. Algunas de ellas se desarrollan en sus claros y bordes, mientras que otras aparecen tras la destrucción de la vegetación potencial.
 - juncales de *Juncus conglomeratus* y *Juncus effusus* (*Loto-Juncetum conglomerati* en la variante de valles, comunidad de *Scutellario minoris-Juncetum effusi* en la variante de barranco silíceo y en la semipantanososa) y juncales nitrófilos (*Mentha suaveolentis-Juncetum inflexi*).
 - comunidades megafórbicas con *Angelica sylvestris*, *Eupatorium cannabinum* o *Filipendula ulmaria* (*Oenanthe crocatae-Filipenduletum ulmariae*, *Picridio-Eupatorietum cannabini* con *Equisetum telmateia*).
 - Orlas herbáceas: comunidades megafórbicas de bordes de torrente (*Chaerophyllo hirsuti-Valerianetum pyrenaicae*), comunidades de aguas nacientes (*Cardamino flexuosae-Chrysosplenietum oppositifolii*, *Saxifrago clusii-Soldanelletum villosae*), orlas escionitrófilas (*Circaeetum lutetianae*, comunidad de *Polygonum hydrophyllum*).

C- Serie fluvial asturiano-vascónica de las saucedas blancas (*Salix angustifolia-albae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

Los ríos que discurren por valles más o menos amplios, de corriente lenta, presentan ya tramos de deposición de

materiales de pequeño tamaño que forman pequeñas playas arenosas. Sobre estos depósitos se instala la serie del sauce blanco, adaptada a la prolongada inundación y a la continua erosión con los consiguientes arrastres de materiales finos y materia orgánica durante las crecidas. Ello determina el desarrollo de un suelo poco evolucionado de tipo fluvisol, de carácter bastante mineral, si bien nitrificado por los aportes del río.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie corresponde a una saucedada blanca arborescente asturiano-vascónica, termo-mesotemplada (*Salicetum angustifoliae-albae*). La continua perturbación que sufre el hábitat da lugar a formaciones abiertas y luminosas, que no son capaces de crear verdaderas condiciones nemorales en el sotobosque. La estructura es por tanto bastante simple, con un estrato arbóreo de pequeño porte y discontinuo formado por sauces blancos (*Salix alba*) y, más raramente, mimbreras frágiles (*Salix fragilis*) y un estrato arbustivo algo más denso constituido por individuos jóvenes de sauce blanco, aliso y fresno, junto con sauces arbustivos como *Salix atrocinerea*, *Salix purpurea* subsp. *lambertiana* y *Salix triandra* subsp. *discolor*.

Todos estos sauces y mimbreras están perfectamente adaptados al hábitat, pues presentan tallos y ramas flexibles que presentan poca resistencia a la corriente, por lo que se rompen con dificultad. En caso de romperse, al ser arrastradas corriente abajo son capaces de enraizar y dar nuevos individuos, por lo que los sauces aprovechan esta coyuntura para reproducirse vegetativamente. Su alta capacidad colonizadora es facilitada también por la alta producción de semillas, que son dispersadas por el viento, para lo que están provistas de largos pelos.

Además de algunas especies nemorales como *Brachypodium sylvaticum*, *Festuca gigantea* y *Rumex sanguineus*, el estrato herbáceo está compuesto mayormente por especies higrófilas e higrónitrófilas propias de los depósitos fluviales, cuyas semillas llegan a estas playas arrastradas por la corriente: *Agrostis stolonifera*, *Cyperus eragrostis*, *Equisetum arvense*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Polygonum persicaria*, *Potentilla reptans* *Solanum dulcamara* y *Urtica dioica*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

La primera etapa la constituye una saucedada arbustiva de carácter pionero, en la que domina *Salix purpurea* subsp. *lambertiana*, con el mismo cortejo florístico que la cabeza de serie en su estrato herbáceo. En sus claros y en las



Ranunculus penicillatus

playas aún no colonizadas por la sauceda se desarrollan pastizales inundables de *Agrostis stolonifera* y de *Paspalum paspalodes*, herbazales higrónitrófilos con *Calystegia sepium*, *Cyperus longus*, *Helianthus x laetiflorus* y *Lythrum salicaria*, y las comunidades terofíticas pioneras de *Bidentetea*, con *Bidens frondosa*, *B. tripartita*, *Polygonum hydro Piper*, *P. lapathifolium*, *P. persicaria* y *Xanthium italicum*.

D- Permaseries acuáticas y helofíticas

Englobamos en este apartado al conjunto de comunidades acuáticas y helofíticas de carácter permanente que se desarrollan dentro del cauce del río. La mayor parte de ellas únicamente aparecen en la variante de valles más o menos amplios de la geoserie. Como excepción podemos señalar la comunidad acuática formada por *Potamogeton polygonifolius*, con *Potamogeton densus*, en pocillos de los barrancos silíceos, y el masiegar de *Cladium mariscus* en los cauces estancados orlados por las alisedas semipantanosas.

En lo que respecta a las comunidades acuáticas reófilas o de aguas corrientes, en algunos tramos de aguas más o menos rápidas y oxigenadas, sobre lechos pedregosos,

se desarrolla una comunidad de *Ranunculus penicillatus*, que es especialmente vistosa durante la floración, pues sus numerosas florecillas blancas flotan sobre el agua. En zonas más remansadas encontramos comunidades sumergidas formadas por diferentes especies del género *Potamogeton* (*P. crispus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*) y *Zannichellia*, acompañadas en ocasiones por lentejas de agua (*Lemna gibba*, *L. minor*).

Las comunidades de helófitos son las constituidas por especies que crecen con la base sumergida en el agua, pero que mantienen emergidas sus flores y la mayor parte del aparato vegetativo. Algunas son propias de lechos rocosos en tramos de corriente rápida, como las comunidades de cárices de la asociación *Eupatorio cannabini-Caricetum elatae*, mientras que los carrizales y espadañales de la asociación *Typho-Phragmitetum australis* se desarrollan en zonas más remansadas, generalmente sobre materiales más finos. En los arroyos y ríos más pequeños las aguas someras son colonizadas por berberas con pequeños helófitos como *Apium nodiflorum*, *Glyceria declinata*, *Rorippa nasturtium-aquaticum* y *Veronica beccabunga* (*Glycerio declinatae-Apietum nodiflori*) y por comunidades sumergidas de *Callitriche stagnalis*.

Las comunidades de platanarias (*Glycerio fluitantis-Sparganietum neglecti*) son abundantes también en las orillas tanto de arroyos como de ríos, así como las formaciones de *Phalaris arundinacea* a menudo con *Leersia orizoides*, en los lechos que emergen durante el estío.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

El aliso ha sido objeto de explotación por algunas de sus propiedades particulares. La más sobresaliente es la que tiene su madera, rápidamente putrescible cuando le da el aire pero muy duradera cuando permanece sumergida en agua. Ello ha hecho de la madera de aliso un material inapreciable en la cimentación de las obras que se han erigido sobre terreno encharcado, como es el caso de la misma ciudad de Venecia. Además, su madera ha proporcionado el mejor carbón para la fabricación de la pólvora y sus piñas han sido usadas para fabricar tinta gracias a la gran cantidad de tanino que tienen, al igual que su corteza, que también se usó para teñir de negro.

En la actualidad es una especie poco apreciada, con una madera casi carente de usos, lo que le hace ser minusvalorada a la hora de las estimaciones de la riqueza forestal de un territorio. Se utiliza para poblar zonas pantanosas o terrenos esquilados y faltos de nutrientes si son suficientemente húmedos, aprovechando su capacidad fijadora de nitrógeno.

Una de las especies más vistosas y notables que se presenta en la aliseda es el helecho real (*Osmunda regalis*), también llamado trumonira, una planta importante en la sociedad rural tradicional. En medicina popular ha sido utilizado como planta antirraquítica, lo cual ha sido corroborado posteriormente por la ciencia por su riqueza en vitaminas. Además se le atribuyen ciertas propiedades mágicas, de suerte que en algunas zonas del País Vasco, la trumonira se recoge el día de San Juan y se guarda en el zaguán de la casa, donde se mantiene durante todo el año para que absorba los seres malignos; al año siguiente se quema durante la noche de San Juan. También existe la costumbre de quemar esta planta junto con laurel a la puerta del caserío durante las tormentas para protegerlo de los rayos.

El uso tradicional de los terrenos húmedos pertenecientes a esta geoserie (sobre todo la fresneda temporihigrófila y la aliseda) ha sido la horticultura y los prados, con una preponderancia mayor de los últimos en los valles medios y altos y una tendencia a suplantar a las tierras de labor en los tiempos recientes. Las huertas de estos terrenos, particularmente las ribereñas de las rías (tramo final del río, donde se hace notar la influencia de las mareas) en las que la salinidad se deja notar un poco, resultan ser de extraordinario valor por la calidad de sus productos. Más reciente-

mente se ha extendido el cultivo de especies arbóreas, sobre todo de plátanos (*Platanus hispanica*), tanto en la serie de la aliseda como de la fresneda temporihigrófila.

El uso de la serie de las saucedas blancas se limita a la utilización de los mimbres para cestería y otras labores artesanales.

16. GEOSERIE FLUVIAL NAVARRO-ALAVESA Y CÁNTABRA MERIDIONAL DE LOS BOSQUES DE ALISOS (*Lonicera xylostei*-*Alno glutinosae geosigmetum*)

[Geoserie edafohigrófila de cauces fluviales, navarro-alavesa y cántabra meridional, meso-supratemplada, oceánica, de aguas ligeramente duras o duras, de los bosques de *Alnus glutinosa* con *Lonicera xylosteum*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta geoserie está distribuida en los distritos Navarro-Alavés y Cántabro meridional del sector Cántabro-Vascónico. Ocupa los espacios perifluviales de los afluentes del Ebro desde sus cabeceras hasta su entrada en la región Mediterránea, entre el norte de Burgos y sur de Cantabria hasta el río Irati en Navarra. Se desarrolla también en el curso alto de algunos ríos cantábricos de las comarcas alavesas y burgalesas de Ayala, Orduña y Mena. El rango altitudinal general de la geoserie va de los 250 m en los ríos cantábricos hasta los 900 m. En la CAPV se encuentra representada sobre todo en Álava; los ríos más importantes con presencia de esta geoserie son el Bayas (hasta Subijana), el Zadorra (hasta Vitoria), el Inglares y los tramos altos del Ayuda, el Cadagua y el Nervión. En Vizcaya su presencia se limita a la comarcas de Orduña y Otxandío. En Guipúzcoa la geoserie está ausente.

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La geoserie fluvial de los bosques de alisos con *Lonicera xylosteum* es una geoserie edafohigrófila ligada a los cursos fluviales de la cuenca del Ebro en sus tramos altos; estos ríos presentan un régimen pluvial oceánico, definido por un periodo de aguas altas coincidente con la época invernal, entre Noviembre y Mayo, y una reducción de las aportaciones estivales, que provoca un estiaje más marcado que en los ríos cantábricos.

Estos ríos surcan en general valles más amplios que los cantábricos, alternándose tramos de aguas rápidas, sobre todo en zonas de desfiladeros, con otros de aguas más calmas. En consecuencia, el entorno perifluvial es en general más complejo que en los valles cantábricos.

El bioclima correspondiente a esta geoserie es templado oceánico, de termotipo meso-supratemplado y ombrotipo húmedo.

Serie de la que consta:

A- Serie fluvial navarro-alavesa y cántabra meridional de los bosques de fresnos excelsos (*Carici pendulae-Fraxino excelsioris sigmetum*).

B- Serie fluvial navarro-alavesa y cántabra meridional de los bosques de alisos (*Lonicero xylostei-Alno glutinosae sigmetum*).

C- Serie mediterránea ibérica central y navarro-alavesa de las saucedas angustifolias de cauces fluviales y arroyos (*Salici discoloro-angustifoliae sigmetum*).

D- Permaseries acuáticas y helofíticas.

Descripción de las series de vegetación

A- Serie fluvial navarro-alavesa de los bosques de fresnos excelsos (*Carici pendulae-Fraxino excelsioris sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima y sustrato)

La serie de los bosques de fresnos se desarrolla sobre suelos de vega temporalmente inundados en los ríos de más caudal, en cuyo caso se sitúa en una banda externa a la serie de las alisedas, mientras que en arroyos y pequeños ríos de poco caudal constituye la única serie arbolada de la geoserie. En este último caso, estos pequeños cursos fluviales presentan a menudo un lecho de calizas que facilitan la desecación del cauce durante el estiaje, lo que impide el desarrollo de la serie de los bosques de aliso.

Al inundarse sólo en las grandes crecidas el suelo presenta un grado de desarrollo apreciable, pues la acción de arrastre de la corriente no es suficiente para impedir la edafogénesis.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie es una fresneda fluvial navarro-alavesa y cántabra meridional de aguas ligeramente duras o duras, de la asociación *Carici pendulae-Fraxinetum excelsioris*. Se trata de un bosque de fresnos con arces menores de estructura compleja y alta densidad, extremadamente rico en especies. El estrato arbóreo está dominado por fresnos (*Fraxinus excelsior*) y arces (*Acer campestre*), y en ocasiones tilos de hoja grande (*Tilia platyphyllos*), alisos (*Alnus glutinosa*) y olmos de montaña (*Ulmus glabra*). En las zonas de cabecera son también abundantes las hayas (*Fagus sylvatica*), mientras que en los tramos más bajos participa también el fresno de origen híbrido *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*. En el estrato arbustivo, bastante denso, abundan sauces (*Salix atrocinerea*), avellanos (*Corylus avellana*), y otros arbustos de menor porte como *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *C. laevigata*, *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*, *Viburnum lantana* y *V. opulus*. También

son abundantes las lianas, como *Clematis vitalba*, *Hedera helix* y *Tamus communis*. El estrato herbáceo es rico en especies nemorales, tanto de los bosques de ribera como de los bosques mesofíticos: *Ajuga reptans*, *Alliaria petiolata*, *Angelica sylvestris*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus ramosus*, *Campanula trachelium*, *Carex pendula*, *C. sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Conopodium pyrenaicum*, *Crepis lampsanoides*, *Deschampsia cespitosa*, *Elymus caninus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca gigantea*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Hesperis matronalis* subsp. *candida*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Poa nemoralis*, *Primula elatior*, *Silene dioica*, *Stachys sylvatica*, *Veronica montana*, *Vicia sepium* y *Viola reichenbachiana*. Destaca la presencia en algunas de estas fresnedas de las ranunculáceas *Aconitum napellus* subsp. *vulgare*, *Anemone ranunculoides*, *Isopyrum thalictroides* y *Ranunculus auricomus*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros y orlas de las fresnedas se desarrollan espinares y zarzales de la asociación *Rhamno catharticae-Crataegetum laevigatae* y herbazales megafórbicos con *Filipendula ulmaria*, *Aconitum napellus* subsp. *vulgare* y *Lilium martagon* pertenecientes a la asociación *Ranunculo acris-Filipenduletum ulmariae*.

La degradación de las fresnedas conlleva el desarrollo de formaciones de avellanos y sauces atrocinientos con arces, que indican un abandono y una regeneración natural de la serie. Estas avellanadas e incluso las fresnedas llevan una orla escionitrófila con ortigas (*Urtica dioica*), *Anthriscus sylvestris* y *Lamium maculatum* de la asociación *Galio aparines-Anthriscetum sylvestris*. Si el manejo se mantiene, las comunidades sustituyentes corresponden a juncales de *Juncus effusus* o de *Scirpoides holoschoenus*, que en los lugares más fangosos son sustituidos por juncales nitrófilos de *Juncus inflexus* y en los más pisoteados y compactados por gramales de la asociación *Trifolio fragiferi-Cynodontetum dactyli*.

B- Serie fluvial navarro-alavesa y cántabra meridional de los bosques de alisos (*Lonicero xylostei-Alno glutinosae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

La serie navarro-alavesa, y cántabra meridional de los bosques de alisos se asemeja notablemente en cuanto al hábitat a la cántabro-vascónica septentrional, por lo que los suelos presentan características similares. La serie se desarrolla igualmente en las orillas de ríos, sobre suelos casi permanentemente encharcados, si bien las aguas que corren por estos ríos suelen ser más duras. La acción mecánica de la corriente provoca una acción de arrastre

que renueva muchos componentes superficiales del suelo. La corriente, además, es un elemento fundamental en la dispersión de los propágulos de numerosas especies, que viajan arrastradas por ella río abajo, como es el caso del propio aliso o los sauces.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie es una aliseda navarro-alavesa y cántabro meridional fluvial de aguas ligeramente duras o duras. La aliseda es un bosque de galería denso e intrincado perteneciente a la asociación *Lonicero xylostei-Alnetum glutinosae*. Para su establecimiento es necesario un caudal con pocas fluctuaciones y un estiaje no muy acusado, por lo que únicamente se desarrolla en los ríos de cierta entidad, donde ocupa una estrecha franja de la orilla. El dosel arbóreo, formado por alisos y fresnos excelsos (*Fraxinus excelsior*), es denso. Participan también en este estrato arces y *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*. El estrato arbustivo es muy rico, con un substrato más alto formado por sauces atrocentientos y avellanos, y uno inferior con *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*, *Viburnum lantana* y *V. opulus*. Las lianas son tam-

bién abundantes, entre ellas, *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Humulus lupulus* y *Tamus communis*. En el estrato herbáceo destaca la rareza de helechos, tan abundantes en la aliseda cántabro-vascónica septentrional, con la que comparte numerosas herbáceas como *Angelica sylvestris*, *Arum italicum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex pendula*, *C. remota*, *Festuca gigantea*, *Filipendula ulmaria*, *Geum urbanum*, *Lamium galeobdolon*, *Lathraea clandestina*, *Melica uniflora*, *Primula elatior* y *Viola reichenbachiana*. Además se presentan en estas alisedas otras que faltan o son raras en las de los ríos cantábricos, como *Bromus ramosus*, *Conopodium pyrenaicum*, *Deschampsia cespitosa* y *Elymus caninus*.

En algunos arroyos de los montes de Izkiz se puede distinguir una variante pantanosa de la aliseda, que está a veces en contacto con turberas. En esta aliseda, desarrollada en topografías llanas, destaca la alta cobertura en el sotobosque de *Carex paniculata* subsp. *lusitanica*, acompañado por *Dryopteris carthusiana*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Scutellaria minor* y las plantas típicas de las alisedas.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros y orlas de estas alisedas se desarrollan los mismos herbazales megafórbicos de *Filipendula ulmaria*



Solano-Epilobietum hirsuti

que en las fresnedas, mientras que en la orla interna encontramos en ocasiones comunidades de aguas nacientes (*Cardamino flexuosae-Chrysosplenietum oppositifolii*).

Su degradación conlleva también el desarrollo de formaciones de avellanos y sauces atrocentiosos, y como comunidades sustituyentes podemos encontrar juncales de *Juncus effusus* y de *Scirpoides holoschoenus* o los nitrófilos de *Juncus inflexus*.

C- Serie mediterránea ibérica central y navarro-alavesa de las saucedas angustifolias de cauces fluviales y arroyos (*Salici discoloro-angustifoliae sigmetum*)

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

Esta serie ocupa los lechos rocosos calizos de las cabezeras de los ríos y arroyos tributarios del Ebro, además de las playas de cantos de los ríos más grandes en sus tramos medios, tanto en la región Eurosiberiana (dentro de esta geoserie) como en la Mediterránea (dentro de la geoserie fluvial castellano cantábrica y riojana). La fuerza del agua, continua en los tramos de cabecera, y durante las crecidas en los tramos medios, provoca el arrastre de los materiales más finos: arcillas, limos e incluso arenas, por lo que se depositan los más gruesos: cantos e incluso bloques, formándose suelos pedregosos de tipo fluvisol.

Estas playas pedregosas y lechos rocosos forman un hábitat especialmente duro, en el que se combinan los violentos embates del agua durante las crecidas de invierno y primavera, con sus efectos erosivos y abrasivos, y la sequedad y el caldeamiento durante el estiaje.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie corresponde a una saucedá arbustiva mediterránea-ibérica-central y navarro-alavesa, meso-supramediterránea y mesotemplada (*Salicetum discoloro-angustifoliae*). Se trata de formaciones arbustivas bastante densas y sin embargo luminosas; la continua perturbación que sufre el hábitat provoca que estas saucedas densas y maduras se desarrollen en mosaico con zonas más abiertas e incluso despejadas. La estructura es bastante simple, con un estrato arbustivo formado por mimbreras, entre las que dominan *Salix eleagnos* subsp. *angustifolia* y *Salix purpurea* subsp. *lambertiana*, acompañadas por *Salix triandra* subsp. *discolor* e individuos jóvenes de sauces arbóreos (*Salix alba*, *S. fragilis*, *S. x rubens*) y alisos y fresnos. Estas mimbreras son capaces de resistir la fuerza del agua en las crecidas debido a sus tallos y ramas flexibles que ofrecen poca resistencia a la corriente.

El estrato herbáceo está compuesto mayormente por especies higrófilas e higrónitrófilas propias de los depósi-

tos fluviales, cuyas semillas llegan a estas playas arrastradas por la corriente: *Agrostis stolonifera*, *Calystegia sepium*, *Equisetum arvense*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *M. longifolia*, *Polygonum lapathifolium*, *Potentilla reptans*, *Solanum dulcamara*, etc.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros de la saucedá y en las cascajeras aún no colonizadas por ella se desarrollan pastizales inundables de *Agrostis stolonifera* (*Rorippo sylvestris-Agrostietum stoloniferae*) o de *Paspalum paspalodes* (*Paspalo-Polypogonetum viridis*) y herbazales higrónitrófilos con *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Lythrum salicaria*, *Mentha longifolia* y *Solanum dulcamara* (*Solano dulcamarae-Epilobietum hirsuti*). Las comunidades de carácter más pionero son los herbazales de terófitos de la asociación *Xanthio-Polygonetum persicariae*, poco frecuentes y empobrecidos en esta geoserie.

D- Permaserie acuáticas y helofíticas

Al igual que en la geoserie de los ríos cantábricos, en esta geoserie la comunidad acuática de carácter más reófilo, esto es, que vive en las zonas con más corriente del río, sobre lechos pedregosos, es la formada por *Ranunculus penicillatus*, que en los remansos da paso a una comunidad de grandes elodeidos con *Potamogeton lucens*, *P. crispus* y/o *P. perfoliatus*, que enraizan en sustratos más limosos. En estas zonas de aguas calmas también pueden desarrollarse grandes masas de lentejas de agua (*Lemna gibba*, *L. minor*). Las orillas de estos ríos son el hábitat apropiado para el desarrollo de los carrizales y espadañales de la asociación *Typho-Phragmitetum*, cuya facies más pionera, dominada por *Schoenoplectus lacustris*, puede colonizar los lechos rocosos casi totalmente si las aguas son someras, en mosaico con las comunidades de *Carex elata* que crecen en zonas del lecho un poco más elevadas o sobre bloques aflorantes. En ocasiones las formaciones de platanarias (*Sparganium erectum*) sustituyen a estas comunidades de grandes helófitos, sobre todo en los ríos más pequeños; también podemos encontrar herbazales helofíticos dominados por *Phalaris arundinacea*.

En los cursos agua de poco caudal, en el cauce somero se desarrollan formaciones de pequeños elodeidos como *Zannichellia peltata*, de la asociación *Groenlandio densae-Zannichellietum peltatae*, que en las orillas contactan con las berreras de la asociación *Glycerio declinatae-Apietum nodiflori*, que dado que se trata de formaciones heliófilas únicamente se desarrollan si el bosque de ribera ha sido eliminado.

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Si bien el aliso ha sido objeto de explotación, sobre todo por su madera, en la actualidad es una especie poco apreciada, lo que le hace ser minusvalorada a la hora de las estimaciones de la riqueza forestal de un territorio.

El fresno es muy apreciado por su madera dura y tenaz, excelente para fabricar diversos utensilios, como varas y mangos de herramientas. Asimismo sus hojas se han utilizado como forraje para el invierno, especialmente para el ganado lanar.

El uso tradicional de los terrenos húmedos pertenecientes a esta geoserie (sobre todo la fresneda) ha sido la horticultura y los prados.

El uso de la serie de las saucedas arbustivas está ligado a la utilización de las mimbreras para cestería y, en algunos lugares, las ramas frondosas para la alimentación invernal del ganado.

17. GEOSERIE FLUVIAL CASTELLANO CANTÁBRICA Y RIOJANA DE LOS BOSQUES DE ALISOS (*Humulo lupuli-Alno glutinosae geosigmetum*)

[Geoserie edafohigrófila de cauces fluviales, castellano cantábrica y riojana, meso-supramediterránea, de aguas ligeramente duras o duras, de los bosques de *Alnus glutinosa* con *Humulus lupulus*]

Distribución. Biogeografía, distribución general y en la CAPV

Esta geoserie está distribuida en los sectores Castellano Cantábrico y Riojano (y, dentro del distrito Navarro-Alavés, también en la Cuenca de Pamplona), en los que ocupa los espacios perifluviales de los afluentes del Ebro desde su entrada en la región Mediterránea y del mismo río Ebro desde la comarca de las Merindades hasta las cercanías de Logroño. Abarca por tanto una franja que va desde el norte de Burgos hasta el río Irati en el Romanzado, sin entrar en las grandes vegas del Ebro y sus afluentes en la Ribera de Navarra, ya en el sector Bárdenas y Monegros. El rango altitudinal general de la geoserie va de los 350-400 m en los tramos bajos hasta los 650-700 m del Ebro a la salida del embalse de Arija. En la CAPV se encuentra representada únicamente en Álava; los ríos más importantes con presencia de esta geoserie son el Ebro, el Omecillo, el Bayas (aguas abajo de Subijana), el Zadorra (aguas abajo de Vitoria), el Ega, y el Ayuda en sus tramos bajos.

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

La geoserie fluvial de los bosques de alisos con *Humulus lupulus* es una geoserie edafohigrófila ligada a los cursos fluviales de la cuenca del Ebro en sus tramos medios y

bajos; estos ríos presentan un régimen pluvial oceánico, con influencia del régimen pluvio-nival en el Ebro; este régimen pluvial está definido por un periodo de aguas altas coincidente con la época invernal, entre Noviembre y Mayo, y una notable reducción de las aportaciones estivales, que provoca un marcado estiaje.

Estos ríos surcan en general valles amplios, si bien a menudo atraviesan angosturas y desfiladeros que rompen las sierras calizas frecuentes en estos territorios. En los tramos que discurren por los valles el entorno perifluvial es complejo, ocupando una vega bastante amplia; esta complejidad se acrecienta en los territorios riojanos, una vez que el río Ebro atraviesa las Conchas de Haro. El curso del río se hace meandriforme, formándose sotos con presencia de brazos muertos, madres y otros elementos geomorfológicos que elevan la diversidad de comunidades vegetales.

El bioclima correspondiente a esta geoserie es mediterráneo pluvial, de termotipo meso-supramediterráneo y ombrotipo seco-subhúmedo.

Varibilidad

- variante castellano cantábrica
- variante riojana

Series de la que consta:

A- Serie fluvial castellano cantábrica y riojana de los bosques de olmo y fresno de hoja estrecha (*Viburno lantanae-Ulmo minoris sigmetum*).

B- Serie fluvial castellano cantábrica y riojana de los bosques de alisos (*Humulo lupuli-Alno glutinosae sigmetum*).

C- Serie mediterránea ibérica centro-oriental de las saucedas neótricas arborescentes de los cauces fluviales (*Salici neotrichae sigmetum*).

D- Serie mediterránea ibérica central y navarro-alavesa de las saucedas angustifolias de cauces fluviales y arroyos (*Salici discoloro-angustifoliae sigmetum*)

E- Permaseries acuáticas y helofíticas

Descripción de las series de vegetación

A- Serie fluvial castellano cantábrica y riojana de los bosques de olmo y fresno de hoja estrecha (*Viburno lantanae-Ulmo minoris sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

La serie de los bosques de olmos y fresnos de hoja estrecha se desarrolla sobre suelos de vega temporalmente inundados en los ríos de más caudal, en cuyo caso se sitúa en una banda externa a la serie de las alisedas mediterráneas, mientras que en arroyos y pequeños ríos

de poco caudal constituye la única serie arbolada de la geoserie.

Al inundarse sólo en las grandes crecidas el suelo presenta un grado de desarrollo apreciable, pues la acción de arrastre de la corriente no es suficiente para impedir la edafogénesis, formándose suelos arenoso-arcillosos con un cierto grado de intercalación de la materia orgánica.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie es una olmeda castellano cantábrica y riojana de aguas duras, de la asociación *Viburno lantanae-Ulmetum minoris*. Se trata de bosques con un estrato superior más o menos continuo de fresnos de hoja estrecha (*Fraxinus angustifolia*, *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*) y un estrato más bajo de olmos (*Ulmus minor*) y arces (*Acer campestre*), rico en arbustos como *Buxus sempervirens*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa* sp.pl., *Sambucus nigra* y *Viburnum lantana*. El avellano es frecuente en las olmedas de territorios más lluviosos, pero es muy escaso e incluso llega a faltar en la variante riojana de la geoserie.

En cuanto a las trepadoras, las más abundantes son *Bryonia dioica*, *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Tamus communis* y *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*. El estrato herbáceo, por su parte, está formado tanto por especies nemorales como por escionitrófilas propias de los bosques de ribera: *Alliaria petiolata*, *Anthriscus sylvestris*, *Arum italicum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex pendula*, *Chaerophyllum temulentum*, *Deschampsia cespitosa*, *Elymus caninus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Melissa officinalis*, *Rubus caesius*, *Rumex sanguineus*, *Viola hirta* y *V. reichenbachiana*. Al igual que en las fresnedas navarro-alavesas, cabe destacar la presencia del megaforbio *Aconitum napellus* subsp. *vulgare* en algunas olmedas-fresnedas del sector Castellano Cantábrico.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros y orlas de las olmedas-fresnedas se desarrollan espinares y zarzales de la asociación *Lonicero etruscae-Rosetum agrestis* y herbazales escionitrófilos de la asociación *Galio aparines-Anthriscetum sylvestris* en los territorios más lluviosos, y ortigales con cicuta (*Conium maculatum*) en el resto.

La degradación de las olmedas y fresnedas conlleva el desarrollo de un bosque de avellanos, sauces atrocenicientos y arces cuando se desarrollan en las orillas de los arroyos; en las vegas de los ríos, las olmedas son sustituidas por espinares y zarzales, en mosaico con los herbazales escionitrófilos y diversos tipos de pastizales: fenala-

res (*Elytrigio campestris-Brachypodietum phoenicoidis*) y juncales de *Scirpoides holoschoenus* (*Holoschoenetum vulgare* en las olmedas de vega, *Scirpo holoschoeni-Molinietum caeruleae* en las orillas fluviales), que en los lugares más fangosos son sustituidos por juncales nitrófilos de *Juncus inflexus* y en los más pisoteados y compactados por gramales de la asociación *Trifolio fragiferi-Cynodontetum dactyli*.

En las zonas de vega con suelos más filtrantes, arenosos y de cantos, se desarrollan una serie de comunidades de sustitución de carácter nitrófilo o subnitrófilo en las que abundan hemcriptófitos y caméfitos como *Artemisia campestris*, *Bituminaria bituminosa*, *Centaurea calcitrapa*, *Foeniculum vulgare*, *Hypericum perforatum*, *Medicago sativa*, *Ononis natrix*, *Plantago albicans* y *P. sempervirens*, entre otras.

B- Serie fluvial castellano cantábrica y riojana de los bosques de alisos (*Humulo lupuli-Alno glutinosae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

La serie mediterránea de los bosques de alisos se desarrolla en las orillas del Ebro y de sus tributarios cuando discurren por territorios mediterráneos, siempre y cuando tengan un caudal bastante constante, con pocas fluctuaciones y un estiaje no muy acusado. Por ello, únicamente se desarrolla en los ríos más grandes, en los que ocupa una franja más o menos estrecha de la orilla. En la variante riojana de la geoserie el estiaje es más acusado, por lo que la serie de las alisedas queda relegada a las áreas más favorables de las orillas del río Ebro.

Los suelos sobre los que se desarrolla están casi permanentemente encharcados por aguas duras, que en las crecidas sufren una fuerte acción erosiva que los rejuvenece, arrastrando materiales finos y materia orgánica, pero aportando a su vez más materiales y los compuestos nitrogenados y fosforados disueltos en estas aguas más o menos eutrofizadas de los cursos medios y bajos.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie es una aliseda castellano cantábrica y riojana fluvial de aguas ligeramente duras o duras. La aliseda es un bosque de galería denso e intrincado perteneciente a la asociación *Humulo lupuli-Alnetum glutinosae*. El aliso es el árbol dominante en estas alisedas, si bien otros árboles como fresnos de hoja estrecha (*Fraxinus angustifolia*, *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*) y sauces (*Salix alba*, *S. neotricha*), suelen ser abundantes. En la variante riojana de la geoserie, en el río Ebro aguas abajo de las Conchas de Haro, el aliso pierde protagonismo a favor de chopos (*Populus nigra*), sauces (*Salix neotricha*) y fresnos (*Fraxinus angustifolia*).

Este dosel arbóreo de alisos con fresnos y sauces es muy denso, lo que no impide el desarrollo de un estrato arbustivo muy rico y complejo, en el que destaca un substrato más alto con avellanos (faltan en la variante riojana), sauces atrocenicientos y olmos jóvenes, y uno inferior con *Buxus sempervirens*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Frangula alnus*, *Ligustrum vulgare*, *Rubus caesius*, *R. ulmifolius*, *Sambucus nigra* y *Viburnum lantana*. Entre las lianas destacan *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Humulus lupulus* y *Vitis vinifera* subsp. *silvestris*.

El estrato herbáceo es rico en especies nemorales como *Ajuga reptans*, *Arum italicum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex pendula*, *Deschampsia cespitosa*, *Elymus caninus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*, *Iris foetidissima*, *Veronica montana* y *Viola reichenbachiana*, y otras higronitrófilas propias de las orlas y claros de los bosques de ribera como *Alliaria petiolata*, *Angelica sylvestris*, *Eupatorium cannabinum* y *Geum urbanum*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros y orlas de estas alisedas se desarrollan los herbazales megafórbicos de *Filipendula ulmaria* de la asociación *Ranunculo-Filipenduletum ulmariae*, y su degrada-

ción conlleva también el desarrollo de formaciones de avellanos y sauces atrocenicientos. En la variante riojana de la geoserie, el herbazal higronitrófilo que aparece en los claros de la aliseda pertenece a la asociación *Arundini-Convolvuletum*, y está formado básicamente por especies trepadoras como *Bryonia dioica*, *Calystegia sepium*, *Humulus lupulus* y *Solanum dulcamara*, junto con ortigas, mientras que el prebosque es también diferente, pues está formado básicamente por zarzas (*Rubus ulmifolius*) e individuos arbustivos de fresnos, sauces y chopos.

Como comunidades sustituyentes podemos encontrar pastizales inundables con *Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *P. reptans*, *Rorippa sylvestris* y *R. x anceps*, que también se desarrollan en la serie de las saucedas neótricas.

C- Serie mediterránea ibérica centro-oriental de las saucedas neótricas arborescentes de los cauces fluviales (*Salici neotrichae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

Se desarrolla casi exclusivamente en la variante riojana de la geoserie, en el río Ebro a su paso por la Rioja. En este tramo el río Ebro presenta un entorno perifluvial bastante complejo, con madres, remansos y meandros abandonados en los que existen zonas protegidas de las fuertes



Paspalo-Polypogonetum viridis

embestidas de la corriente. En ellas se acumulan depósitos limosos o limo-arenosos que se inundan con frecuencia.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie corresponde a una saucedada neótrica arborescente mediterránea ibérica centro-oriental y bética, termo-supramediterránea, de la asociación *Salicetum neotrichae*. Se trata de formaciones arbóreas dominadas por sauces neótricos (*Salix neotricha*) con chopos (*Populus nigra*); los chopos pueden hacerse dominantes en las zonas más expuestas de la orilla, sobre depósitos más gruesos, arenosos, incluso de cantos. Su estructura es bastante simple, pues no presentan estrato arbustivo y el lianoide está poco desarrollado, con el lúpulo como elemento más destacable. En el estrato arbóreo, además de sauces y chopos podemos encontrar alisos. El estrato herbáceo es muy rico en especies higrófilas e higronitrófilas: *Agrostis stolonifera*, *Brachypodium sylvaticum*, *Calystegia sepium*, *Galium elongatum*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Rumex conglomeratus*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, etc.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros de la saucedada y los bancos de arenas y limos aún no colonizados por ella se desarrollan pastizales inundables, sobre todo de la grama de agua (*Paspalo-Polypogonetum viridis*), quedando relegados los de *Agrostis stolonifera* a las zonas menos inundadas. En esta serie se desarrollan comunidades higronitrófilas similares a las de la serie de las alisedas en su faciación riojana, formadas básicamente por especies trepadoras. En las zonas más soleadas son abundantes en estos herbazales *Epilobium hirsutum* y *Lythrum salicaria*, que crecen en mosaico con densas formaciones de sauces y chopos juveniles, que constituyen la etapa pionera de colonización de las playas. Las comunidades de carácter más pionero son los herbazales de terófitos de la asociación *Xanthio-Polygonetum persicariae*, con *Atriplex prostrata*, *Bidens frondosa*, *B. tripartita*, *Echinochloa crus-galli*, *Polygonum lapathifolium*, *P. persicaria*, *P. mite* y *Xanthium italicum*, entre otras.

D- Serie mediterránea ibérica central y navarro-alavesa de las saucedas angustifolias de cauces fluviales y arroyos (*Salici discoloro-angustifoliae sigmetum*).

Descripción del hábitat (bioclima, variabilidad)

Esta serie ocupa los lechos rocosos calizos de las cabezas de los ríos y arroyos tributarios del Ebro, además de



Xanthio-Polygonetum

las playas de cantos del mismo Ebro y de sus afluentes más importantes. La fuerza del agua provoca en esos tramos riparios el arrastre de los materiales más finos, por lo que se depositan los más gruesos: cantos e incluso bloques, formándose suelos pedregosos de tipo fluvisol.

Estas cascajeras y lechos rocosos forman un hábitat estresante que pasa de la inundaciones con alto poder erosivo a la sequedad y el caldeamiento durante el estiaje.

En la variante riojana de la geoserie este hábitat se hace menos frecuente, pues las zonas de depósitos tienen un carácter más arenoso-limoso.

Descripción de la vegetación potencial o cabeza de serie (estructura y composición florística, variabilidad)

La cabeza de serie corresponde a una saucedada arbustiva mediterránea-ibérica-central y navarro-alavesa, meso-supramediterránea y mesotemplada (*Salicetum discoloro-angustifoliae*). Se trata de formaciones arbustivas bastante densas y sin embargo luminosas; la continua perturbación que sufre el hábitat provoca que estas saucedas densas y maduras se desarrollen en mosaico con zonas más abiertas e incluso despejadas. Hemos de comentar que en la variante riojana de la geoserie estas saucedas

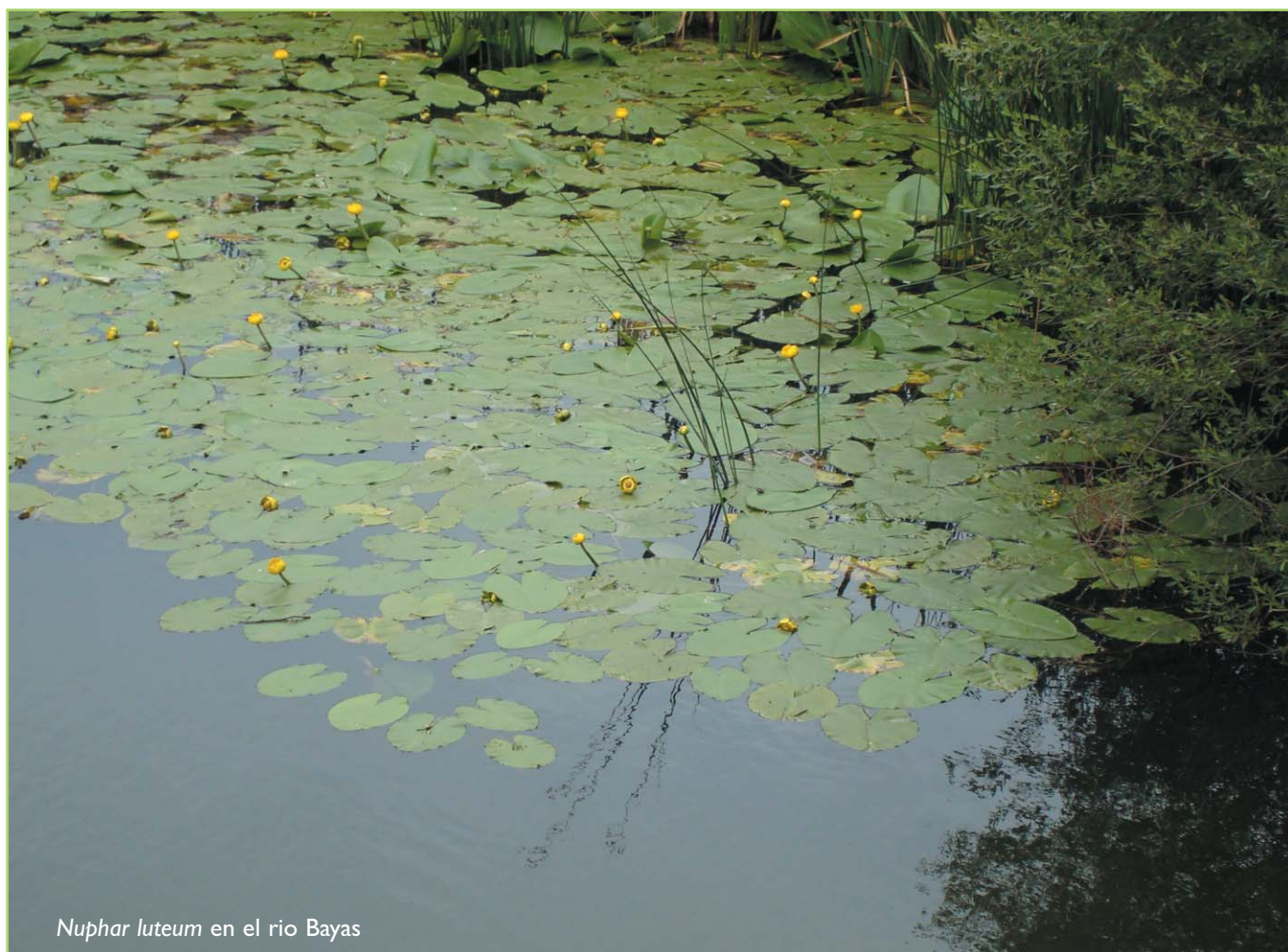
arbustivas son raras, debido al carácter más arenoso-limoso de las playas, más favorable al desarrollo de las saucedas arborescentes de sauces neótricos.

La estructura es bastante simple, con un estrato arbustivo formado por mimbreras, entre las que dominan *Salix eleagnos* subsp. *angustifolia* y *Salix purpurea* subsp. *lambertiana*, acompañadas por *Salix triandra* subsp. *discolor* e individuos jóvenes de sauces arbóreos (*Salix alba*, *S. fragilis*, *S. neotricha*), chopos, alisos y fresnos de hoja estrecha. Estas mimbreras son capaces de resistir la fuerza del agua en las crecidas debido a sus tallos y ramas flexibles que ofrecen poca resistencia a la corriente.

El estrato herbáceo está compuesto mayormente por especies higrófilas e higrónitrófilas propias de los depósitos fluviales, cuyas semillas llegan a estas playas arrastradas por la corriente: *Agrostis stolonifera*, *Calystegia sepium*, *Equisetum arvense*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *M. longifolia*, *Paspalum paspalodes*, *Polygonum lapathifolium*, *Potentilla reptans*, *Rorippa sylvestris* y *Solanum dulcamara*.

Las etapas de sustitución. Descripción de las comunidades sustituyentes y relaciones dinámicas entre ellas.

En los claros de la saucedada y en las cascajeras aún no



Nuphar luteum en el río Bayas



colonizadas por ella se desarrollan pastizales inundables de *Agrostis stolonifera* (*Rorippo sylvestris-Agrostietum stoloniferae*) o, más escasos, de *Paspalum paspalodes* (*Paspalo-Polypogonetum viridis*) y herbazales higrónitrófilos con *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Lythrum salicaria*, *Mentha longifolia*, *Scrophularia auriculata* y *Solanum dulcamara* (*Solano dulcamarae-Epilobietum hirsuti*).

Las comunidades de carácter más pionero son los herbazales de terófitos de la asociación *Xanthio-Polygonetum persicariae*, que tienen su óptimo en el tramo riojano del Ebro y por lo tanto aparecen bastante empobrecidas en esta serie, que es rara en ese territorio.

E- Permaseries acuáticas y helofíticas

Esta geoserie está ligada en gran medida a los entornos perifluviales más complejos de la CAPV, con tramos de ríos de gran diversidad de hábitats. Ello se hace notar en la abundancia de comunidades acuáticas y helofíticas que viven en el cauce fluviales. Al igual que en el resto de geoserias, los tramos de aguas más rápidas y oxigenadas llevan como comunidad acuática a la formada por *Ranunculus penicillatus*, que en las aguas muy eutrofizadas

es sustituida por otra comunidad reófila: la comunidad de *Potamogeton pectinatus* (*Myriophyllo spicati-Potametum pectinati*). En aguas más tranquilas, pero aún sometidas a cierta corriente, es abundante la comunidad de *Potamogeton fluitans*, que es muy llamativa por las hojas flotantes de este hidrófito. Más llamativo aún es el nenúfar amarillo (*Nuphar luteum*), que forma vistosas poblaciones en los tramos más tranquilos, con aguas quietas, de los ríos Zadorra y Bayas, en los que se pueden apreciar flotando en la superficie del agua sus grandes hojas y flores amarillas.

Por supuesto, todos estos remansos pueden llenarse al final del verano de las minúsculas hojas flotantes de las lentejas de agua (*Lemna minor*, *L. gibba*). Casi exclusiva del Ebro es la comunidad de *Polygonum amphibium* var. *palustre*, también de hojas flotantes, y muy vistosa en floración por sus espigas de color rosa. Esta especie vive en aguas tranquilas de orillas y brazos muertos de los grandes ríos como el Ebro, en los que es capaz de soportar altos grados de eutrofización y turbidez. Se debe destacar además la presencia del mesopleustófito *Ceratophyllum demersum* en algunos tramos del Zadorra y el Ebro.

En las orillas estos ríos llevan carrizales y espadañales de la asociación *Typho-Phragmitetum*, con una facies dominada por *Schoenoplectus lacustris* en los lechos rocosos y pedregosos, y con espadañales en los tramos más tranquilos de fondo limoso. En ocasiones las formaciones de platanarias (*Sparganium erectum*) sustituyen a estas comunidades de grandes helófitos, sobre todo en los ríos más pequeños. En los tramos de aguas más o menos rápidas abundan todavía las formaciones de *Carex elata* que viven en las rocas aflorantes, y que pertenecen a la asociación *Eupatorio-Caricetum elatae*.

En el cauce somero de los arroyos y pequeños ríos las permaserías acuáticas y helofíticas únicamente alcanzan un desarrollo apreciable si se ha eliminado previamente el bosque de ribera. Dentro del agua viven las formaciones de pequeños elodeidos de la asociación *Groenlandio densae-Zannichellietum peltatae*, y en las orillas y zonas más someras del cauce formaciones de berros (*Rorippa nasturtium-aquaticum*), *Apium nodiflorum*, *Veronica beccabunga*, *V. anagallis-aquatica*, *Glyceria declinata* (en la asociación *Glycerio declinatae-Apietum nodiflori*) o *G. notata* (en la asociación *Helosciadetum nodiflori*).

Usos. Vocación del territorio, usos tradicionales y modernos.

Sobre los usos de algunos de los árboles presentes en esta geoserie ya se ha hablado en las demás geoserias fluviales. Sólo queda por comentar el uso del olmo en la construcción rústica, tanto en la estructura de las casas (vigas, marcos de puertas y ventanas) como en el mobiliario y numerosos utensilios caseros y agrícolas, como yugos, arados y cubos.

Los más destacable en cuanto al uso del suelo son los cultivos realizados en los suelos de vega correspondientes a la serie de la olmeda. En las zonas más bajas, que se inundan con más frecuencia, son abundantes los cultivos de chopos híbridos y los cultivos hortícolas. En las terrazas bajas y las zonas de las vegas que se inundan esporádicamente se cultiva cereal e incluso vid, si los suelos son suficientemente filtrantes.

Los pastizales desarrollados en esta geoserie se aprovechan como pastos de verano debido a que no se agostan, contrastando con los cerros cercanos, que entrado el verano presentan un aspecto ocre.

No debemos olvidar el uso de estos ríos como lugar de esparcimiento durante la época estival, pues a menudo ofrecen la única posibilidad de refrescarse ante los fuertes calores veraniegos. Ello conlleva a menudo la construcción de pequeñas infraestructuras como merenderos, pistas, etc.

HALOGEOPERMASERIES: GEOPERMASERIES COSTERAS O SISTEMAS COSTEROS

Las costas son las líneas que limitan los mares y los océanos de los continentes e islas, separando el medio marino del terrestre; en esta línea separatoria se da, inevitablemente la confluencia de ambos medios, con la generación de una serie de gradientes de agua y salinidad frente al componente terrestre que le son propios. Ello determina una serie de interacciones entre los materiales rocosos, las aguas continentales y de lluvia, el mar, el viento y los seres vivos, que adquieren una complejidad enorme, creándose numerosos hábitats distintos según estos factores se manifiesten en diferentes intensidades y maneras. Los hábitats costeros, casi siempre influidos por la salinidad del mar omnipresente, suelen estar sometidos a condiciones más o menos extremas, lo que determina que estén poblados por vegetales especialistas específicamente adaptados a tales condiciones, plantas del tipo que se ha llamado estrés-tolerantes, que son capaces de soportar condiciones que la mayoría no pueden (salinidad, rocosidad, viento, movilidad de la arena, etc.) pero que fuera de estos ambientes tampoco pueden competir con las plantas generalistas que pueblan el medio terrestre.

La línea costera es muy dinámica a causa de los numerosos procesos que tienen lugar; por ello varía constantemente a lo largo del tiempo geológico, habiéndose registrado cambios en todos los sentidos, tanto regresiones como progresiones marinas, que resultan en avances y retrocesos de la tierra respectivamente, modificaciones de la línea de costa debido a fenómenos erosivos o de sedimentación, etc. Podemos estar seguros de que las costas son un medio extremadamente cambiante, tanto así que conocemos ciudades e instalaciones portuarias de la época griega y romana que hoy se hallan sumergidas bajo las aguas y otras que han quedado tierra adentro, como consecuencia de avances y retrocesos del mar tenidos lugar apenas en tiempo histórico. Bajo esta perspectiva, las costas son líneas de equilibrio que se mantienen precariamente en la pugna entre el mar y la tierra. Pero, ¿cuáles son los procesos que se contraponen en este perpetuo combate?

- Los movimientos tectónicos de la placa continental, tanto los desplazamientos laterales (deriva) como los verticales (ascenso, hundimiento).

- Las oscilaciones del nivel de las aguas causadas bien por los cambios de temperatura de las mismas (dilataciones, contracciones) o bien por la cantidad de agua líquida total del conjunto de mares y océanos. Ello causa una dinámica de transgresiones y regresiones marinas.

- Los aportes de materiales que hace la tierra al mar; tanto los que son arrancados de las mismas costas por

las turbulencias de las aguas marinas (oleaje), como los que son arrastrados por las aguas continentales que avanzan al mar por el sistema de desagüe fluvial.

● El régimen de deposición de esos materiales en la zona marina próxima a la costa, que dependerá de las condiciones de turbulencia de las aguas: en zonas donde esta turbulencia sea alta (fuerte oleaje, tramos abiertos), no habrá deposición o sólo sedimentarán los materiales más gruesos como piedras o cantos; si el oleaje es moderado (playas), pueden depositarse gravas o arenas y si es nulo (estuarios, marismas), pueden depositarse limos y arcillas.

Como consecuencia de todo ello, en toda costa se pueden diferenciar tres grandes unidades o tipos geomorfológicos que están determinadas básicamente por el régimen de sedimentación:

● los acantilados: costa abierta sometida a la intensa erosión del mar; no hay sedimentación o sólo se depositan grandes piedras; la costa retrocede por socavamiento del terreno a nivel de las aguas y posterior desplome del resto del edificio a medida que se va descalzando.

● las playas y dunas: se sedimentan materiales de grano grueso y medio, desde guijarros hasta arena, debido a que el oleaje es menos intenso a causa de que las olas se van frenando a lo largo de una plataforma de abrasión más o menos ancha; los procesos de sedimentación predominan frente a los de erosión.

● las marismas estuarinas: la sedimentación, que es predominante, se hace en aguas tranquilas que sólo se agitan por el efecto de las corrientes causadas por la fluctuación de las mareas o de las aguas que desembocan en el mar; ello propicia el depósito de materiales finos como limos y arcillas.

Cada uno de estos tres tipos de costa constituye un sistema específico en el que se alojan una serie de comunidades que se yuxtaponen de acuerdo con un gradiente o conjunto de gradientes asociados dando lugar a una zonación, que en geobotánica denominamos geosigmetum de vegetación. Ello sucede bajo condiciones más o menos extremas que determinan que cada banda de la zonación esté ocupada por una comunidad herbácea o, todo lo más, sufrutescente que es la vegetación potencial en su tramo del gradiente. Estas condiciones extremas causan que las etapas de sustitución de estas comunidades simplemente no existan, sean facies simplificadas de ellas mismas o sean comunidades sencillas de plantas anuales; ello permite que hablemos geopermaseries.

En lo referente a las condiciones del clima y a la biogeografía, las costas cantábricas son relativamente calientes (termotipo termotemplado en casi toda su longitud) y poco lluviosas (mayoritariamente submediterráneas con ombrotipos húmedo y subhúmedo) en comparación con los territorios interiores adyacentes. Ello causa la presencia

de numerosas especies mediterráneas termófilas en las comunidades vegetales que las pueblan, constituyendo una de las circunstancias que acrecientan su carácter y personalidad. Esta presencia de plantas mediterráneas es tanto mayor cuanto más xérica es la comunidad. Por ejemplo, en las marismas, los medios más inundados tienen más especies atlánticas que los menos inundados y secos.

18. COMPLEJO DE VEGETACIÓN DE LAS DUNAS COSTERAS

[Geopermaserie dunar costera cantabroatlántica (*Otantho maritimi-Ammophilo australis geopermasigmetum*)]

El régimen de sedimentación que origina las playas y las dunas y su modelado por las aguas y el viento.

Parece conveniente conocer algo sobre la dinámica de los transportes de materiales que tiene lugar en los ambientes de las playas y las dunas. Éstas se forman por depósitos de arena, grava o cantos rodados modelados por la fuerza del oleaje que se acumulan en las costas bajas. Estos materiales pueden tener un doble origen: el acantilado circundante de donde es arrancado por el embate del mar y transportado por el oleaje hasta la playa, o proceder de tierra adentro, de donde es llevado por los ríos hasta el mar, para ser después arrastrado por las olas hasta la orilla. Las playas asociadas a la desembocadura de un río tienen más posibilidades de rellenarse de depósitos fluviales que las calas o playas apartadas que se forman en los pequeños entrantes de la costa. Estos depósitos fluviales suelen tener un grano más pequeño y las playas a los que arriban suelen tener más proporción de arena. De forma resumida, podemos decir que los materiales a depositar se distribuyen en los distintos tramos de costa según sean sus condiciones de energía, o lo que es lo mismo, de oleaje. De esta forma hay playas de guijarros, de grava, de arena gruesa o de arena fina, siendo, por regla general, estas últimas más extensas y tendidas, mientras que las de arena gruesa, grava o guijarros son más cortas e inclinadas.

Los arenales playeros se originan en costas anteceditas de amplias franjas de fondo somero formadas por el retroceso del acantilado, llamadas plataformas de abrasión, a lo largo de las cuales la ola se va frenando y llega a la orilla con poca energía (Fig. 31). A medida que la ola va recorriendo la plataforma de abrasión, el fondo marino se va haciendo menos profundo y el movimiento orbital de las partículas de agua que causa la ola encuentra rozamiento con el fondo. En ese punto, que suele ser aquel en el que la profundidad es la mitad de la longitud de onda de la ola, ésta comienza a aumentar su altura al tiempo que la longitud de onda se acorta. En consecuen-

cia, la ola se hace inestable y termina por romper en el momento en el que la cresta se mueve hacia delante más rápido que la base o incluso ésta llega a detenerse o a invertir su movimiento. La ola cae hacia adelante y se rompe con estrépito, causando una turbulencia con abundante espuma en la que hay una fuerte liberación de energía y el agua es impulsada hacia tierra ascendiendo momentáneamente por el talud playero. Cuando se agota el impulso, el agua retrocede cuesta abajo por el mismo talud, originando un reflujó más o menos potente (resaca). Como se ve, es en este talud donde se produce el mayor dinamismo de depósito y arrastre de materiales en cada ola que llega.

La arena que se ha ido depositando en el talud de la playa es susceptible de ser levantada y arrastrada por el viento tan pronto como el agua se retraiga. El régimen mareal de nuestras costas deja en parte al descubierto el amplio talud playero al menos dos veces al día en las bajamares (con máximos en las mareas vivas), lo cual permite al viento intervenir en el transporte de estos materiales, particularmente si no son muy gruesos. Basta con que se sequen los granos superficiales del talud en las horas de bajar y el viento tenga la fuerza suficiente, como para que se desencadene la saltación de los granos tierra adentro y lleguen a escapar de la inmersión de la siguiente pleamar: han pasado de la playa a la duna. De este modo, y siempre que el relieve general de la costa sea lo suficientemente llano, se van formando los sistemas dunares costeros. Si la costa es abrupta y acantilada, como la del País Vasco, suele quedar poco espacio para el desarrollo en profundidad de un amplio sistema dunar; apenas los bordes de las desembocaduras de los ríos y algunos otros cortos tramos de costa han podido

alojar sistemas dunares de cierta envergadura. Por lo general, las playas cantábricas suelen estar confinadas en breves espacios circunscritos por relieves acantilados.

La arena que alcanza la parte posterior de la playa, a salvo de ser sumergida por las aguas del mar, irá conformando lo que llamamos duna o sistema dunar, el cual será modelado básicamente por el viento. Por lo común, los sistemas dunares presentan un relieve de montículos que dejan unos valles entre sí. La génesis, la forma, el tamaño y la evolución de estos montículos o dunas está determinada por el régimen eólico (de vientos).

Las dunas naturales, formadas y destruidas constantemente en episodios de viento que aportan o se llevan la arena, nada tienen que ver con los acúmulos o montones de arena que pueden resultar de un vertido artificial, como el que se forma al volcar la arena de un camión. En la duna natural o verdadera, la arena se deposita en episodios discretos de viento, que alternan con períodos de calma o incluso con episodios de ablación, en los que vientos en sentido opuesto se llevan parte de la arena. En los tiempos calmos no se acumula arena, pero puede depositarse polvo limoso o arcilloso, de manera que esta alternancia de episodios de sedimentación diferentes origina, como reflejo de ellos, una estratificación compleja del sedimento que constituye la duna. Alternan capas de arena que corresponden a fases ventosas, con delgadas películas de limo o arcilla que se han depositado en las fases calmas o de viento flojo. Los estratos de esta duna verdadera son delgados y presentan una inclinación variable, determinada en cada caso por la pendiente que tenía la duna en el momento del depósito. Todo ello confiere a la duna una compleja estructura en la que alternan capas permeables de arena con láminas de arcilla o

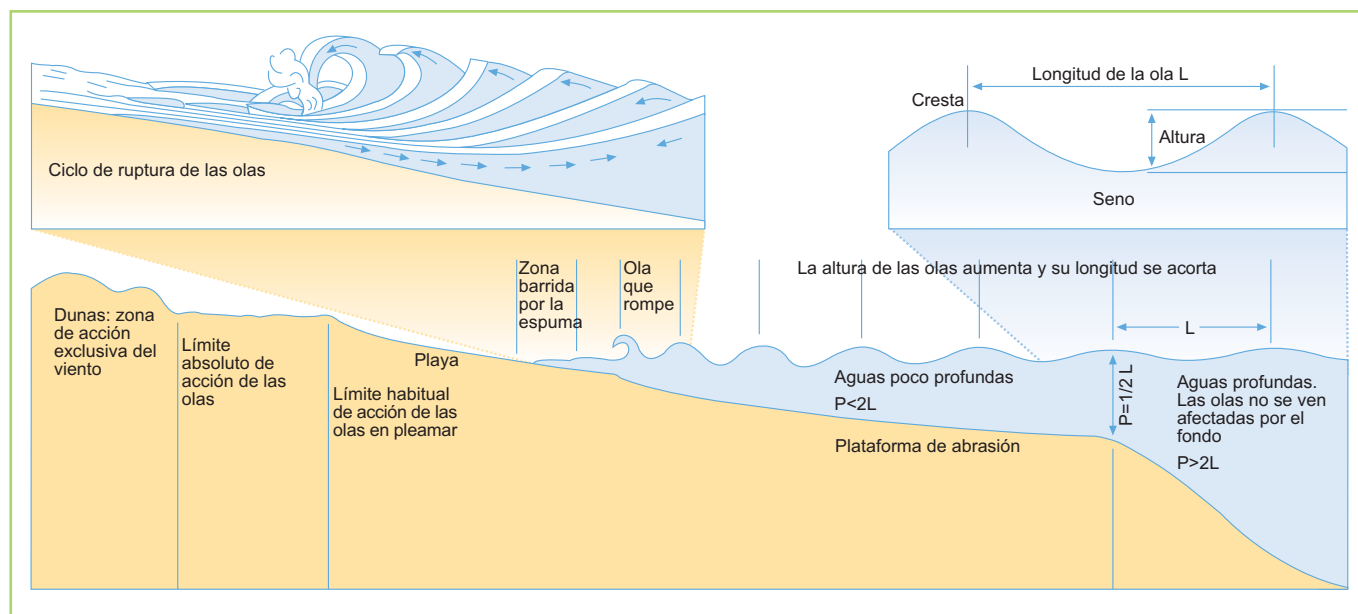


Figura 31. Dinámica del oleaje en una playa.

limo más impermeables, todas ellas con inclinaciones y extensión variables. Esta estructura interna determina para las dunas verdaderas unas condiciones de drenaje o evacuación del agua de lluvia totalmente diferentes a las del mero montón de arena. En éste último, el agua percola veloz y sin obstáculos por la masa amorfa de arena hacia abajo, dejándola seca al poco tiempo. Por el contrario, en la duna verdadera el agua encuentra numerosos obstáculos para marcharse hacia la parte profunda, teniendo que recorrer complicados circuitos por el interior; lo que retarda su drenaje, o lo que es lo mismo, alarga su tiempo de residencia en la zona superficial, beneficiando a las plantas que arraigan sobre ella y la ayudan a fijar. Un corte de una verdadera duna muestra esa estructura interna, en contraste con la masa amorfa del montón artificial de arena. Ello se muestra con nitidez en diversas dunas, como las que hay en el lado de Astondo, en Gorliz, las cuales constituyen una muestra del máximo interés didáctico sobre la morfología interna de las dunas verdaderas.

La zonación de hábitats en un arenal costero con playa y sistema dunar

Seguidamente, describimos los hábitats y las comunidades vegetales que habitan tanto la playa como la duna, y que constituyen la zonación típica de esta geopermaseirie en las costas del País Vasco (Fig. 32):

La playa

Se forma por la acumulación de materiales arenosos que llegan arrastrados por las corrientes marinas hasta la costa y que se depositan en lugares donde la energía del oleaje se atenúa merced a la fricción que causa la profundidad somera del fondo marino de una plataforma de abrasión. Se forma un talud de inclinación variable que es barrido incesantemente por el flujo y reflujo de las aguas de las olas que se van rompiendo. En él se deposita y se arranca constantemente la arena, de modo que se crea un medio en extremo dinámico sujeto a cambios más o menos drásticos, tanto estacionales como episódicos, merced a modificaciones en la turbulencia del mar; a las mareas, a los vientos, etc. Ello se pone de relieve por las variaciones en las acumulaciones de arena, que se desplazan de un lugar a otro, modificando el relieve y causando que las olas rompan en lugares nuevos.

En las playas se puede distinguir una zonación característica que es determinada por la oscilación mareal y por la turbulencia de las olas. Se pueden distinguir tres zonas.

- ▲ la más baja, siempre inundada y sometida a una alta y permanente turbulencia
- ▲ la intermedia, entre los niveles de bajamar y pleamar, que está húmeda la mayor parte del tiempo y es barrida a diario por el flujo y reflujo del oleaje incidente
- ▲ la superior o más alta, que es alcanzada por las aguas sólo en las mareas vivas y en los temporales y que marca la transición hacia la duna

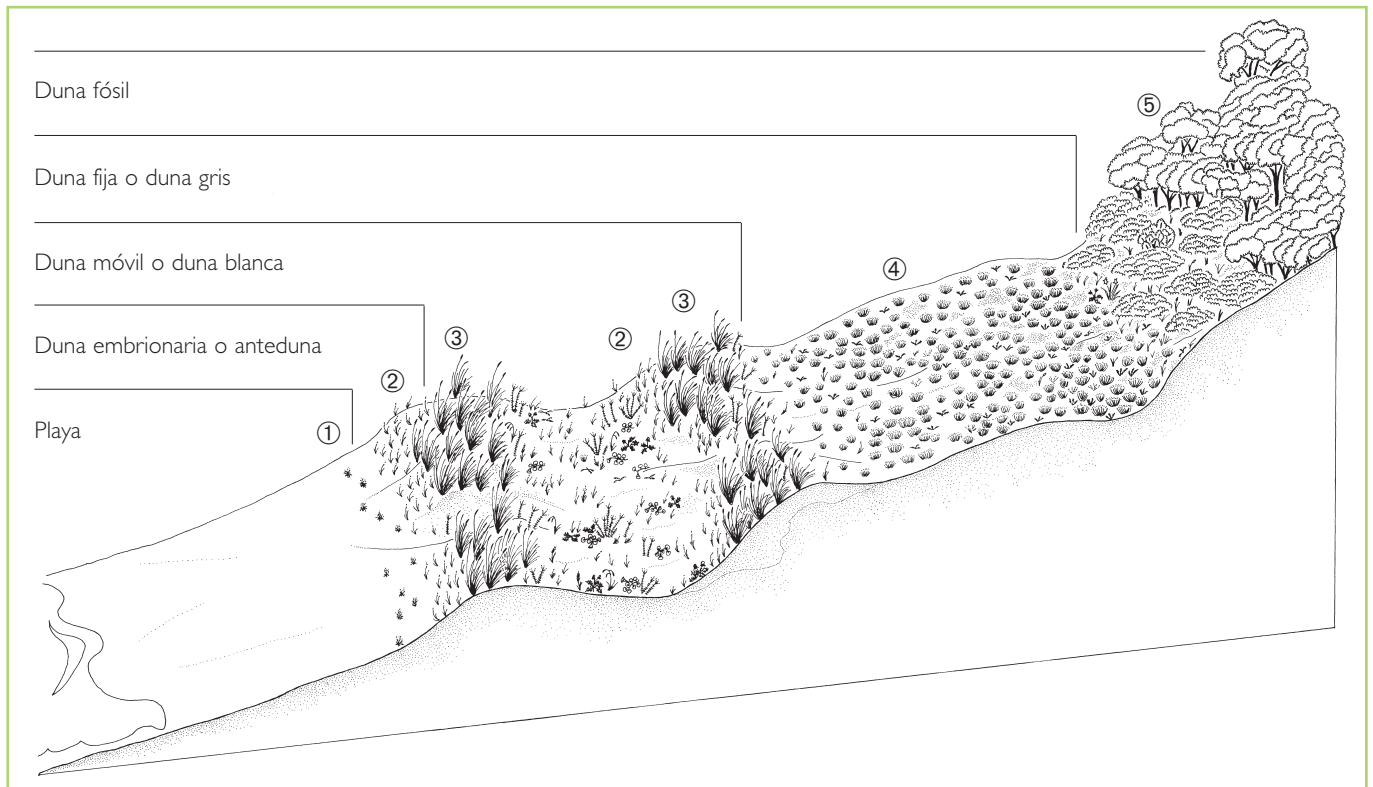


Figura 32. Zonación del sistema playa-duna.



Duna en la playa de Laída

La playa es invadida dos veces al día por la marea y el oleaje impide por completo el establecimiento de ninguna vegetación de plantas vasculares en las dos primeras zonas; ni la salinidad, ni el efecto mecánico del agua lo permiten. La playa media y baja es uno de los ambientes más inhóspitos de todos los costeros.

*Chamaesyce peplis*

Sin embargo, la playa alta o zona superior permanece libre de la acción de las aguas gran parte del año (las mareas más vivas tienen lugar en otoño), pudiendo permitir establecerse a plantas que tengan el ciclo vital lo suficientemente corto. Además, en este nivel se depositan arribazones marinos de detritus de diverso tipo: restos de algas y de plantas marinas, conchas de moluscos, mudas de cangrejos, residuos de la navegación y desperdicios de toda clase, que al descomponerse, aportan copiosos nutrientes, básicamente nitrogenados y fosfatados, que contribuyen a fertilizar el suelo. Así, esta franja es colonizada por una asociación que consta de unas pocas especies vegetales en extremo especializadas en soportar la salinidad (la mayoría presentan succulencia), de ciclo vital corto y consumidoras de los nutrientes de origen orgánico que aportan las arribazones. La asociación es *Atriplici-Cakiletum integrifoliae* y está formada por *Atriplex prostrata*, *Cakile maritima* subsp. *integrifolia*, *Chamaesyce peplis*, *Honckenya peploides* y *Salsola kali*.

Estas comunidades de la playa alta se encuentran actualmente entre las más amenazadas y en grave peligro de desaparición. Basta pensar en la enorme presión humana que han de soportar y para la que no tienen ninguna adaptación. A la mera presencia de personas, con su pisoteo, hay que añadir la moderna técnica de la limpieza mecánica de las playas, que arrasa por completo y casi a diario durante la temporada de baños, esta

parte alta de la playa. El enrarecimiento de estas plantas es tan extremo que es realmente difícil encontrar ejemplares de estas especies en las playas vascas hoy día. Es de vital importancia comprender que las playas constituyen espacios naturales con una dinámica biológica y geológica que les es característica y no meras superficies arenosas para el recreo de los humanos. La presencia de restos de algas de arribazón en estado de descomposición y la vegetación que se instala en su entorno, no debe ser considerado como un indicador de suciedad y abandono por parte de las autoridades, sino más bien al contrario, como un indicador de un alto grado de naturalidad que debe preservarse.

Las dunas

Sobre las dunas se puede instalar un verdadero ecosistema terrestre, con sus comunidades de plantas, de animales, de descomponedores, etc. Sin embargo, las condiciones de vida en ellas no son fáciles, como hemos visto en el apartado anterior.

Con todo, la duna sostiene un ecosistema con una vegetación que aporta una cierta cantidad de materia orgánica, lo que permite el inicio de procesos de formación de suelo. Ello origina que, en la zonación de las

comunidades vegetales, las que pueblan las dunas más interiores y alejadas de la orilla, que son también las de edad más avanzada, son cada vez más estructuradas y complejas a medida que las condiciones limitantes de salinidad y viento se van atenuando.

Si el relieve y la geomorfología del lugar lo permiten y hay profundidad suficiente como para ello, puede estar representada la zonación completa de un sistema dunar costero típico, con las diferentes cinturas o franjas de vegetación dispuestas paralelamente a la línea de costa y perpendicularmente a la dirección preferente del viento. Cada una de ellas está definida por su dinámica sedimentaria y por la comunidad biótica (de plantas y de otros organismos) que la habita. Esta zonación viene determinada por una serie de gradientes asociados a la proximidad o alejamiento del mar con el viento marino como agente principal: movilidad del sustrato, abrasión, salinidad.

Las franjas o cinturas principales son las siguientes:

- * Duna embrionaria o anteduna.

La primera de las franjas propiamente dunares (libres de la inmersión del agua marina salvo episodios de temporal) es la llamada anteduna o **duna embrionaria**, caracterizada por una gran movilidad de la arena, que se halla muy poco compactada. Se trata de un medio muy diná-



Calystegia soldanella

mico en el que la arena se va acumulando gracias a los intensos aportes eólicos. La vegetación es de baja cobertura y está agrupada en la asociación *Euphorbia paralias-Elytrigietum boreoatlanticae*, formada principalmente por gramíneas, a las que se le suman unas pocas especies especializadas. En el litoral cantábrico la gramínea principal es la grama de mar o *Elytrigia juncea* subsp. *boreoatlantica*, dotada de un sistema radicular formado por una fina y densa red de estolones que conecta los cortos tallos que emergen de la arena, contribuyendo eficazmente a la fijación de la misma. De esta forma existe mayor cantidad de biomasa enterrada en la arena que por encima de ella. En este medio el viento que incide, además de fuerte y frecuente, llega con una abundante carga de pequeñas gotas de agua de mar (maresía o hálito marino) salando intensamente el medio. Otras especies son *Calystegia soldanella*, *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*, *Honckenya peploides* y otras.

✱ Duna móvil o duna blanca.

La acumulación de arena da lugar a la formación de montículos, a veces llamados crestas de duna. En ellos sucede que la arena es arrastrada de la ladera de barlovento y acumulada en la de sotavento, causando que la primera sea menos inclinada que la segunda y que haya un desplazamiento hacia el interior del montículo de arena. El resultado es la formación de frentes o cordones de montículos paralelos a la orilla en avance hacia el interior empujados por el viento. En las crestas de estas dunas móviles se instala la segunda cintura de vegetación que corresponde a la asociación *Otantho maritimi-Ammophiletum australis*, protagonizada por otra gramínea: el barrón o *Ammophila arenaria* subsp. *australis*, dotada de un extenso sistema radicular que le permite captar agua a gran profundidad. Las otras especies son en gran parte compartidas con la cintura anterior; así *Calystegia soldanella*, *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*, *Medicago marina*, *Pancratium maritimum*, etc. aparecen con frecuencia. La compuesta *Otanthus maritimus*, que se conocía de al menos un par de localidades (Bakio, San Sebastián), está ahora extinta de las costas vascas. La compactación de la arena es muy baja al igual que el aporte de materia orgánica, de modo similar a lo que sucede en la cintura anterior; pero el balance deposición-arranque de la arena está en un cierto equilibrio. La salinidad sigue siendo alta por la fuerte incidencia del viento con maresía y aún son posibles golpes de mar que rejuvenecen la duna.

✱ Duna fija o duna gris.

Más atrás, cuando la fuerza del viento decae, la movilidad de la arena disminuye hasta prácticamente desaparecer y la duna tiende a compactarse. En estas condiciones, los aportes eólicos de arena son mucho menores y la movilidad de los montículos se anula. No obstante, la salinidad

aún se advierte moderadamente y el viento alcanza una fuerza notable en episodios de vendaval. Estas dunas fijas o consolidadas reciben el nombre de **duna gris**, por la ya importante aportación de materia orgánica en el suelo, que llega a tener una delgada capa húmica, conformando la tercera banda de los sistemas dunares desarrollados. Sobre ellas se instala una vegetación constituida por la asociación *Helichryso maritimi-Koelerietum glaucae*, que está formada por plantas vivaces, tanto herbáceas como leñosas, entre las que destaca la mata *Helichrysum stoechas* var. *maritimum*, que vive junto a numerosas herbáceas como *Aetheorhiza bulbosa*, *Carex arenaria*, *Dianthus hyssoipifolius* subsp. *gallicus*, *Festuca juncifolia*, *F. vasconensis*, *Koeleria glauca*, *Linaria supina* subsp. *maritima* y otras. En alguna localidad particular, como las dunas grises de los arenales de Zarautz, aparece el endemismo *Alyssum loiseleurii*. A causa de la estabilidad del sustrato, en los claros libres de vegetación vascular, se instala una comunidad de musgos característica, imposible de hallar en las bandas más exteriores en las que la arena es móvil.

En las pequeñas depresiones dunares que ocasionalmente aparecen en el seno de las dunas fijas, el nivel de humedad edáfica (nivel freático) es relativamente alto y ello permite el desarrollo de una vegetación muy particular dominada por juncos, como *Juncus acutus*, y diversas ciperáceas, junto a otras especies de marcadas aptencias higrófilas.

✱ Duna fósil

En los sistemas de gran profundidad, los depósitos de arena más interiores reciben el nombre de **dunas fósiles** a causa de su condición de antigua duna, perfectamente estabilizada y que ya está poblada de biocenosis no influidas ni por el mar ni por el viento. En las costas cantábricas son raras las dunas fósiles a causa de la limitada penetración tierra adentro de los sistemas dunares. Los ejemplos más cercanos de grandes sistemas dunares costeros están en Las Landas, si bien hay algunos arenales de cierta profundidad, como en San Sebastián, Las Arenas o Zarautz. Lamentablemente para los hábitats, casi todos estos arenales han sido edificados o severamente artificializados, quedando apenas algunos vestigios de la vegetación que les es propia. En la duna fósil ya no actúan los elementos determinantes en las franjas anteriores: salinidad y viento, constituyendo, por tanto, el fin de dichos gradientes. Por esta razón, la vegetación que habita las dunas fósiles es la climatófila (si bien en una variante algo xerófila), es decir, la correspondiente al territorio y que viene determinada por sus condiciones generales de clima, sustrato y biogeografía. En algunas pocas playas, como en Gorliz, podemos encontrar algunos vestigios de dunas fósiles en la zona más interna del arenal.

La geopermaserie está representada por la zonación de las siguientes cinturas o bandas de vegetación en las que predominan las asociaciones (Fig. 32):

1. *Atriplici-Cakiletum integrifoliae*
2. *Euphorbio paraliae-Elytrigietum boreoatlanticae*
3. *Otantho maritimi-Ammophiletum australis*
4. *Helichryso maritimi-Koelerietum glaucae*
5. La vegetación propia de la serie climatófila correspondiente, fuera de la influencia marina.

Estas comunidades se alojan en el conjunto antes descrito, ocupando su lugar de forma precisa de acuerdo con la geomorfología y tramo del gradiente descrito.

Además de estas comunidades, hay algunas otras que también están ligadas a las dunas pero que aparecen cuando hay algún tipo de perturbación antrópica que altere las anteriores, que se pueden considerar como tipos de vegetación potencial en su permasigmetum. Principalmente son dos las asociaciones que se reconocen en las dunas costeras de la CAPV:

Polygono maritimi-Elytrigietum athericae. Es una asociación nitrohalófila de arenales dunares costeros cantabroatlánticos. La planta indicadora es *Elytrigia atherica*, a la que acompañan otras especies de similares requerimientos como *Atriplex prostrata*, *Beta maritima*, *Cakile maritima* subsp. *integrifolia*, *Polygonum maritimum*, *Raphanus raphanistrum* subsp. *landra*, *Salsola kali*, etc.

Desmazerio marinae-Phleetum arenarii. Los claros de la vegetación vivaz de las dunas, que se suelen producir por alteración mecánica causada generalmente por el pisoteo de humanos o por el de las ruedas de vehículos de diverso tipo, son colonizados por esta comunidad de plantas anuales: *Desmazeria marina*, *Lagurus ovatus*, *Linum strictum*, *Ononis reclinata*, *Parapholis incurva*, *Trifolium scabrum*, etc. Entre ellas hay algunas netamente especializadas en este hábitat, como son las gramíneas, entre las que destaca *Lagurus ovatus*, tal vez la más conspicua y dominante.

Consideraciones sobre su conservación

La duna es un ecosistema extremadamente inestable en el que se mantienen frágiles equilibrios. El mero tránsito de personas por ella puede afectarlos, causando por ejemplo el que los taludes se desmoronen o que las dunas en proceso de fijación se “rejuvenezcan”. Los canales que abren las sendas sobre la duna constituyen brechas por donde el fuerte viento incidente causa la reactivación de los cordones dunares situados por detrás. Es indispensable comprender que los baños de sol, las meriendas, los juegos e incluso los paseos sobre las dunas suponen una fuente de impactos que pueden provocar la degradación de estos espacios. La circulación de vehículos sobre la arena, especialmente todoterrenos y motocicletas, es hoy la actividad más agresiva y resulta sencillamente letal para el mantenimiento de este ecosistema. La única fórmula para evitar la desaparición de la vegetación de las dunas es regular el paso y estancia de personas y, sobre todo, evitar a toda costa el tránsito de vehículos sobre ellas.

En la vegetación de las dunas costeras habitan especies de elevado interés para la conservación. *Alyssum loiseleurii*, *Asperula occidentalis*, *Festuca vasconensis*, *Galium arenarium*, *Medicago marina*, *Solidago virgaurea* subsp. *macrorhiza*, y otras, son especies que por diferentes razones tienen un alto grado de rareza en la flora del País Vasco, de manera que la desaparición o mera degradación de su hábitat, significaría su desaparición definitiva de nuestro patrimonio natural.

Las dunas costeras son uno de los medios más frágiles, más dinámicos y más complejos de nuestro ámbito geográfico, en donde inciden condiciones extremas y en donde viven organismos altamente especializados. Su función como protectores de los frentes costeros y como almacenadores e inmovilizadores de grandes masas de arena es muy importante para la estabilidad de cualquier conjunto costero. Hay numerosas experiencias de eliminación de la vegetación dunar que han acarrea-

Presencia de esta geopermaserie en las playas del País Vasco

Duna	La Arena	Azkorri	Salvaje	Gorliz	Laida	Laga	Santiago (Zumaia)	Zarautz
<i>Atriplici-Cakiletum integrifoliae</i>	+	+			+	+	+	+
<i>Euphorbio paraliae-Elytrigietum boreoatlanticae</i>	++	+	+	+	++	++	+	++
<i>Otantho maritimi-Ammophiletum australis</i>	++			+	++	+	+	+
<i>Helichryso maritimi-Koelerietum glaucae</i>	++			+		+	++	++
<i>Desmazerio-Phleetum arenarii</i>	+						+	+
<i>Polygono maritimi-Elytrigietum athericae</i>					+	+	+	

El resto de los arenales que hay en este tramo costero no se menciona en esta tabla porque carecen totalmente de vegetación dunar específica.



Duna en la playa de Laga

do una desregulación de la dinámica sedimentaria de grandes masas de arena, y viceversa, el restablecimiento de la vegetación ha traído de nuevo la estabilidad y la contención de la arena. En la costa cantábrica, por su condición de predominantemente acantilada, hay pocas playas en las que, además, se pueda desarrollar un sistema dunar. Ello hace particularmente valiosos los pocos sistemas que han llegado hasta nosotros, los cuales incluso constituyen ya los eslabones últimos e imprescindibles en la conexión genética entre las distintas poblaciones de especies dunares del litoral atlántico europeo.

19. COMPLEJO DE VEGETACIÓN DE LAS MARISMAS

[Geopermaserie halófila mareal costera cantabroatlántica de los esteros salinos y subsalinos (*Puccinellio maritima*-*Sarcocornio perennis* geopermasigmetum)]

Condiciones generales del sistema estuarino

Como ya hemos indicado, las desembocaduras de los ríos en el País Vasco dan lugar a una serie de estuarios, que constituyen los únicos accidentes de la costa vasca en los que se produce un entrante del mar hacia la tierra. Estos entrantes encajan dentro de lo que se conoce como estuarios, no hay fiordos ni deltas ni albuferas ni tan

siquiera rías, a pesar de que en el lenguaje vulgar se denominen rías a nuestros estuarios. Por eso debemos en primer lugar definir lo que es un estuario, y para ello transcribimos la definición que de ellos hace la Unión Europea:

Estuario: Tramo final del curso final de un río, que se halla sometido a las mareas y que se extiende desde el límite de su influencia y de las aguas salobres hasta la desembocadura. Los estuarios fluviales son penetraciones marinas hacia el interior; pero a diferencia de golfos o bahías de mayor tamaño, hay una influencia substancial del agua dulce aportada por el río. La mezcla del agua dulce con la marina y la amortiguación de la corriente que discurre por el seno del estuario conduce a la deposición de sedimentos finos, a menudo formando planicies intermareales de arena y lodo (IMEUH 1999).

Son las desembocaduras de los ríos en los que se dejan sentir las mareas y hay una mezcla de aguas dulces y marinas; los flujos fluviales se mezclan con los mareales causando una dinámica hidráulica que estará determinada por la preponderancia de uno u otro, preponderancia que dependerá de la distancia a la desembocadura, de los volúmenes que aporte el río, de los que aporten las mareas, de la frecuencia y amplitud de las mareas y de la estacionalidad que afecte a los caudales del río. Asimismo, tiene lugar una sedimentación de los materiales aporta-

dos por éste, que se depositarán de acuerdo con la hidrodinámica de cada lugar: los finos o lodosos (arcillas, limos) en las aguas lentas o quietas y los gruesos (arenas, gravas) en las más turbulentas o rápidas. Los estuarios se dan en costas de grandes océanos que sufren fuertes mareas. Los estuarios suelen quedar vacíos en las bajamareas, especialmente en los ríos pequeños, donde queda sólo el canal del río. En muchos de ellos, y en los cantábricos también, el fuerte estiaje causado por la estacionalidad de las precipitaciones provoca grandes diferencias en el régimen de mezclas y de sedimentación entre el invierno y el verano. Los ríos vascos que desaguan en el Cantábrico, al igual que los del resto de la Cornisa, tienen pequeñas cuencas hidrográficas, por lo que los caudales aportados al mar son modestos, lo que favorece una mayor salinidad de las aguas en el interior del estuario.

De manera tradicional se han dividido los estuarios en tres partes o tramos (Fairbridge 1980):

✦ Alto o fluvial, dominado por el agua dulce fluvial aunque se dejen sentir las mareas

✦ Medio, donde hay mezcla de aguas e intensa influencia mareal

✦ Bajo o marino, directamente conectado con el mar abierto

Estos tres tramos pueden variar en su amplitud según un ciclo anual en función de la estacionalidad, determinante principalmente de la pluviosidad, y con ello, de los aportes fluviales.

Otra división del estuario en tramos es la de McLusky & Elliot (2004), donde paralelamente a una salinidad creciente (de >5 ‰ a >30 ‰) se pueden reconocer:

➤ **Cabeza.** Donde el agua del río entra en el estuario y la corriente es predominantemente de origen fluvial. Muy baja salinidad y casi nula influencia mareal.

➤ **Tramo alto.** Mezcla de aguas. Corrientes amortiguadas, especialmente en las pleamareas, y turbidez máxima. Deposición de fangos.

➤ **Tramo medio.** Corrientes causadas por las mareas. Deposición de fangos pero también de arenas en los lugares donde hay algo más de corriente (v. gr. canal central).

➤ **Tramo bajo.** Corrientes mareales fuertes. Predomina sedimentación de arenas, los lodos se deponen en los remansos.

➤ **Desembocadura.** Fuertes corrientes mareales. Sedimentación de arenas con generación de sistemas dunares de desembocadura. La salinidad supera los 30 ‰ (en alta mar oscila entre 34,5 a 35).



Estuario de Urdaibai

Régimen general de sedimentación en los estuarios

Es consustancial y característica de los estuarios la existencia de procesos de sedimentación de diversos tipos de materiales que aportan las aguas que confluyen en ellos. Las aguas fluviales aportan materiales erosionados de la cuenca hidrográfica y las marinas las procedentes del fondo marino o de las orillas de la costa, de donde son arrancados por el oleaje o las turbulencias. La predominancia de unos u otros aportes de sólidos depende de la dinámica mareal, de la cantidad de aportes terrígenos, etc. En el caso de los estuarios vascos la predominancia corresponde netamente a los materiales continentales.

Aunque, de forma general, la marisma es una zona donde el régimen de sedimentación tiene lugar en condiciones de baja energía, muy diferente de la que hay en las costas abiertas y expuestas a la incidencia del oleaje, como sucede en los arenales playeros. La deposición de estos materiales en el interior del estuario se realiza de acuerdo con un gradiente energético en el régimen hidrológico de las aguas.

Los sedimentos aportados por la corriente del río están formados por materiales de diferente grosor cuya naturaleza litológica está determinada por la de los que haya en la cuenca hidrográfica. Estos materiales se depositarán sobre la llanura intermareal del estero según el gradiente energético: los más gruesos y pesados se depositarán en las aguas más rápidas y los más finos, como limos o arcillas, lo hacen cuando las aguas se aquietan. En la sedimentación de las arcillas interviene decisivamente la salinidad del agua, pues al estar cargadas negativamente, flocculan cuando la concentración de cationes sube. Una salinidad del 10% de la del agua de mar ya provoca una sedimentación de las arcillas al causar su floculación. Habida cuenta la composición litológica de las cuencas hidrográficas de los ríos vascos que vierten al Cantábrico, los aportes continentales son ricos en arcillas y limos, así como en arenas. Por otro lado, los sedimentos de origen marino son mucho menos voluminosos y son aportados a la marisma por las mareas. Están formados por restos triturados de esqueletos y conchas de animales marinos que viven en el intermareal o en el submareal constituyendo una aportación de material carbonatado al sedimento estuarino. En consecuencia, los lodos (limos y arcillas) quedarán en los tramos altos y medios, mientras que en el bajo, donde la corriente del canal central es mayor, se van depositando las arenas que acaban de acumularse en la desembocadura, donde se forman dunas y barras arenosas.

En este contexto, si la sedimentación predomina, la marisma va creciendo y aumentando su altura a medida

que se van acumulando más materiales. Esto causa que en el estero, que se inunda cada día al subir la marea, se excave una red de canales de drenaje por la que evacua el agua. A medida que la marisma madura y se eleva, los canales se van haciendo más profundos y más anchos, originando notables escarpes de erosión.

Las plantas que se instalan en el estero contribuyen a incrementar la captación de materiales transportados por las aguas porque, de manera similar a lo que sucede con las partículas transportadas por el viento, favorecen la sedimentación de las que arrastra el agua por la ralentización de la velocidad de la corriente causada por sus tallos y hojas; a ello se une la defensa contra la erosión que proporcionan las raíces y partes subterráneas de las plantas frente a la corriente de arrastre que pueda llevar una nueva marea. El establecimiento de una cubierta vegetal contribuye decisivamente a la consolidación del sedimento favoreciendo su deposición y dificultando su removilización. Además, la materia orgánica que aportan estas plantas contribuye a la formación y evolución de los suelos.

Una marisma madura, con una red bien establecida de canales de drenaje para el reflujos mareal y unas comunidades vegetales desarrolladas es capaz de atrapar no sólo los sedimentos que acarrear los aportes fluviales y mareales, sino también los arribazones flotantes, tanto marinos como fluviales.

Dinámica estuarina

En un estuario confluyen masas de agua continentales, con poca concentración en solutos, que llamaremos dulces, y el agua marina, con alta concentración en numerosos solutos, en particular cloruro sódico ClNa. Esta confluencia no puede menos que causar mezcla de ambos tipos de agua, la cual tiene lugar en diversos grados y da lugar a aguas salobres, así como estratificaciones, toda vez que las aguas saladas son más densas que las dulces y cuando sube la marea, el agua marina penetra por el fondo del canal (cuña salina) y la dulce o menos salada flota sobre ella. Estas aguas se mezclan, pero lo hacen en una dinámica determinada por los volúmenes aportados por cada parte, la amplitud mareal, la estacionalidad, la tasa de evaporación en superficie, alta en verano y baja en invierno, etc.

La proporción que hay entre ambos aportes en un estuario resulta decisiva a la hora de conocer el tipo de comunidades vegetales que vamos a poder hallar. Por un lado, la geomorfología del estuario determinará en buena medida el volumen de las entradas de agua del mar, de modo que una amplia bocana facilita la entrada de mucha agua marina cuando las pleamares, y una bocana estrecha tiene el efecto contrario. Sin embargo, es más importante conocer los volúmenes de los aportes fluvia-

les, que están sujetos a una mayor variabilidad tanto episódica, como estacional o interanual, ya que dependerán de factores como la torrencialidad, la estacionalidad, la pluviosidad media anual y la extensión de la cuenca hidrográfica. Según los regímenes en los aportes de las aguas, podemos aceptar que hay tres situaciones representativas de tres puntos en un gradiente continuo, dos extremos y uno intermedio:

◆ De **cuña salina** con alta estratificación: el volumen de los aportes fluviales es mucho mayor que el de los mareales, con lo que se termina produciendo una estratificación neta con el agua marina en el fondo y la dulce en la superficie. En estas condiciones, las aguas que bañan el estero son de baja salinidad hasta muy hacia el exterior del estuario. En el País Vasco el más asimilable a este tipo es el del Nervión, los guipuzcoanos del Bidasoa, Urumea, Oria y Deba presentan una menor estratificación por el menor caudal y su mayor estacionalidad (en verano, el profundo estiaje propicia la salinización de la zona exterior).

◆ De **mezcla parcial** con estratificación intermedia: el volumen de los aportes mareales es mayor o igual que el de los fluviales y hay una estratificación débil con una continua mezcla de aguas. La salinidad de las aguas superficiales es siempre menor que la de las profundas (Butrón, Urola).

◆ De **mezcla total** con poca presencia de aguas dulces que causa una baja estratificación: el volumen de los aportes mareales es muy superior al de los fluviales, con lo que hay una mezcla rápida y total y dominancia de las aguas marinas. La salinidad en superficie se mantiene elevada al menos en la zona exterior del estuario (Urdaibai, Inurritza, Barbadún).

Marisma

Por definición, es la zona costera baja influida por las mareas, que la inundan a diario. Suelen ser zonas pantanosas y fangosas, permanentemente humedecidas, en las que tienen lugar procesos de sedimentación propios de los estuarios. Es en la marisma donde se aloja el complejo de comunidades que constituye esta geopermaserie halófila mareal costera cantabroatlántica. Dentro de ella encontramos el **estero** o cintura costera comprendida entre los niveles de pleamar y bajamar. En otras palabras, es el terreno sometido a algún grado de inundación mareal que suele estar formado por sedimentos fangosos, arcillas o limos, y que presenta una red arborescente de canales de drenaje para evacuar el agua en cada reflujos mareal. Dentro de él podremos distinguir un **infraestero**, formado por las llanuras que se inundan en todas las pleamares (dos veces al día), y el **supraestero**, que se inunda sólo en las pleamares vivas. El infraestero coincide con lo que en los países atlánticos del norte de

Europa se ha llamado *Slikke*, y el supraestero, de suelos algo más maduros y compactados, es equiparable con el *Schorre*. Por encima del estero encontraremos zonas planas que no llegan a inundarse pero que tienen los suelos humedecidos permanente o frecuentemente. Estos terrenos bajos y pantanosos, humedecidos por aguas de diferente salinidad, reciben el nombre de **marjales**.

Estero	Supraestero (Schorre)	Supralitoral
	Infraestero (Slikke)	Eulitoral
		Sublitoral

Para simplificar y homogeneizar aceptamos la sistematización propuesta por Bueno (1997)

◆ **Marisma externa halófila**. Se reconoce en la parte externa del estuario, principalmente en estuarios de mezcla total, donde los aportes fluviales son escasos y la influencia del agua del mar grande. Si además es un estuario de embocadura ancha, la entrada del agua de mar estará facilitada y esta marisma puede alcanzar una extensión notable. Esto es lo que sucede en Urdaibai, en menor medida, en Inurritza y en Barbadún. El estero se inunda con agua de alta salinidad proveniente del mar y las comunidades vegetales que se ordenan según el gradiente de inundación han de soportarla mediante fuertes adaptaciones a ella, tanto morfológicas como fisiológicas.

◆ **Marisma externa subhalófila**. Se reconoce en la parte externa del estuario cuando éste es de tipo de cuña salina, con abundantes aportes fluviales, que a veces se combina con una bocana muy estrecha que dificulta la entrada del agua marina. El del Nervión es el ejemplo más claro de entre los estuarios de la CAPV, si bien también en los del Bidasoa, Deba y casi todos los demás estuarios, es posible reconocer una marisma externa subhalófila. Ello se debe a los copiosos aportes de agua dulce aportados por las laderas en contacto con el tramo exterior de la marisma, aliviando localmente la alta salinidad a la que, por su posición, es propensa la marisma externa.

◆ **Marisma interna subhalófila**. En la zona interna de los estuarios la influencia del agua marina se atenúa y las aguas son salobres, de salinidad rebajada por mezcla con las fluviales. Ello determina la existencia de esta marisma, que en gran parte estará constituida por planicies húmedas que no se inundan en las pleamares, que llamaremos marjales subhalófilos.

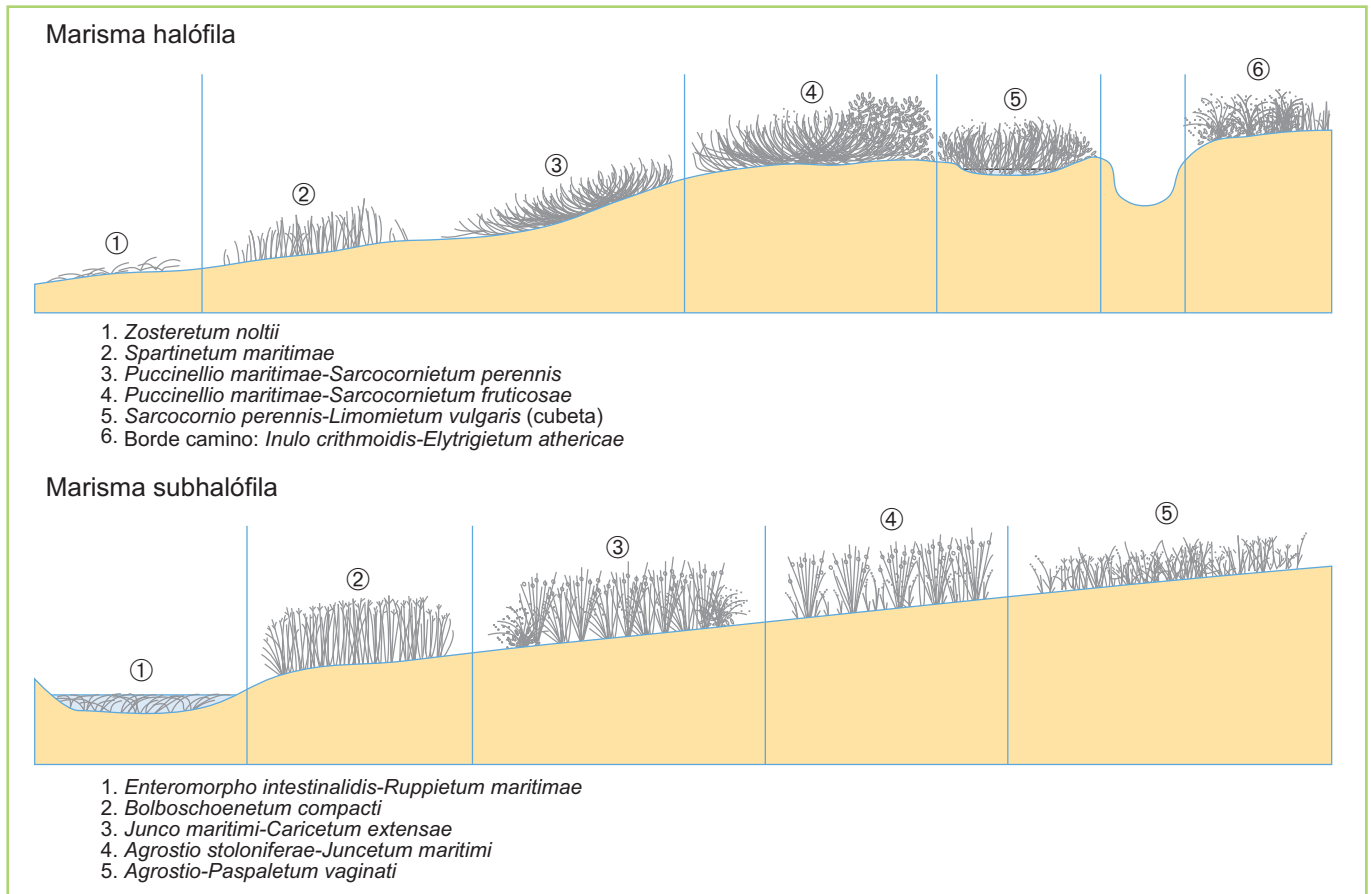


Figura 33. Zonación en marismas.



Zonación de las comunidades vegetales en las marismas (Fig. 33).

Zonación halófila (Marisma externa halófila)

1. *Zosteretum marinae* (+)
2. *Zosteretum noltii*
3. *Salicornietum dolichostachyae*
4. *Spartinetum maritimae* (*alterniflorae*)
5. *Salicornietum fragilis*
6. *Salicornietum obscurae*
7. *Puccinellio maritimae-Sarcocornietum perennis*
8. *Sarcocornio perennis-Salicornietum ramosissimae*
9. *Sarcocornio perennis-Limonietum vulgaris*
10. *Puccinellio maritimae-Sarcocornietum fruticosae*
11. *Inulo crithmoidis-Elytrigietum athericae*

Zonación subhalófila (Marismas subhalófilas externa e interna)

1. *Enteromorpha intestinalidis-Ruppiaetum maritimae*
2. *Bolboschoenetum compacti*
3. *Junco maritimi-Caricetum extensae*
4. *Agrostio stoloniferae-Juncetum maritimi*
5. *Agrostio-Paspaleetum vaginati*
6. *Armerio depilatae-Frankenietum laevis*

Seguidamente hacemos una breve descripción de cada una de estas comunidades vegetales

Comunidades halófilas

***Zosteretum marinae* (+).** Esta comunidad, únicamente formada por *Zostera marina*, fue registrada de varias localidades vascas (Nervión, Urumea y Bidasoa), en las que no se ha vuelto a encontrar. Se ubica en el infraestero inferior y sólo emerge del agua durante las bajamares vivas.

***Zosteretum noltii*.** Al igual que la asociación anterior, comprende comunidades unistratas y monoespecíficas, pero esta vez formadas por *Zostera noltii*. Su ubicación es algo más elevada, en el infraestero medio, por lo que emerge durante todas las bajamares.

***Salicornietum dolichostachyae*.** En el infraestero superior, de donde ya se retiran las aguas incluso en las bajamares muertas, medran unas comunidades de plantas anuales crasas dominadas, casi en exclusiva, por *Salicornia dolichostachya*.

***Spartinetum maritimae*.** Estas comunidades están formadas prácticamente por una sola especie helofítica, en este caso *Spartina maritima*, gramínea erguida cuyo cuerpo queda casi totalmente sumergido en las pleamares y completamente al aire en las bajamares. En algunos estuarios, como los de Zumaia, Zarautz y Orio, esta especie está sustituida por la americana *Spartina alterniflora*, dando lugar a la asociación *Spartinetum alterniflorae*.

***Salicornietum fragilis*.** En el límite superior del infraestero, sobre suelo limoso o limo-arenoso, se instala una

comunidad de plantas crasicaules anuales erguidas, en la que domina *Salicornia lutescens*, que suele estar acompañada por *Salicornia dolichostachya*, *Suaeda maritima* mas algunas plántulas de especies vivaces de las comunidades adyacentes, como *Puccinellia maritima* o *Aster tripolium*.

***Salicornietum obscurae*.** En el el tramo alto del infraestero hay, en ocasiones, unas comunidades de *Salicornia obscura*, que se distingue claramente porque enrojece ligeramente a finales de verano.

***Puccinellio maritimae-Sarcocornietum perennis*.** El caméfito rastrero crasicaule *Sarcocornia perennis* se extiende por una amplia franja del estero salino, caracterizando esta asociación. Otras especies son *Halimione portulacoides*, *Limonium vulgare*, *Plantago maritima*, *Puccinellia maritima*, *Spergularia media*, *Triglochin maritima*, etc. Esta asociación es la más representativa de los saladares de marisma del ámbito cantabroatlántico.

***Sarcocornio-Salicornietum ramosissimae*.** En esta comunidad es manifiesto el enrojecimiento en la madurez de *Salicornia ramosissima*. Se instala sobre suelos arenosos o limo-arenosos de los niveles altos del estero y en ella participan varias especies halófilas como *Puccinellia maritima*, *Sarcocornia perennis* o *Suaeda maritima*.

***Sarcocornio perennis-Limonietum vulgaris*.** Comunidades de los rellanos o cubetas del supraestero medio o superior, donde el agua tiende a permanecer por más tiempo por drenaje deficiente. Ello causa un régimen de inundación y turbulencias algo diferente del de las zonas bien drenadas, con deposición de elementos finos en superficie, lo que genera una fina capa de limos que se superpone a los depósitos arenosos o de otra índole que haya. La especie característica es *Limonium vulgare*, que es acompañada con fidelidad por *Plantago maritima*. Además suelen estar *Halimione portulacoides*, *Inula crithmoides*, *Puccinellia maritima*, *Sarcocornia perennis*, *Spergularia media*, *Triglochin maritima* y otras más generales en el supraestero de estas marismas. Esta asociación sólo se conoce, por ahora, del estuario del Barbadún.

***Puccinellio maritimae-Sarcocornietum fruticosae*.** El supraestero, que sólo se inunda brevemente en las pleamares vivas, experimenta una fuerte salinización temporal por la evaporación parcial del agua de la superficie del suelo en los días cálidos y soleados del verano. Ello propicia la presencia de algunas especies de los saladares mediterráneos como *Sarcocornia fruticosa* e *Inula crithmoides*, que caracterizan esta asociación de fuerte rai-gambre mediterránea. Además de ellas, otras especies son *Halimione portulacoides*, *Limonium vulgare*, *Plantago maritima*, *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritima*, etc.

***Inulo crithmoidis-Elytrigietum athericae*.** Comunidades vivaces formadas por especies halonitrófilas como *Elytrigia atherica*, *Atriplex prostrata* y *Beta maritima*, a las



que se añaden otros halófitos como *Aster tripolium*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, *Triglochin maritima*, etc. Ocupan, tanto en el estero como en los marjales subhalófilos, biotopos nitrificados en los que hay siempre un cierto grado de salinidad.

Comunidades subhalófilas

Enteromorpha intestinalidis-Ruppium maritima.

Formadas en exclusiva por *Ruppia maritima*, hidrófito que vive sumergido en las aguas salobres de canales y charcas en las colas de los estuarios

Bolboschoenetum compacti. Son comunidades anfibas que viven en medios anegados por aguas salobres, constituidas por el helófito de apetencias subhalófilas *Bolboschoenus maritimus* subsp. *compactus*, que constituye formaciones cerradas en las que pueden haber algunas otras plantas de similares necesidades en salinidad como *Aster squamatus*, *Juncus maritimus* y pocas más.

Junco maritimi-Caricetum extensae. Los juncales subhalófilos de *Juncus maritimus* que se extienden sobre el supraestero medio y superior que sólo se anega en las pleamares, tienen una versión de mayor salinidad que posee *Armeria pubigera* subsp. *depilata*, *Carex extensa*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardi*, *Triglochin maritima*, etc.

Agrostio stoloniferae-Juncetum maritimi. En la marisma interna, donde la salinidad es más baja, la representación de especies subhalófilas disminuye y, por el contrario, aparecen algunas que sólo soportan una cierta salinidad, como *Agrostis stolonifera*.

Agrostio-Paspaletum vaginati. Son praderas dominadas por *Paspalum vaginatum* que se instalan sobre suelos húmedos del supraestero, generalmente arcillosos y de salinidad moderada, donde llegan a inundarse sólo en las pleamares más vivas. Otras especies son *Agrostis stolonifera*, *Atriplex prostrata* y *Juncus maritimus*.

Armerio depilatae-Frankenietum laevis. Las comunidades dominadas por *Frankenia laevis* del supraestero superior, sólo alcanzado por las pleamares vivas, que se instalan sobre suelos arenosos que se drenan fácilmente cuando baja la marea, se agrupan en esta asociación. Esta situación se da en zonas de contacto entre la marisma y la duna, donde a estos niveles del supraestero hay suelos arenosos. Otras especies son *Armeria pubigera* subsp. *depilata*, *Elytrigia atherica*, *Halimione portulacoides*, *Limonium binervosum* o *Puccinellia maritima*.

Consideraciones sobre la conservación de las comunidades estuarinas

Desde hace siglos, al menos desde la Edad Media, los estuarios han sido sometidos a un lento y continuo proceso de humanización o artificialización que ha

intentado, y en gran parte logrado, transformar buena parte del espacio considerado como dominio del estuario en terreno de utilidad para el hombre, bien para la agricultura o bien para el uso ganadero. Los terrenos ganados al uso humano mediante este proceso se llaman "porreos" en algunas zonas del litoral cantábrico. Un ejemplo extremo y paradigmático de esto son los Países Bajos, surgidos precisamente de esa época en adelante gracias al esfuerzo humano a partir de las áreas estuarinas de las desembocaduras de los ríos Mosa y Rhin. El procedimiento consiste en conquistar (desalar y desecar) espacio mediante el levantamiento de diques o tapias (munas en el País Vasco) que libren a parcelas de terreno de la invasión mareal de las pleamares. De ese modo el acceso de la sal y del agua quedan limitados, mientras que gracias al aporte no interrumpido de las aguas continentales dulces, se termina produciendo el efecto deseado: la desalación del suelo. Con ello se obtienen suelos húmedos pero no salinos, aptos al menos para el aprovechamiento ganadero. Si además se favorece el drenaje mediante la excavación de un canal profundo, se obtendrá también una cierta desecación. Las partes de la marisma que han sido más afectadas por esta antropización son las de la parte interna, que son subhalófilas, y en la externa las zonas más periféricas y menos salinas. En gran medida corresponden al espacio de los juncales de *Agrostio stoloniferae-Juncetum maritimi* y de *Junco-Caricetum extensae*.

Las técnicas descritas se han aplicado en prácticamente todos los estuarios europeos y por supuesto que también en los del País Vasco. Aquí, la presión para la antropización de las marismas, con su transformación en terreno agrícola o ganadero, se incrementó a partir del siglo XVIII, tal vez fomentada por las directrices de la Ilustración Vasca, y debió alcanzar un máximo en el XIX, logrando la puesta en explotación de gran parte del estuario interno como respuesta al incremento demográfico y la mayor demanda de alimentos (Ugarte & Meaza 1988). Desde el inicio del éxodo rural hacia el medio urbano, a lo largo del siglo XX hasta ahora, ha tenido lugar un abandono del espacio antaño ganado a la marisma, con desmoronamiento de munas y resalinización de algunos espacios, mostrando la verdadera jurisdicción de la influencia mareal que había sido mermada artificialmente mediante el sistema de diques.

En la actualidad una nueva amenaza se cierne sobre los marjales subhalófilos dominio de las comunidades de *Juncus maritimus*. Se trata de la especie leñosa norteamericana *Baccharis halimifolia*, que invade el espacio estuarino subhalófilo desplazando a la vegetación natural autóctona. Esta especie, por su gran vigor y capaci-

dad de dispersión, es un peligro real y creciente para la conservación del estado natural de la marisma y deben emprenderse estudios sobre su biología reproductiva y sus requerimientos ecológicos para controlar su expansión.

Este cuadro resume la representación de las diferentes asociaciones de este geopermasigmetum en los estuarios de la CAPV. Lo primero que destaca es la ausencia total de vestigios de vegetación natural o seminatural en los dos estuarios capitalinos: el del Nervión y el del Urumea. El del Deba casi se encuentra en la misma situación debido no sólo a causas antrópicas, que son importantes, sino también a que la morfología del estuario es muy angosta y con poco espacio físico para el desarrollo de la marisma. Además es un estuario de cuña salina, dominado por las aguas dulces, lo que causa un predominio del ambiente subhalófilo frente al halófilo.

Sucesivamente, el resto de los estuarios van siendo más diversos hasta llegar al que contiene mayor cantidad y calidad de comunidades, el de Urdaibai. Ni qué decir tiene que cualquier proyecto de restauración que afecte a estos estuarios ha de contar, necesariamente, con esta información, de modo que el proyecto restaurador tenga en cuenta esta realidad y el modelo de distribución de las comunidades que se expresa en la zonación del geopermasigmetum. Ello, adaptado a la realidad geomorfológica de cada estuario, deberá informar el proyecto restaurador. De una manera general, lo más aconsejable es restituir a la forma original el relieve de la zona que se restaure y permitir que el régimen mareal le afecte con naturalidad, y que alcance el grado de salinidad que naturalmente le corresponda. Las especies se irán colocando espontáneamente en su lugar si necesidad de intervención humana.

Estado de esta geopermaserie en los estuarios de la CAPV

	Barbadún	Nervión	Butrón	Urdaibai	Lea	Artibai	Deba	Urola	Inurritza	Oria	Urumea	Bidasoa
<i>Zosteretum noltii</i>				+	+							+
<i>Salicornietum dolichostachyae</i>				+				+				+
<i>Spartinetum maritimae/</i> <i>*alterniflorae</i>	+		+	++				*	*	*		+
<i>Salicornietum fragilis</i>				++	+			+				+
<i>Salicornietum obscurae</i>			+	+	+				+			+
<i>Puccinellio maritimae-</i> <i>Sarcocornietum perennis</i>	++		++	++				+	+			
<i>Sarcocornio-Salicornietum</i> <i>ramosissimae</i>	+		+	+								
<i>Sarcocornio perennis-</i> <i>Limonietum vulgare</i>	+											
<i>Puccinellio maritimae-</i> <i>Sarcocornietum fruticosae</i>	+		+	++								
<i>Inulo crithmoidis-Elytrigietum</i> <i>athericae</i>	+		+	++	+	+		+	+	+		+
<i>Enteromorpha intestinalidis-</i> <i>Ruppiaetum maritimae</i>												+
<i>Bolboschoetum compacti</i>	+		+	+	+	+		+	+	+		+
<i>Junco maritimi-Caricetum</i> <i>extensae</i>	+		+	+		+			+			+
<i>Agrostio stoloniferae-Juncetum</i> <i>maritimi</i>			+	+	+		+					
<i>Agrostio-Paspaleetum vaginati</i>	+			+	+			+		+		+
<i>Armerio depilatae (Limonio</i> <i>ovalifolii*)-Frankenietum laevis</i>	*			+	+							

20. COMPLEJO DE VEGETACIÓN DE LOS ACANTILADOS COSTEROS

[Geopermaserie haloanemógena rupícola litoral cántabro-vascónica y ovetense litoral de las perennigraminadas de *Festuca pruinosa* con *Leucanthemum crassifolium* (*Leucanthemo crassifolii-Festuco pruinosa* geopermasigmetum)]

Los acantilados costeros de la Cornisa Cantábrica presentan una estructura relativamente simple que viene determinada por su condición general de costa en retroceso ante la acción erosiva del mar. Éste se halla sujeto a una turbulencia constante, que se resuelve a través del oleaje, más o menos intenso dependiendo de la intensidad del viento que lo origina. Las olas se estrellan contra la costa, tanto si es acantilada como si es baja, originando playas si la orilla es antecedita por una plataforma de poca profundidad que vaya absorbiendo la energía de la ola y provoque su ruptura. En estos casos, el mar tiende a depositar sedimentos de cantos, gravas o arenas, formando las playas. En los casos donde no hay esta plataforma (rasa o plataforma de abrasión), la ola bate directamente sobre la pared rocosa y descarga su energía de golpe, causando un efecto erosivo más contundente. Así, la base del acantilado va siendo erosionada y socavada, de manera que el extraplomo que se forma termina desplomándose, dando lugar a un retroceso del continente frente al mar. El acantilado es, por tanto, un medio muy dinámico e inestable, ya que la acción erosiva del mar es constante.

Como es evidente, el contorno de la línea costera es irregular, con entrantes y salientes hacia el mar, lo que causa una muy desigual incidencia del oleaje: los salientes (cabos) y las costas orientadas hacia donde proceden los temporales reciben una acción mucho mayor que los tramos protegidos como las bahías y los fondos de los entrantes costeros. Además del oleaje, y a menudo relacionado con él, el viento juega un papel muy importante en el hábitat rupestre litoral, y su incidencia generalmente coincide con la del oleaje.

De esta manera, podemos considerar que los acantilados más batidos por el oleaje y por el viento son los de los cabos y salientes costeros, por lo que los gradientes de incidencia del viento, de las salpicaduras del mar, de la maresía o hálito marino, etc. se alargan y suben alcanzando cotas muy altas en el acantilado. Por el contrario, en las costas protegidas, estos gradientes son cortos y la influencia del mar se desvanece a poca altura.

Los factores que determinan el hábitat del acantilado y sus gradientes, que condicionan la zonación de las comunidades vegetales, se exponen a continuación:

✱ **La acción del mar.** El oleaje y las salpicaduras. Las olas se estrellan contra la base del acantilado y ello causa una acción mecánica que conduce a la demolición de la masa rocosa, demolición que es más contundente cuanto mayor sea la fuerza y la frecuencia de las olas. Esta acción produce abundantes salpicaduras que pueden llegar, a veces ayudadas por el viento, hasta cotas bastante elevadas en el acantilado, impregnando de agua de mar los lugares que



Acantilado de Barrika

alcanzan. Estos aportes de agua marina pueden llegar a ser bastante voluminosos en situaciones de temporal y su incidencia y alcance están determinados por el grado de exposición del tramo de costa que se trate.

☀ **La acción del viento.** Su acción mecánica, desecante y abrasiva es tanto más intensa cuanto mayor sea la cercanía al mar y en los lugares más expuestos al viento, como los cabos. La acción desecante, que se realiza al potenciar la evaporación del agua, es muy importante y se traduce en la aparición de ciertas plantas xerófilas en estos medios, a menudo especies mediterráneas que han quedado como relictas de otras épocas de clima más seco. La acción abrasiva causa adaptaciones en las plantas en el sentido de que se han de proteger, mediante epidermis y cutículas reforzadas, de los choques de las partículas sólidas que transporta el viento. Relacionado con este fenómeno está la *maresía* o hálito marino, que consiste en el transporte por el viento de pequeñas gotas de agua marina cargada de sal. Su deposición sobre la superficie de las plantas, de las rocas o del suelo, saliniza el medio hasta donde alcanza su radio de acción.

☀ **Las condiciones del sustrato.**

La rocosidad. Los acantilados vascos son abruptos en su práctica totalidad. Las rocas que los forman son duras en su mayoría, siendo menos frecuentes los materiales blandos fácilmente disgregables por la acción erosiva del mar. No obstante, podemos separar las rocas tipo margas y argillitas, bastante deleznable, de las areniscas y sobre todo las calizas, mucho más resistentes a la demolición y

que por ello a menudo forman los cabos y salientes costeros. La roca más deleznable se erosiona con mayor facilidad y da lugar a un acantilado en talud inclinado, mientras que el formado por roca dura, como la caliza, da lugar a un acantilado vertical o casi extraplomado en su base. Por otro lado, las rocas deleznable resultan difíciles de colonizar por las plantas en situaciones de inclinación acusada, porque el constante desprendimiento de material impide el establecimiento de las plántulas. Las rocas duras y bien consolidadas terminan ofreciendo más oportunidades al establecimiento de las plantas porque constituyen un sustrato más estable.

La inclinación. La gravedad actúa de forma constante incidiendo en la formación de los suelos, de modo que cuando la pendiente es pronunciada, éstos no se pueden desarrollar. Además, el avenamiento de las aguas pluviales es mucho más veloz cuanto mayor sea la inclinación. Las paredes verticales o extraplomadas son las más inhóspitas para las plantas vasculares porque no es posible la formación de suelo y la humedad disponible para las plantas apenas dura unos minutos tras las precipitaciones. La única posibilidad son las repisas o las grietas de la roca, donde se pueda retener algo de tierra y alguna planta de frugales requerimientos pueda vivir. Si la pendiente es menor, se puede formar una capa de suelo cuyo grosor vendrá determinado por la naturaleza y textura de la fracción mineral, pero sobre todo por los grados de inclinación; tanto más delgada cuanto más grados de inclinación tenga el sustrato. La capacidad de retención de agua es pareja.



La combinación de los gradientes de estos factores constituye el gradiente integrado del acantilado costero. Fuera del estero del acantilado, o franja que está sometida a inmersión-emersión mareal, este gradiente integrado se puede fraccionar en tres segmentos que componen el geopermasigmetum y que constituyen, cada uno de ellos, un hábitat que aloja un permasigmetum (Fig. 34). Detrás de ellos, tierra adentro, estará la vegetación no condicionada por el mar ni por el acantilado y por delante está la franja litoral sometida a inundación y habitada por comunidades zooliquénicas litorales con especies del género *Verrucaria* y diversos moluscos como lapas y balanos. De acuerdo con F. Prieto & Loidi (1984), estos tres hábitats o cinturas de vegetación son:

I. Cintura halocasmofítica. El embate del oleaje es intenso, de modo que recibe frecuentes salpicaduras de agua de mar, y cuando éste se embravece, incluso puede alcanzarle alguna ola. Ello se combina con que la pendiente es casi vertical y muy inestable, por lo que la formación de suelo

está impedida. Sólo las grietas de la roca, que ofrecen en su interior un mínimo espacio de protección, alojan algunas pocas plantas capaces de soportar condiciones tan extremas. Éstas han de sufrir tanto la salinidad (halófitas) como el vivir en fisuras rocosas (casmófitas), combinación que selecciona enormemente las especies que se pueden hallar aquí. Por tanto, las comunidades que pueblan esta cintura están formadas por muy pocas especies y tienen muy poca biomasa y cobertura.

II. Cintura de perennigraminadas y nanofruticadas aerohalinas. La influencia del mar se atenúa a causa del alejamiento, quedando reducida al hálito marino (maresía) o brisa cargada de pequeñas gotitas de agua salada que impregna de sal las superficies sobre las que incide. En esta cintura no hay salpicaduras del mar salvo, episódicamente, en los más grandes temporales. La salinización es notable pero ya está atenuada por las precipitaciones, con lo que desciende con las lluvias que se concentran entre otoño y primavera, para aumentar en verano con

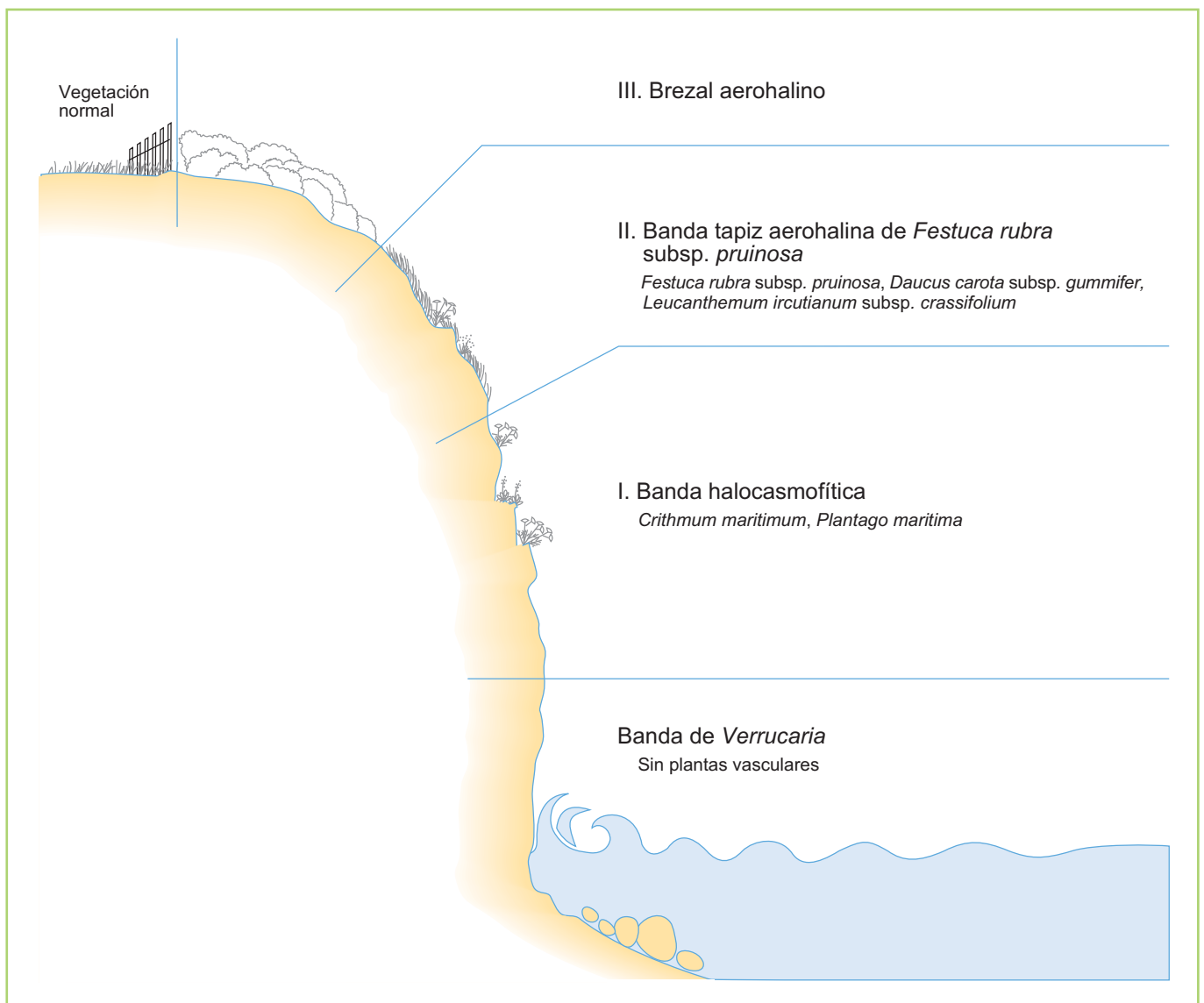


Figura 34. Esquema de acantilado costero.

su relativa sequía. Como quiera que la inclinación del sustrato es menor y su estabilidad mayor, la posibilidad de edificar suelo aumenta y ya se pueden establecer comunidades de mayor biomasa y diversidad que suelen estar dominadas por la gramínea siempreverde *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*. Esta vegetación puede aparecer fragmentada, ocupando grietas de tamaño variable, o incluso formando un tapiz continuo.

III. *Cintura de los matorrales eolohalófilos*. La maresía se atenúa tierra adentro en la medida que las gotitas de agua de mar se van depositando; primero lo hacen las más gruesas, mientras que las más chicas pueden llegar muy al interior arrastradas por el viento. Por tanto, el aporte de sal disminuye en esta cintura, aunque aún se deja notar; poniéndose de manifiesto mediante la presencia de algunas plantas halófilas. El factor modelador de la

vegetación en este tramo no es tanto la salinidad ni tan siquiera el suelo, que puede alcanzar bastante desarrollo, sino el viento. Su acción mecánica, desecante y abrasiva determina las formas pulvulares (almohadilladas) de las matas, bien sean tojos, otaberías o brezos.

El geopermasigmetum que se instala en este modelo de hábitats zonados se extiende desde el centro de Asturias hasta el País Vasco Francés. En él se pueden diferenciar dos tipos: uno calizo en el que se desarrolla un tipo de erosión cárstica, de fuerte resistencia a la demolición (S. Juan de Gaztelugatxe, Aketxe, Ogoño) y el otro no carstificado, formado por cualquier otro tipo de roca, más fácil de demoler, como el flysch o la arenisca. En las costas vascas predominan, con mucho, los del segundo tipo. Las asociaciones vegetales que se instalan en cada una de estas bandas se indican en el siguiente cuadro:

Permasigmetum/Tipo acantilado	Carstificados	No carstificados (Flysch, arenisca)
I. Halocasmofítica	<i>Crithmo maritimi-Limonietum binervosi</i>	<i>Crithmo maritimi-Plantagnetum maritimae</i>
II. Perennigraminadas y nanofruticidas aerohalinas	<i>Leucanthemo crassifolii-Festucetum pruinosaermerietosum depilatae</i>	<i>Leucanthemo crassifolii-Festucetum pruinosaefestucetosum pruinosaefestuco pruinosaermerietum euscadiensis</i>
III. Matorrales eolohalófilos	<i>Ulici humilis-Ericetum vagantis, Genisto occidentalis-Ulicetum maritimi</i>	<i>Genisto occidentalis-Ulicetum maritimi</i>





Brezal aerohalino

Seguidamente, haremos una breve descripción de las comunidades que representan la vegetación potencial de este geopermasigmetum

Crithmo maritimi-Limonietum binervosi. Asociación cantábrica oriental (ovetense y cántabro-vascónica) de acantilados calizos cársticos. Sus especies características son *Limonium binervosum* y *Armeria pubigera* subsp. *depilata*, a las que se añaden *Crithmum maritimum*, *Inula crithmoides* y *Plantago maritima* principalmente. En los acantilados de la CAPV está escasamente representada por la poca frecuencia de acantilados de calizas cársticas.

Crithmo maritimi-Plantagnetum maritimae. Asociación pauciespecífica formada apenas por 3 a 5 especies, entre las que no faltan *Plantago maritima* y *Crithmum maritimum*, que son capaces de soportar la roca deleznable que se desmorona con facilidad ante los agentes erosivos. Es también una asociación cantábrica oriental cuya máxima representación se halla en las costas vascas a causa de la naturaleza de la mayoría de las rocas de los acantilados.

Leucanthemo crassifolii-Festucetum pruinosae. Esta es la gran asociación de la segunda cintura de vegetación de los acantilados cantábrico orientales (ovetenses y cántabro-vascónicos). La dominancia corresponde a *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, que se encuentra acompañada por un numeroso cortejo de plantas: *Anthyllis vulneraria*

subsp. *iberica*, *Crithmum maritimum*, *Dactylis glomerata* var. *maritima*, *Daucus carota* subsp. *gummifer*, *Leucanthemum ircutianum* subsp. *crassifolium*, *Plantago maritima*, *Lotus corniculatus* var. *crassifolius*, *Rumex acetosa* subsp. *biformis* y *Silene uniflora*, principalmente. Estas plantas están especializadas en el hábitat del acantilado pero, en su mayoría, son taxones de rango infraespecífico, lo que nos indica que se trata de linajes de especiación reciente.

En los acantilados cársticos, a este conjunto se añade *Armeria pubigera* subsp. *depilata*, dando lugar a la subasociación *armerietosum depilatae*, que será la que haya detrás de la asociación *Crithmo maritimi-Limonietum binervosi*. En los demás sustratos, menos resistentes a la demolición, esta planta está ausente y tendremos la subasociación típica o *festucetosum pruinosae*, la más común en las costas de la CAPV.

Festuco pruinosae-Armerietum euscadiensis. En algunas localidades de las costas vascas, tanto en Vizcaya como en Guipúzcoa (Arteaga et al. 1999), vive la especie endémica del País Vasco *Armeria euscadiensis*. Se ubica principalmente sobre sustratos silíceos en la mayoría de los salientes costeros que hay entre Cabo Villano y Cabo Higuer. Tal singularidad ha permitido reconocer esta asociación propia de la segunda banda de vegetación del acantilado.



Ulici humilis-Ericetum vagantis. Agrupa los matorrales eolohalinos pulviniformes de la tercera banda de vegetación de los acantilados abruptos de calizas duras. En ella viven una serie de matas como *Erica cinerea*, *Erica vagans*, *Genista occidentalis*, *Lithodora diffusa* y *Ulex gallii* f. *humilis*, que suelen adoptar formas almohadilladas en adaptación al viento. Junto a ellas hay un conjunto de especies halófilas que son también frecuentes en las cinturas anteriores y que detectan la salinidad causada por la maresía: *Dactylis glomerata* var. *maritima*, *Daucus carota* subsp. *gummifer*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, *Leucanthemum irtutianum* subsp. *crassifolium*, *Lotus corniculatus* var. *crassifolius*, *Plantago maritima*, etc. Además de estos dos conjuntos suele haber otro de plantas cuyo óptimo se halla en los pastizales y matorrales adyacentes, ya fuera del gradiente del acantilado: *Asphodelus albus*, *Bellis sylvestris*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Pulicaria odora*, *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, *Schoenus nigricans*, *Scilla verna*, *Smilax aspera*, etc.

En las posiciones más alejadas del mar, ya en el tránsito hacia las comunidades de la asociación siguiente, aparecen formas pulviniformes de *Ulex europaeus* f. *maritimus*, lo que da lugar a que se pueda separar una subasocia-

ción, *ulicetosum maritimi*, que representa el último escalón de la zonación hacia la vegetación mesófila frente a la típica o *ericetosum vagantis*.

Genista occidentalis-Ulicetum maritimi. Los matorrales eolohalinos carentes de *Ulex gallii* f. *humilis* y con *Ulex europaeus* f. *maritimus*, se agrupan en esta asociación. El resto del elenco florístico es básicamente el mismo, si bien un tanto empobrecido. Su posición en el geopermasigmetum es la de subcintura posterior, tras la de *Ulici humilis-Ericetum vagantis*, en los acantilados de calizas duras o bien ocupa por entero la banda de matorral eolohalino en los sustratos más blandos y erosionables. Por este motivo, esta es la asociación más frecuente en las costas vascas.

Asociaciones que ocupan biotopos nitrificados:

Crithmo maritimi-Brassicetum oleraceae. Esta asociación aparece, dentro de los acantilados, en situaciones de mayor nitrificación, que suele producirse de forma natural en los lugares donde se acumulan los excrementos de las aves marinas (gaviotas en su mayoría). Por tanto sus estaciones primarias son estos lugares, si bien en la actualidad también se presenta en vertederos y lugares donde se acumulan basuras y desechos humanos; un caso fácil de observar a corta distancia es el de San Juan de Gaztelugatxe. Por este motivo, y por el gran aumento que ha tenido la población de gaviotas en los últimos tiempos, estas comunidades se han visto incrementadas notablemente en la costa vasca. La flora de estas comunidades es bien característica, con la presencia de *Brassica oleracea*, *Matthiola incana* y *Parietaria judaica*, como plantas nitrófilas. A ellas les acompañan especies halocasmofíticas propias del acantilado como *Crithmum maritimum*, *Daucus carota* subsp. *gummifer*, *Leucanthemum irtutianum* subsp. *crassifolium*, *Plantago maritima*, *Silene uniflora*, etc.

Picrido echioidis-Raphanetum maritimi. En los lugares donde el suelo haya sido removido, la nitrificación se añade a esta perturbación, creando un hábitat particular. Además están las condiciones propias del acantilado, como son la salinidad, la rocosidad y el viento. Ello hace que se pueda reconocer esta asociación que tiene una combinación de especies particular. En ella participan una serie de especies que tiene en común con la asociación halonitrófila de las dunas *Polygono maritimi-Elytrigietum athericae*, como son *Atriplex prostrata*, *Beta maritima*, *Elytrigia atherica* o *Raphanus raphanistrum* subsp. *landra*. Además de ellas, hay un conjunto de especies propias del acantilado como: *Crithmum maritimum*, *Daucus carota* subsp. *gummifer*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, *Euphorbia portlandica*, a las que se unen las nitrófilas *Picris echioides* y *Dipsacus fullonum*.

SAXIGEOPERMASERIES O GEOPERMASERIES RUPÍCOLAS: CRESTAS, ACANTILADOS Y GLERAS

La CAPV no tiene grandes montañas, su techo está un poco por encima de los 1.500 m y los macizos que engloba presentan unas dimensiones modestas. Ello determina que en su territorio no haya apenas zonas a una altitud suficiente como para que se den los fenómenos de tipo periglaciario que tanta influencia tienen en el modelado de las altas montañas. Entre estos fenómenos periglaciares está la gelifracción como uno de los más activos, el cual mantiene vivos los procesos de formación de las pedreras que se originan al pie de los paredones rocosos, tan abundantes en el piso subalpino de las montañas. No obstante, por motivos litológicos e históricos, no faltan emergencias rocosas en la CAPV, con sus crestas, sus cantiles y sus pedreras, y si bien sus condiciones actuales no son las de la alta montaña, sí lo fueron durante los largos períodos que duraron las glaciaciones cuaternarias; durante ellos debieron ser activos estos fenómenos periglaciares que contribuyeron muy activamente a modelar las cumbres de las montañas vascas. Así, con toda probabilidad, hemos heredado muchas de las gleras y de los cantiles que fueron activos hasta el fin de la última glaciación y que han llegado hasta hoy

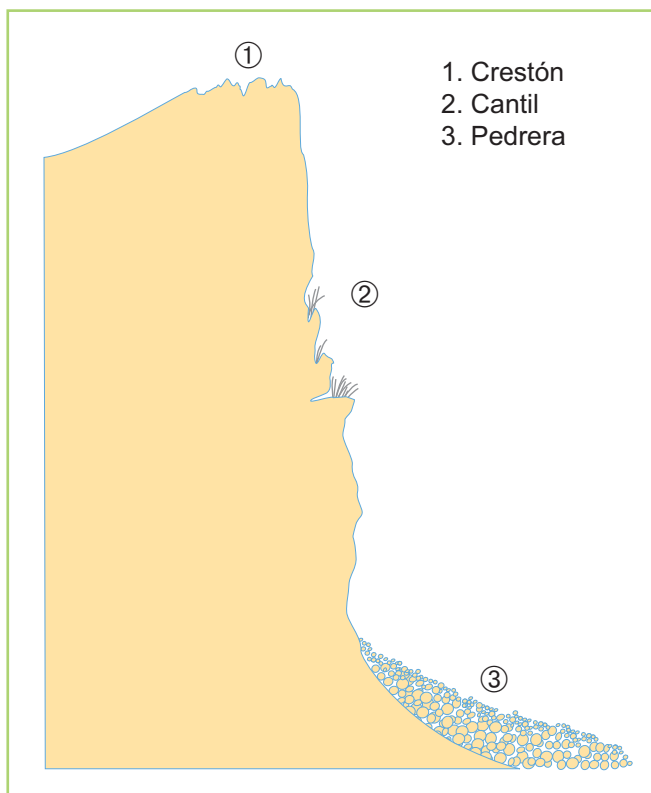


Figura 35. Esquema de roqueado: crestón, cantil y pedrera.

desde que tuvo lugar el cambio climático que le dio fin. Por este motivo, los conjuntos rocosos de las montañas de la CAPV son residuales, ya no sufren la constante erosión que supone la gelifracción, están prácticamente estabilizados y ello ha ido permitiendo que las grietas y las repisas de los cantiles se hayan ido rellenando de suelo y poblando de vegetales sin sufrir apenas perturbación.

En estos resaltes rocosos se puede establecer un modelo de hábitats rupícolas en el que hay tres elementos principales claramente diferenciables: el crestón o cresterío, el cantil o acantilado y la pedrera o glera (Fig. 35).

La cresta. La parte cimera del resalte rocoso presenta inclinaciones bajas o nulas, por lo que hay una baja incidencia del componente gravitatorio que empuja los fragmentos de roca, de suelo, y también de plantas (semillas, frutos, etc.) hacia abajo. Por otro lado, hay una fuerte incidencia del viento, que es tal vez el factor ecológico más relevante en este hábitat, causando las adaptaciones bien conocidas en las plantas. Otra de las circunstancias siempre presentes, a menudo asociada al viento, es la de la poca profundidad y fragmentación de los suelos (litosoles), que suelen tener además una cobertura parcial de la superficie, presentándose en fragmentos que rellenan las oquedades de las irregularidades propias del afloramiento rocoso. Esto significa para las plantas que disponen de un más pequeño almacén de nutrientes y de un más pequeño almacén de agua retenida en la esponja del suelo. El anclaje mecánico es también menor y ello se ha de resolver mediante la profundización de las raíces en la roca aprovechando las grietas que pueda tener. La evolución de estos suelos hacia tipos de mayor profundidad está, además, detenida por las duras condiciones mecánicas y la constante erosión que impone el viento. Este ambiente eólico y xerófilo es también muy antiguo y es colonizado por especialistas adaptados a soportar estas condiciones extremas, entre los cuales tampoco faltan plantas estenocoras. Si la altitud se incrementa, el sistema rocoso sufre de más bajas temperaturas y, generalmente, de vientos más fuertes. Ello empeora las condiciones de vida de las comunidades del crestón, las cuales suelen, en estos casos, recibir el adjetivo de psicroxerófilas (adaptadas al frío y a la sequedad). En la CAPV, esta situación sólo puede hallarse en los crestones de las montañas por encima de los 1.000 m, en las que las bajas temperaturas se hacen notar.

El acantilado. En cuanto la inclinación se hace mayor y se tiende a la verticalidad, la gravedad adquiere un protagonismo ecológico del que carece en el crestón. Todo lo que no esté firmemente fijado a la roca se cae. Sea suelo, sea roca (fragmentos) o sea cualquier ser vivo, está



pendiente de caerse al fondo del acantilado y contribuir a engrosar el acúmulo de detritus que se forma (que no es otra cosa que la glera). La verticalidad (o subverticalidad) es causante de una serie de circunstancias:

La pared rocosa presenta una superficie lisa o rugosa dependiendo de la naturaleza de la roca, que está sujeta a una erosión causada por el desprendimiento de fragmentos rocosos. Este desgaste suele estar fomentado por los agentes meteorológicos, como son el hielo (ciclo congelación-fusión que causa la gelifracción o rotura de la roca por el hielo), el agua o el viento. Esta pared presentará, en algunos casos, irregularidades, con resaltes y grietas, que, si son lo suficientemente estables, pueden terminar siendo habitados por algunas plantas. La estabilidad es una condición necesaria para esta colonización porque si la roca se erosiona con facilidad, las grietas y resaltes duran poco, imposibilitando un establecimiento efectivo de unas plantas cuya dinámica poblacional es particularmente lenta. Las fisuras, por tanto, han de ser duraderas y en su interior se han de ir acumulando lentamente partículas pequeñas de modo que se vaya formando un embolsamiento de suelo. Este embolsamiento a veces no se produce, otras veces es muy precario y otras tiene lugar con bastante intensidad. En cualquier caso, este embolsamiento queda oculto al observador exterior, y resulta difícil de conocer la cantidad de tierra que hay alojada en el interior de una grieta en la roca. Las plantas que se instalan han de aprovechar este suelo, el cual, como decimos,

puede estar en una mayor o menor cantidad pero nunca de sobra. Por ello, entre estas plantas las hay que son capaces de vivir en grietas muy angostas y con poco suelo (entre ellas varias especies de helechos); tienen unos sistemas radiculares muy desarrollados para penetrar profundamente en las grietas, son los verdaderos casmófitos. Otras necesitan de más suelo y además que éste esté más accesible, hasta llegar a las que viven en las repisas o grietas anchas y poco inclinadas que se llenan de tierra, son los comófitos. Todo este conjunto poblará el cantil según sean sus características y las oportunidades que ofrezca para ser colonizado por unas y por otras.

Otra circunstancia del cantil es que recibe siempre menos agua que el terreno llano o inclinado. El viento, que acompaña tantas veces a la lluvia, ha de incidir de frente sobre el cantil para que el agua caiga sobre él y lo moje. Por eso, los cantiles son medios secos y las plantas que viven en ellos reciben poca agua. Ésta a veces llega mediante regueros que escurren cantil abajo y mojan algunas grietas que hallan a su paso. El viento y el frío también afectan al cantil, si éste está situado a mayor altitud o en lugar expuesto. La insolación también se ve fuertemente condicionada, teniendo la orientación una importancia notable en el régimen de las temperaturas y, por tanto, en la fenología.

La gravedad condiciona también la anatomía y la biología de las especies vegetales del acantilado. Las formas de crecimiento de las plantas deben adaptarse a una verti-

calidad del sustrato, y deben producir y retener sus propágulos de manera que no se caigan por el precipicio. Para ello, algunas de las plantas especializadas a vivir en los cantiles producen frutos y semillas (generalmente en poca cantidad) que maduran sin desprenderse de la planta madre, la cual curva los pedicelos hacia el sustrato con objeto de favorecer la siembra de las semillas en los alrededores (geocarpija).

El grado de inclinación es variable; esta fenomenología se presenta a partir de inclinaciones superiores a 60°. A medida que la inclinación aumenta, las condiciones generales asociadas a la verticalidad se van haciendo más extremas, con lo que las posibilidades para los comófitos disminuyen. Esta progresión alcanza su extremo en las paredes extraplomadas o de inclinación negativa. En ellas la sequedad es máxima, las condiciones de iluminación más precarias y la acumulación de suelo en las grietas más escasa. Por ello, las comunidades de los extraplomos, llamadas espelucícolas por asemejar las de entradas de las cuevas, representan el extremo de especialización y adaptación al hábitat fisurícola.

En medio de todo esto, los cantiles de las montañas de la CAPV están actualmente todos en los pisos supratemplado (montano), supramediterráneo o mesotemplado (colino). Como consecuencia, suelen presentar un poblamiento vegetal en el que toman parte bastantes especies no especialistas de este hábitat, que suelen preferir las repisas y grietas gruesas que se han ido abriendo a lo

largo del tiempo; junto a ellas están los auténticos especialistas (casmófitos y comófitos). Se trata de un fenómeno de “envejecimiento” del cantil, bastante extendido en los existentes en la CAPV.

La glera. Las pedreras o gleras, por otro lado, constituyen un hábitat totalmente diferente. Las plantas que viven en ellas han de ser capaces de alcanzar el suelo terroso que subyace bajo la capa de piedras, el cual puede guardar una alta humedad gracias a la protección frente a la desecación por parte de la propia capa de piedras, de modo que sus raíces arraiguen en él mientras que sus partes aéreas fotosintéticas y reproductoras emerjan de la pedrera. Ello impone que tienen que estar provistas de unos tallos tortuosos que atraviesen la capa de piedras por los intersticios que quedan entre ellas y que sean también flexibles para adaptarse a los movimientos de desplazamiento ladera abajo que se suelen dar. Tal combinación es difícil ya que presenta muchas dificultades a la hora de la supervivencia y establecimiento de las plántulas tras la germinación y sólo algunas especies, con un hábito muy especializado, han podido colonizar este medio.

En las gleras existe una variabilidad determinada por su movilidad, el tamaño de los cantos y la naturaleza de las rocas que las forman. Así, las de cantos gruesos o bloques son poco móviles y los espacios entre ellos son grandes, asemejando un tanto el hábitat más estable de las fisuras de roca. Por el contrario, las gleras de cantos



pequeños son muy móviles pero el intersticio es más pequeño, dando lugar a unas condiciones muy inestables. Las gleras, con el tiempo y si dejan de recibir aportes de nuevos cantos, se van estabilizando a medida que alcanzan un equilibrio mecánico de acuerdo con el tamaño de las piezas; el talud de la pedrera se estabilizará y comenzará la terrificación de los espacios entre los cantos por deposición de materiales finos que pueden proceder de la meteorización de los mismos cantos o de aportes externos. En cualquier caso, la terrificación de la glera se efectúa en mucho menor tiempo si ésta es de piezas pequeñas que si se trata de grandes bloques. Las gleras de grandes bloques tardan mucho en terrificarse y, en consecuencia, en ser colonizadas por vegetación no especializada. Las de cantos medianos duran menos y se transforman en taludes coluviales estabilizados al cabo de algunos siglos, mientras que las de piedras pequeñas, muy móviles y que suelen llevar también bastantes materiales finos, se terrifican en poco tiempo.

En las gleras, el efecto del “envejecimiento” que tiene lugar al cesar la movilidad de la misma, es aún mayor que en el caso de los cantiles, ya que se estabilizan en menos tiempo, llegándose a aterrizar casi por completo en muchos casos. En la CAPV este fenómeno está generalizado y apenas hay algunas gleras que se mantienen “jóvenes” al pie de paredones de rocas que se fragmentan y desprenden cantos con facilidad, causando una “llu-

via” de piedras que alimenta la glera. Entre las gleras vascas, por tanto, no hay de las del tipo de piedra pequeña, todas las que hubiera otrora han debido de aterrarse, tan sólo las hay de piedra mediana, con frecuencia a medio terrificar, o grande. Esto limita la diversidad de la flora y comunidades glerícolas presentes en el territorio.

En medio de hábitats tan extremos y dificultosos para las plantas, es un hecho bien conocido que tanto las comunidades de las crestas, como las de las gleras, como sobre todo las de los cantiles, contienen una elevada proporción de plantas estenocoras (endémicas). Ello se debe a que han especiado en tales hábitats a lo largo del Cuaternario bajo condiciones de severo aislamiento reproductivo que han afectado a la mayoría de sus poblaciones en tiempo pasado y presente. Además, los sistemas rupícolas, por su relieve abrupto, se han librado de ser cubiertas por los bosques en los períodos de bonanza climática (interglaciares), por lo que su flora ha tenido mucho tiempo para especiar en condiciones de aislamiento. Durante los interglaciares, los resaltes rocosos estuvieron aislados unos de otros y separados por una matriz de bosque, por lo que constituían verdaderos refugios de la flora extraforestal, tal vez por este motivo ésta exhibe actualmente la mayoría de los endemismos. Este hecho de la alta tasa de endemidad es común a la generalidad de las comunidades rupícolas, tanto de fisuras rocosas como de gleras, y en el caso de las de la CAPV sucede lo propio.



Glera en la Sierra de Cantabria

*Linaria proxima*

21. COMPLEJOS DE VEGETACIÓN DE LOS CANTILES Y CRESTONES SILÍCEOS

En la CAPV no faltan rocas silíceas, pero en su mayoría son rocas fácilmente erosionables: areniscas, lavas, argilitas, etc. Por ello, apenas se pueden encontrar comunidades vegetales especializadas en colonizar hábitats rupícolas silíceos. Tan sólo en Peñas de Aia hay un afloramiento granítico que, por su solidez y resistencia a la erosión, es capaz de sostener durante el tiempo suficiente un cantil que haya persistido en las fases boscosas del Cuaternario y que contenga un conjunto significativo de fisuras estables. En ellas habitan algunas poblaciones de unas pocas especies rupícolas indiferentes o de rocas silíceas como *Asplenium billotii*, *Asplenium septentrionale*, *Petrocoptis pyrenaica* o *Sedum hirsutum*. En estas condiciones no ha sido posible reconocer una asociación definida.

22. COMPLEJOS DE VEGETACIÓN DE LOS CANTILES Y CRESTONES CALCÁREOS

La inmensa mayoría de los relieves abruptos que albergan un geopermasigmetum de crestón-cantil-glera en la CAPV son producidos por rocas calizas. Ello se debe a motivos litológicos, son bastante frecuentes, y de mode-

lado geomorfológico, ya que de los otros tipos de rocas más frecuentes pocas dan lugar a relieves verticales que alberguen fisuras que sean lo suficientemente estables como para que se alojen plantas especialistas. Es el caso del flysch, las margas, las areniscas y las ofitas, en las que jamás hemos hallado comunidades rupícolas especializadas.

En estos complejos rupícolas calcáreos, podemos diferenciar dos faciaciones: la cántabro-vascónica y la castellano cantábrica

COMPLEJO CÁNTABRO-VASCÓNICO

Crestón

En el supratemplado de las montañas calizas cántabro-vascónicas, los cresteríos con litosuelos se pueblan con comunidades de pequeñas hierbas y caméfitos que se agrupan en la asociación *Carici omithopodae-Teucrietum pyrenaici*. Estas montañas están sometidas a altas precipitaciones, lo que implica una importante innivación invernal y una notable precipitación líquida en el verano. Las plantas más frecuentes son *Avenula pratensis* subsp. *vasconica*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Bromus erectus*, *Carex humilis*, *Carex ornithopoda*, *Helianthemum nummularium*, *Koeleria vallesiana*, *Medicago lupulina*, *Satureja alpina* subsp. *pyrenaica*, *Teucrium pyrenaicum*, *Thymus praecox* subsp. *britannicus*, etc.



Sierra de Cantabria

Los cresteríos en zonas más bajas son mucho menos frecuentes y además apenas presentan flora especializada. Hay que tener en cuenta que la incidencia del viento suele ser mucho menor y ello hace las condiciones menos extremas.

Cantil

En el piso mesotemplado los cantiles calizos presentan una original asociación vegetal en la que participan algunas especies de apetencias termófilas: *Centrantho lecoqii-Phagnaletum sordidi*. Estos cantiles tienen *Phagnalon sordidum*, especie casmofítica de matiz mediterráneo, a la que se agrega una modesta representación de otros casmófitos más generales como *Asplenium ruta-muraria*, *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* o *Centranthus lecoqii*. A ellos se añaden algunas especies más no casmofíticas, pero cuya presencia resulta significativa acerca de las querencias mediterráneas termófilas de estas comunidades: *Galium mollugo*, *Reichardia picroides*, *Sedum sediforme*, *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* o *Teucrium pyrenaicum*.

La asociación *Drabo dedeanae-Saxifragetum trifurcatae* agrupa la mayoría de las comunidades de cantiles calcáreos del piso supratemplado cántabro-vascónico. Está constituida por numerosas especies de casmófitos calcícolas, algunas confinadas al ámbito cantábrico, como *Draba dedeana*, *Pritzelago alpina* subsp. *auerswaldii*, *Saxifraga trifurcata*, y otras de más amplia distribución

como *Arenaria grandiflora*, *Asplenium ruta-muraria*, *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*, *Asplenium viride*, *Crepis albida*, *Erinus alpinus*, *Globularia nudicaulis*, *Saxifraga paniculata*, *Sedum dasyphyllum*, *Silene saxifraga*, *Vicia pyrenaica*, etc.

Los cantiles de las montañas más altas del sector Cántabro-Vascónico, en condiciones próximas a las del piso orotemplado inferior, se enriquecen en plantas como *Dethawia tenuifolia* y *Potentilla alchimilloides*, que permiten distinguir la asociación *Dethawio tenuifoliae-Potentilletum alchimilloides*.

Glera

En las gleras, la presencia de comunidades netamente especializadas en ellas es mayor en el distrito Navarro-Alavés que en los distritos costeros. En éstos, las gleras que hay presentan un aterramiento bastante avanzado, posiblemente por causas climáticas. Las pocas que conservan un cierto carácter de pedrera con algo de movilidad, albergan algunas poblaciones de *Centranthus lecoqii*, *Erysimum gorbeanum*, *Linaria propinqua*, *Rumex scutatus* y *Vincetoxicum hirundinaria* que apenas dibujan unas comunidades mínimamente definidas. En el ámbito navarro-alavés, por el contrario, se puede reconocer con nitidez la asociación *Linario odoratissimae-Rumicetum scutati*, formada por especies como *Galeopsis angustifolia*, *Geranium purpureum*, *Erysimum gorbeanum*, *Iberis carnosa*, *Lactuca*

perennis, *Linaria proxima*, *Rumex scutatus*, *Scrophularia crithmifolia* subsp. *burundana*, *Vicia pyrenaica*, etc.

COMPLEJO CASTELLANO CANTÁBRICO

Crestón

En los territorios castellano cantábricos, los crestones se pueblan de comunidades formadas por pequeñas plantas herbáceas duras, a menudo gramíneas como *Festuca hystrix*, *Koeleria vallesiana* o *Poa ligulata*, y algunos caméfitos rastreros. Entre las especies más frecuentes se hallan, además de las mencionadas, *Arenaria grandiflora*, *Aster alpinus*, *Carex humilis*, *Coronilla minima*, *Helianthemum oelandicum* subsp. *incanum*, *Linum suffruticosum* subsp. *appressum*, *Plantago discolor*, *Seseli montanum*, etc. En algunos cresteríos, se presenta el caméfito pulviniforme endémico *Genista eliasennenii*, lo que permite diferenciar la asociación ***Festuco hystricis-Genistetum eliasennenii***, que jalona varios de los cresteríos de la zona meridional de Álava.

Cantil

Las comunidades de cantiles calcáreos del sector castellano cantábrico se agrupan en la asociación ***Campanulo hispanicae-Saxifragetum cuneatae***, que es la unidad generalista de la vegetación fisurícola de este territorio. Su composición florística refleja un descenso en especies cántabro-pirenaicas y un aumento de las ibérico-mediterráneas. Las especies principales son: *Arabis scabra*, *Arenaria grandiflora*, *Asplenium ceterach*, *Asplenium rutamuraria*, *Asplenium trichomanes*, *Campanula hispanica*, *Chaenorhinum origanifolium*, *Crepis albida*, *Erinus alpinus*, *Globularia nudicaulis*, *Jasonia glutinosa*, *Saxifraga cuneata*, *Sedum album*, etc.

Los cantiles de la fachada sur de la Sierra de Cantabria (o de Toloño) presentan una serie de particularidades en cuanto a su flora fisurícola, que determinan la inclusión de esas comunidades casmofíticas en otro sintaxón: ***Drabo dedeanae-Saxifragetum cuneatae loniceretosum pyrenaicae***. Es parecida a la anterior, con la que comparte el conjunto básico de plantas, sólo que la presencia de *Anthyllis montana*, *Brimeura amethystina*, *Draba dedeana*, *Lonicera pyrenaica*, *Oreochloa confusa*, *Sesleria albicans* y *Vincetoxicum hirundinaria* subsp. *intermedium* principalmente, permite diferenciar nítidamente estas comunidades.

Glera

En las gleras castellano cantábricas se reconoce la asociación ***Epipactido atrorubentis-Linarietum proxima***, en la que se hallan las siguientes plantas: *Epipactis atrorubens*, *Euphorbia aragonensis*, *Galeopsis angustifolia*, *Galium fruti-*

censens, *Lactuca perennis*, *Laserpitium gallicum*, *Linaria proxima*, *Scrophularia canina*, *Vincetoxicum hirundinaria* subsp. *intermedium*, etc., que reflejan un fondo florístico más meridional.

HIGROGEOPERMASERIES: GEOPERMASERIES HIGRÓFILAS: TURBERAS, CHARCAS Y LAGUNAS

Los humedales constituyen áreas que presentan una anomalía hídrica positiva respecto a un entorno más seco, o, en otras palabras, áreas que se hallan inundadas o saturadas de agua con una frecuencia temporal y una duración suficiente para albergar un tipo de vegetación adaptado a los suelos hidromorfos. En estos humedales la presencia extra de agua puede darse tanto en forma de una lámina de agua libre como de cierto grado de encharcamiento en el suelo (criptohumedales). Existe gran diversidad de humedales, desde lagos y lagunas hasta turberas, salobres endorreicos, manantiales, surgencias, rías, marismas, marjales costeros, etc.

En este apartado se describen las geopermaseries de los humedales continentales de la CAPV cartografiados en el mapa de series. Se han cartografiado únicamente lagos, lagunas y turberas de cierta entidad; las surgencias y otros pequeños humedales no tienen en general un tamaño cartografiable a esta escala, mientras que los embalses constituyen medios artificiales en los que, a pesar de que se desarrollan algunas comunidades vegetales de interés, éstas no constituyen permaserías de vegetación.

23. COMPLEJO DE VEGETACIÓN DE TURBERAS Y MEDIOS PARATURBOSOS

[Geopermaserie edafohigrófila cántabro-vascónica de turberas y medios paraturbosos, meso-supratemplada, de los esfagnales con *Sphagnum papillosum*]

Distribución, biogeografía y bioclimatología

Esta geopermaserie está distribuida en el sector Cántabro-Vascónico, especialmente en los distritos Santanderino-Vizcaíno y Vascónico Oriental, donde ocupa los humedales paraturbosos y las turberas, desde los pequeños humedales cercanos a la costa (por ejemplo, en Jaizkibel) hasta los situados en zonas montañosas (Zalama, Gorbea). Por lo tanto, les corresponde un bioclima templado semihiperocéánico y oceánico, con termotipo meso-supratemplado y ombrotipo húmedo e hiperhúmedo. En la CAPV la geopermaserie se encuentra representada y ha sido cartografiada en los tres territorios históricos: en Izkiz (Álava), diversos humedales de los montes de Ordunte y

del macizo de Gorbea (Vizcaya) y un humedal paraturboso en el monte Adarra (Guipúzcoa). A pesar de que en Guipúzcoa y Vizcaya estos humedales pueden llegar a ser bastante abundantes, en numerosas ocasiones ocupan espacios pequeños no cartografiados a esta escala.

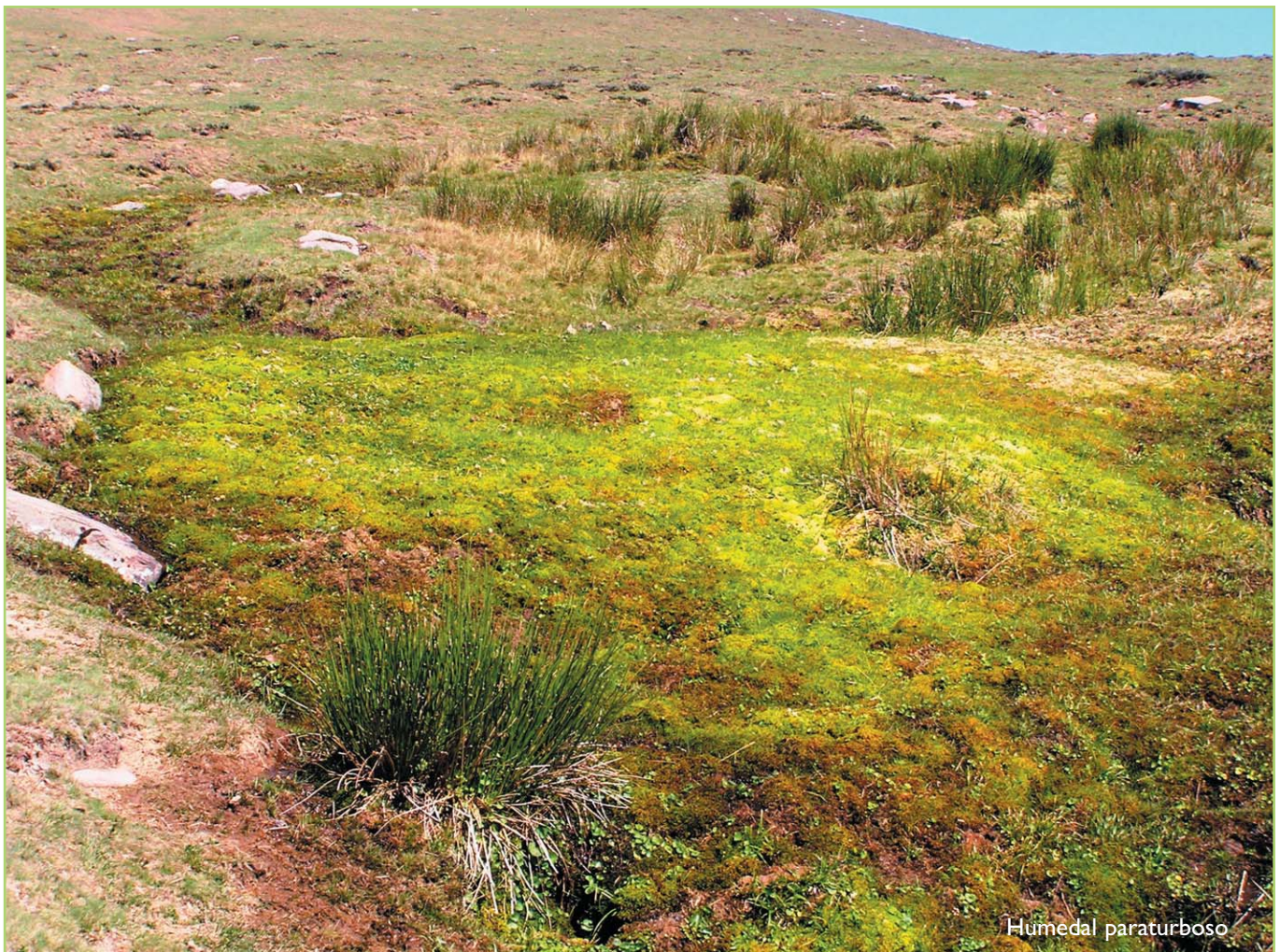
Descripción del hábitat

Para elaborar este apartado nos hemos basado en gran medida en las definiciones y conceptos dados por Heras *et al.* (2006), que definen como **turbera** un área con un depósito de turba en su superficie, y que consta de tres elementos interconectados e interdependientes entre sí (las plantas, el agua y la turba), que al mismo tiempo la independizan de su entorno, tanto más cuanto más importante sea el depósito turboso. Por ello, muchos autores establecen un umbral mínimo de espesor del depósito turboso, que suele tomarse entre 30 y 50 cm, entendiendo como turba aquel sustrato acumulado en el mismo lugar de su formación cuya masa contiene al menos un 30% de materia orgánica principalmente vegetal. La formación "in situ" confiere a la turba una dimensión temporal, al reflejar todos sus avatares históricos, tanto propios (a través del estudio de macrorrestos) como de

su entorno (estudios polínicos); dimensión que se mantiene incluso cuando la turbera se degrada hasta dejar de generar turba activamente. Cabe también destacar que el 85-95% del peso de la turba en su estado natural es agua.

Las turberas activas (*mire*, inglés) son aquellas donde se genera turba en la actualidad. No siempre resulta sencillo determinar si una turbera está activa o no; en general se toman como indicadores positivos el hecho de que la vegetación esté dominada por especies cuyos restos pueden hallarse en el depósito turboso, junto con la presencia de agua en grado de encharcamiento. Según el origen del agua, se distinguen dos categorías principales de turberas:

- *Turberas ombrógenas*. Corresponden a la voz inglesa *bog* y comprenden aquellas turberas alimentadas de manera exclusiva por el agua atmosférica, bien de lluvia bien de condensación. En la Península Ibérica son poco frecuentes, con una tipología limitada. Dentro de éstas, se pueden distinguir las turberas abombadas (*raised bog*), habitualmente confinadas en una depresión topográfica, y las turberas cobertor (*blanket bog*), donde la turba se extiende y cubre todos los rasgos topográficos del terreno, incluso pendientes bastante pronunciadas.



Humedal paraturboso



Hyperico-Potamogetum oblongi

- *Turberas minerógenas*. Corresponden a la voz inglesa *fen* y están originadas y alimentadas por aguas de escorrentía y/o del subsuelo, tanto estancadas como con un flujo direccional. Existe gran variabilidad, desde las que están asociadas a depresiones topográficas hasta las que se desarrollan en surgencias de ladera.

En cuanto al estado trófico, se distinguen turberas oligótrofas, mesótrofas y eútrofas, según un gradiente de productividad y disponibilidad de nutrientes crecientes. Las turberas ombrógenas son siempre oligótrofas, mientras que la minerógenas pueden variar desde las oligótrofas, con pH de 4,5-5, hasta las eútrofas, con pH de 6,8-8.

En la Comunidad Autónoma del País Vasco sólo se han localizado dos enclaves calificables como turberas por su depósito de turba. El primero de ellos se hallaba en el macizo del Gorbea, en Saldropo. Se trataba de una turbera ombrotrofica abombada (*raised bog*) evolucionada a partir de una turbera minerotrófica, y cuyo depósito fue finalmente explotado y la turbera totalmente destruida en la década de 1980. El segundo enclave vasco es la turbera cobertor (*blanket bog*) del monte Zalama, en el límite con Burgos y muy cercana a Cantabria. Esta turbera, aunque posiblemente parcialmente activa, ha sufrido un grave proceso de erosión

subsiguiente a incendios para el uso ganadero y a la apertura de pistas.

Los **medios paraturbosos**, por su parte, consisten en humedales hidroturbosos, sin depósito turboso bien desarrollado, pero dominados por una vegetación potencialmente formadora de turba. En la Península Ibérica, una alta proporción de los lugares que se han venido denominando "turberas" corresponde en realidad a este tipo de humedales. Más recientemente se han utilizado también los términos esfagnal o trampal. Su comportamiento se basa en tan sólo dos pilares, el agua y la vegetación; por lo que su respuesta a las alteraciones y su problemática frente a su gestión y su posible restauración es diferente a la de las turberas.

De manera análoga a las turberas, los medios paraturbosos también pueden clasificarse según el origen del agua, si bien los más comunes son los medios paraturbosos minerógenos o trampales. Según su estado trófico, distinguimos los trampales acidófilos o esfagnales, que consisten en medios oligótrofos desarrollados sobre litologías silíceas y pobres en calcio, los trampales subneutrófilos, medios mesótrofos desarrollados sobre rocas con cierto contenido en calcio, y los trampales basófilos, medios habitualmente eútrofos desarrollados directamente sobre rocas muy calcáreas: a menudo se da pre-



cipitado calcáreo sobre el suelo y/o la vegetación, a veces originando depósitos travertínicos.

Descripción de las permaserías de vegetación

Esta geopermaserie reúne el conjunto de permaserías que ocupan los distintos microhábitats que se pueden diferenciar en las turberas y todo tipo de medios paraturbosos. Como permaserie designamos la comunidad vegetal que ocupa cada uno de estos microhábitats, que forma ella sola su propia serie (*permaserie*) pues si falta no es sustituida por ninguna otra comunidad de carácter vivaz (Rivas-Martínez 2007).

En resumen, bajo esta denominación agrupamos todas las comunidades vegetales que habitan en las turberas y medios paraturbosos del sector Cántabro-Vascónico. Cada una de ellas ocupa un microhábitat, bajo unas condiciones determinadas de humedad, movimiento del agua, acidez y porcentaje de materia orgánica del suelo.

Con las excepciones arriba comentadas de la turbera cobertor del Zalama y de la de Saldropo, los humedales de tipo turboso existentes en este territorio son medios paraturbosos en los que no se ha desarrollado una capa de turba que condicione la vida de las plantas que viven en estos medios. Por tanto, la geopermaserie general del territorio es una geopermaserie de medios paraturbosos.

En esta geopermaserie paraturbosa, lo más inundado serían los canales que se encargan del flujo de agua,

medio colonizado por diferentes comunidades de la alianza *Hyperico elodis-Sparganion*. La más común es la comunidad formada por *Potamogeton polygonifolius* junto con *Hypericum elodes* (*Hyperico elodis-Potametum oblongi*), y algún esfagno acuático, que ocupa los canales más caudalosos y encharcados. *Eleocharis multicaulis* forma otra comunidad anfibia en áreas de flujo difuso, en las que el agua discurre sin ser canalizada en un cauce definido; se trata de la asociación *Eleocharitetum multicaulis*.

Las áreas encharcadas que rodean estos canales se corresponden generalmente con diversas comunidades incluidas en la alianza *Anagallido-Juncion*, de composición bastante diferente según el grado de trofía. La más común en estos medios paraturbosos es la comunidad de *Sphagnum auriculatum* y *Narthecium ossifragum*, rica en especies propias de estas áreas encharcadas meso-oligótrofas, como *Anagallis tenella*, *Carex demissa*, *C. echinata*, *Juncus bulbosus* y *Menyanthes trifoliata*. En los trampales más oligótrofos *Eriophorum angustifolium* participa también en la comunidad. En el otro extremo, en las aguas más ricas se desarrollan comunidades de la asociación *Anagallido-Juncetum bulbosi*, caracterizadas por la ausencia de esfagnos y la presencia de *Campylium stellatum* y otros musgos de la familia *Amblystegiaceae* (brown mosses), junto con otras plantas de exigencias eútrofas como *Carex hostiana*, *C. panicea*, *Pinguicula grandiflora* o *Ranunculus flammula*. Estas comunidades de carácter más basófilo se desarrollan alrededor de zonas manantías de

aguas ricas, o bien de forma más extensa en los medios paraturbosos que han sufrido una fuerte eutrofización.

En estas áreas encharcadas se pueden desarrollar también, sobre todo en los suelos más minerales, comunidades pioneras caracterizadas por *Rhynchospora alba*. En el humedal cartografiado en Izkiz estas comunidades son bastante diversas, y participan en ellas especies raras en el territorio como *Drosera intermedia* y *Rhynchospora fusca*, formando la asociación ***Drosero intermediae-Rhynchosporetum albae***. Esta asociación aparece también en el humedal cartografiado en el monte Adarra, Usabelartza, donde *Drosera intermedia* y *Rhynchospora alba* caracterizan a la comunidad.

En contacto con estas áreas encharcadas se desarrollan promontorios caracterizados por *Sphagnum capillifolium*, *S. papillosum*, *S. rubellum* y *S. subnitens*, de la asociación ***Erico tetralicis-Sphagnetum papillosum***. Además de los esfagnos, son frecuentes en estas comunidades *Carex echinata*, la insectívora *Drosera rotundifolia*, *Molinia caerulea*, *Narthecium ossifragum* y *Potentilla erecta*. Asimismo, bordeando todas estas áreas encharcadas son frecuentes juncuales más o menos oligótrofos, con *Agrostis hesperica*, *Carex echinata*, *Festuca rivularis*, *Juncus effusus*, *J. acutiflorus*, *Molinia caerulea*, *Scutellaria minor*, *Sphagnum flexuosum*, *Viola palustris*, *Wahlenbergia hederacea*, etc., y que se incluyen en la asociación ***Scutellario minoris-juncetum effusi***.

Hacia el exterior los promontorios con esfagnos contactan con brezales turbícolas formados mayoritariamente por el brezo de turbera, *Erica tetralix* (y *Erica ciliaris* también en el piso mesotemplado), en los que participan *Calluna vulgaris*, *Carex binervis*, *Gentiana pneumonanthe*, además de los esfagnos y de diversas especies propias del brezal.

A pesar de que no han sido cartografiados en este mapa, no podemos dejar de mencionar la existencia de trampales éutrofos en algunas áreas montañosas, sobre todo de Álava. Estos trampales éutrofos se desarrollan principalmente en el sector Castellano Cantábrico, y más puntualmente en el distrito Navarro-Alavés. La geopermaserie de humedales paraturbosos éutrofos consta de varias comunidades de interés, por su rareza, valor estético y por supuesto, por la flora que los forma, con varias especies incluidas en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas. En las áreas encharcadas alrededor de los manantiales básicos y a orillas de los arrollos de curso lento se desarrollan céspedes con *Carex davalliana*, *C. lepidocarpa*, *C. mairii*, *Eriophorum latifolium*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula grandiflora*, *Primula farinosa*, *Succisa pratensis*, etc. Rodeando estas áreas encharcadas se desarrollan juncuales con *Hypericum caprifolium*, *Lysimachia ephemerum*, *Molinia caerulea* subsp. *arundinacea* y *Schoenus nigricans*.

Conservación y usos. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

El interés para la conservación de esta geopermaserie es muy alto, debido tanto a su rareza en nuestro territorio como a su fragilidad. Lo ocurrido con la turbera de Saldropo, por la que hemos perdido una de nuestras dos únicas turberas nos debiera de servir como ejemplo.

La principal amenaza que se cierne sobre la otra turbera, la del Zalama, la constituye la lenta pero paulatina desecación y erosión a la que está sometida, y que tiene su origen principalmente en acciones humanas como los incendios severos para favorecer los pastos, el pastoreo excesivo, pequeñas extracciones de turba y el exceso de circulación por la pista que la atraviesa. Otra posible amenaza para este excepcional enclave es la existencia de proyectos de aprovechamiento eólico de los Montes Ordunte (Herás & Infante 2004).

En cuanto a la flora que habita en estos medios, destacaremos la presencia de *Eriophorum vaginatum* en la turbera del Zalama. Esta ciperácea de distribución boreoalpina es exclusiva de turberas bien desarrolladas, y característica de las turberas cobertor, donde ejerce un importante papel turfógeno (contribuye a formar turba). En la CAPV cuenta con esta única localidad, por lo que está catalogada como especie en peligro de extinción en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas.

Como especies vulnerables en el citado catálogo que aparecen en estos medios, tenemos *Carex hostiana*, *Drosera anglica* y *Primula farinosa*, y en la categoría de raras *Drosera intermedia*, *Menyanthes trifoliata*, *Spiranthes aestivalis*, *Tofieldia calyculata* y *Triglochin palustris*. Por último, *Pinguicula lusitanica* está catalogada como de interés especial. No podemos acabar este apartado sin mencionar a la ciperácea *Rhynchospora fusca*, que aunque no catalogada es una especie muy rara en el territorio.

24. COMPLEJOS DE VEGETACIÓN DE CHARCAS Y LAGUNAS

[Geopermaserie edafohigrófila de lagunas y balsas, navarro-alavesa, castellano cantábrica y riojana, mesotemplada y meso-supramediterránea]

Distribución

Esta geopermaserie está distribuida en la CAPV únicamente en la cuenca del Ebro, tanto en el distrito Navarro-Alavés del sector Cántabro-Vascónico como en los sectores Castellano Cantábrico y Riojano. Únicamente se ha cartografiado en Álava, concretamente en la balsa de Betoño, el lago de Arreo, la laguna de Olandina, una pequeña laguna casi colmatada en Miranda de Ebro y las Lagunas de Laguardia y Navaridas en la Rioja.

Descripción del hábitat

Diversos tipos de humedales forman el hábitat ocupado por esta geopermaserie:

- Lagunas asociadas a diapiros, sobre arcillas triásicas: laguna de Olandina y lago de Arreo. Se han formado por procesos de erosión y disolución de los materiales blandos del vaso de la laguna, y afloramiento de los acuíferos atravesados por el diapiro; el lecho está formado por arcillas triásicas. Se trata de humedales de carácter permanente, con fluctuaciones en el verano. En el lago de Arreo existe además un manantial salino. Ambos humedales están situados en el sector Castellano Cantábrico; el bioclima es mediterráneo pluviestacional de carácter oceánico, con termotipo supramediterráneo y ombrotipo subhúmedo.

- Balsas de llanuras aluviales: Salburua y pequeña balsa en Miranda de Ebro. Estos humedales se asientan sobre depósitos cuaternarios de gravas y arenas arcillosas y limosas de origen aluvial y alta porosidad, depositados sobre un sustrato impermeable de margas y margocalizas alternantes del Cretácico superior. Existen acúmulos de arcillas en superficie que aseguran su impermeabilidad. El humedal de Salburua está situado en el distrito Navarro-Alavés y presenta un bioclima templado submediterráneo de carácter oceánico, con termotipo mesotemplado y ombrotipo húmedo, mientras que la balsa cercana a Miranda de Ebro está localizada en el sector Castellano Cantábrico, y presenta bioclima mediterráneo pluviestacional oceánico, con termotipo mesomediterráneo y ombrotipo subhúmedo.

- Lagunas endorreicas: lagunas de Laguardia y Navaridas. Ocupan pequeñas depresiones cerradas cuyo origen parece estar en la erosión diferencial de antiguos cauces fluviales. Reciben aportes de agua de la lluvia y de escorrentía que al evaporarse en los meses calurosos del año pueden llegar a desecarse, formándose una costra salina blanquecina muy característica. Debido a esta alta concentración de sal se trata de humedales hipersalinos, los más septentrionales de Europa. La balsa del Prado de la Paul constituye una excepción, pues al haber sido represada en 1991 mantiene una lámina de agua más estable, por lo que no tiene unas características tan salinas. Todas estas lagunas se localizan en el sector Riojano, y presentan bioclima mediterráneo pluviestacional oceánico, con termotipo mesomediterráneo y ombrotipo seco.

Descripción de las permaseseries de vegetación

La vegetación palustre se distribuye según el gradiente de profundidad de las balsas y lagunas, desde sus márgenes hacia el agua libre, dando lugar a una serie de cinturones concéntricos formados por las distintas permaseseries de vegetación.

En el agua libre viven comunidades acuáticas formadas por hidrófitos, algunos de ellos totalmente sumergidos, como *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus trichophyllus* y *Utricularia australis* (únicamente en el lago de Arreo y algún otro humedal no cartografiado). Otros presentan hojas sumergidas y flotantes, como el nenúfar (*Nymphaea alba*) y *Callitriche obtusangula*, que únicamente viven en la laguna de Olandina y en Salburua, respectivamente, y *Potamogeton coloratus*, en Arreo y Salburua. Más frecuente es *Polygonum amphibium* fo. *natans*, también con hoja flotantes.

En aguas más someras, formando a menudo una orla que bordea la lámina de agua, se desarrollan carrizales y espadañales, con *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Typha angustifolia*, *T. domingensis* y *T. latifolia*. En algunos humedales, como Arreo y la balsa de Navaridas, se desarrolla también un masiegar denso dominado por *Cladium mariscus*.

En los suelos encharcados de la orilla son frecuentes las comunidades de grandes cárices, en general dominados por *Carex riparia*, al que acompañan *Althaea officinalis*, *Carex acutiformis* (en Arreo), *C. cuprina*, *C. elata*, *Galium elongatum*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris* y *Lythrum salicaria*.

Externamente al cinturón de cárices se desarrollan diversos tipos de bosques higrófilos, con sauces, fresnos, alisos, etc., que en general han sido sustituidos por varios tipos de prados-juncuales, formados por *Agrostis stolonifera*, *Cirsium pyrenaicum*, *Galium boreale*, *Genista tinctoria*, *Molinia caerulea*, *Juncus articulatus*, *J. effusus*, *Juncus subnodulosus*, *Oenanthe lachenalii*, *Sanguisorba officinalis*, *Scirpoides holoschoenus*, *Silaum silaus* y *Succisa pratensis*. En la laguna de Olandina cabe destacar la presencia de *Baldellia ranunculoides* en los suelos temporalmente inundables de estas zonas exteriores.

En las lagunas de carácter salino de la Rioja la geopermaserie presenta una variante halófila (higrohalogeopermaserie). Las zonas que aún mantienen lámina de agua presentan algunas plantas acuáticas como *Ruppia cirrhosa* y diversas caráceas, y carrizales con *Bolboschoenus maritimus* subsp. *compactus* o con *Schoenoplectus tabernaemontani*. En los lechos que se desecan y donde se acumulan sales se desarrollan con las primeras lluvias del otoño formaciones de terófitos crasicuales dominadas por *Salicornia patula*. Hacia suelos menos encharcados éstas contactan con pastizales de *Puccinellia* sp.pl. En sus claros se desarrollan durante la primavera comunidades de terófitos halonitrófilos con *Frankenia pulverulenta*, *Hordeum marinum*, *Parapholis incurva*, *Polypogon maritimus*, *Spergularia salina*, y *Sphenopus divaricatus*. En la orla externa se desarrollan juncuales halófilos con *Juncus gerardi*, *J. maritimus*, *Oenanthe lachenalii*, *Sonchus maritimus* y *Spergularia media*.

En el manantial salino del lago de Arreo se desarrollan también comunidades de carácter halófilo con *Juncus gerardi*, *Parapholis incurva* y *Puccinellia sp.pl.*, entre otras.

Conservación y usos. Consideraciones sobre las comunidades y especies de interés; recomendaciones para su conservación

Todos los humedales existentes en la CAPV deberían de ser objeto de alguna figura de protección, debido a su elevado valor ecológico y su rareza y fragilidad. Son medio muy diversos, que sirven de refugio a numerosos taxones de interés, tanto de la flora como de la fauna.

Una de la principales amenazas de estos humedales es la artificialización del medio debido a diferentes obras

hidráulicas, que alteran su régimen hidrológico natural. Muchas de las comunidades de las bandas externas han desaparecido debido a la puesta en cultivo de su hábitat. Este uso agrícola lleva implícita además la extracción de agua, que puede llegar a ser muy importante.

En cuanto a la flora, en las lagunas salinas de la Rioja habita *Sonchus maritimus* subsp. *maritimus*, catalogada como especie rara en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas. Su población de Laguardia constituye su límite de distribución septentrional en humedales continentales. Entre las plantas acuáticas, destaca *Utricularia australis*, catalogada como rara. Hemos de mencionar también la presencia de *Callitriche obtusangula* en el humedal de Salburua.

BIBLIOGRAFÍA



- Aizpuru I., Aseginolaza C., Uribe-Echebarria P.M. & Urrutia P. 1997. Catálogo florístico del País Vasco y territorios limítrofes. *Itinera Geobot.* 10: 183-233.
- Aizpuru I., Aseginolaza C., Uribe-Echebarria P.M., Urrutia P. & Zorrakin I. 1999. Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y territorios limítrofes. *Serv. Central Publ. Gobierno Vasco.* 831 pp. Vitoria-Gasteiz.
- Alcaraz F. 1996. Fitosociología integrada, paisaje y biogeografía. In: Loidi (ed.) *Avances en Fitosociología:* 59-94. Ed. UPV
- Alcaraz F., Sánchez Gómez P. & de la Torre A. 1991. Biogeografía de la provincia Murciano-Almeriense hasta el nivel de subsector. *Rivasgodaya* 6: 77-100.
- Allorge P. 1941. Essai de synthèse phytogéographique du Pays Basque. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 88: 291-356.
- Arteaga Z., Aldezabal A. & Loidi J. 1999. Catálogo vasco de especies amenazadas de la flora silvestre y marina: el caso particular de *Armeria euscadiensis*, endemismo de la costa vasca. *Conservación Vegetal* 4: 6-7.
- Aseginolaza C., Gómez D., Lizaur X., Montserrat-Martí G., Morante G., Salaverria M.R. & Uribe-Echebarria P.M. 1988. Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. 361 pp. *Serv. Publ. Gobierno Vasco.* Vitoria-Gasteiz.
- Aseginolaza C., Gómez D., Lizaur X., Montserrat G., Morante G., Salaverria M.R., Uribe-Echebarria P.M. & Alejandro J.A. 1984. Catálogo florístico de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa/ Araba, Bizkaia eta Gipuzkoako landare katalogoa. I. 149 pp. *Gobierno Vasco.* Vitoria-Gasteiz.
- Bartlein P.J. 1988. Late-tertiary and quaternary palaeoenvironments. In: Huntley & Webb III. *Vegetation History, Handbook of Vegetation Science* 7: 113-152.
- Báscones J.C. 1978. Relaciones suelo-vegetación en la Navarra del noroeste. Estudio florístico-ecológico. Tesis Doctoral inéd. Universidad de Navarra. Pamplona.
- Berastegi A., Darquistade A. & García-Mijangos I. 1997. Biogeografía de la España centro-septentrional. *Itinera Geobot.* 10: 149-182.
- Biurrun I. 1999. Flora y vegetación de los ríos y humedales de Navarra. *Guineana* 5: 1-338.
- Blanco E., Casado M.A., Costa M., Escribano R., García M., Génova M., Gómez A., Moreno J.C., Morla C., Regato P. & Sainz H. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Ed. Planeta. Barcelona.
- Bolòs O. 1962. El paisaje vegetal barcelonés. Cátedra Ciudad de Barcelona, Excmo. Ayuntamiento, Barcelona.
- Bolòs O. 1963. Botánica y geografía. *Mem. Real Acad. Ci. Artes Barcelona* 34: 443-491.
- Bosque J. & Vilá J. (eds.) 1990. Geografía de España, 10 Vols. Ed. Planeta.
- Braun-Blanquet J. 1919. Essai sur la notion d'élément et de territoire phytogéographiques. *Arch. Sci. Phys. Nat. Genève*, ser. 5, 1: 497-512.
- Braun-Blanquet J. 1966. Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. Teil I. *Vegetatio* 13 (3): 117-147.
- Braun-Blanquet J. 1967. Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. Teil II. *Vegetatio* 14(1-4): 1-126.
- Braun-Blanquet J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. 820 pp. Ed. Blume. Madrid.
- Bueno A. 1997. Flora y vegetación de los estuarios asturianos. Cuadernos de Medio Ambiente. *Natureleza* 3. 352 pp. Oviedo.
- Burrows C. J. 1990. Processes of vegetation change. Chapman & Hall. 551 pp. London
- Capel Molina J.J. 2000. El clima de la Península Ibérica. 281 pp. Ariel Geografía. Barcelona.
- Carrión J.S., Fernández S., Jiménez-Moreno G., Fauquette S., Gil-Romera G., González-Samperiz P. & Finlayson, 2009. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of Arid Environments* (en prensa)
- Catalán P. 1987. Geobotánica de las cuencas Bidasoa-Urumea (NO de Navarra-NE de Guipúzcoa). Estudio ecológico de los suelos y de la vegetación de la cuenca de Artikutza (Navarra). Tesis Doctoral inéd. Universidad del País Vasco. Bilbao.

- Clements F.E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of the vegetation. 515 pp. Publ. Carnegie Institute. Washington.
- Clements F.E. 1928. Plant succession and indicators. Wilson. New York.
- Comes H.P. & Kadereit J.W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in Plant Science. Reviews. 3 (11): 432-438.
- Connell J.H. & Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111: 1119-1144.
- Costa Tenorio M., García Antón M., Morla C. & Sáinz Ollero H. 1990. La evolución de los bosques en la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. Ecología (FS) 1: 31-58.
- Costa M. 2004. Biogeografía. 2ª ed. In: Izco et al. (eds.) Botánica: 795-852. McGraw-Hill - Interamericana. Madrid.
- Dierschke H. 1994. Pflanzensoziologie. UTB. Verlag Eugen Ulmer 683 pp. Stuttgart.
- Dupont P. 1962. La flore atlantique Européenne. Introduction a l'étude du secteur Ibero-Atlantique. Documents pour les Cartes des Productions Végétales 1. 414 pp. Toulouse.
- Egler F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio 4: 412-417.
- Engler A. 1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete, seit der Tertiärperiode. II Theil.: Die extratropischen Gebiete der Südlichen Hemisphäre und die tropischen Gebiete. 386 pp. Engelmann. Leipzig.
- Engler A. 1899. Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren. A. V. Humboldt-Gentenarschrift. Berlin.
- Fairbridge R. 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. In: Olausson & Cato (eds.) Chemistry and Geochemistry of Estuaries: 1-35. John Wiley & Son. New York.
- Fernández Prieto J.A. & Loidi J. 1984. Estudio de las comunidades vegetales de los acantilados costeros de la Cornisa cantábrica. Doc. Phytosoc. 8: 185-218.
- Fernández-González, F. 1997. Bioclimatología. In: Izco et al. (eds.) Botánica: 607-682. McGraw Hill-Interamericana. Madrid.
- Fillat, F. 1982. Estacionalidad de las precipitaciones en España: clasificación de zonas homogéneas. Congr. avances sobre la investigación en Bioclimatología. VIII Reunión de est. bioclimatológicos. Zaragoza.
- Flauhaut, Ch. 1901. La flore et la végétation de la France. In: Coste. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contées limitrophes, vol. 1: 1-52. Libr. Sci. et Techn. Albert Blanchard. Paris.
- Floristán A., Creus Novau J. & Ferrer Regales M. 1990. Navarra. In: Bosque & Vilá (eds.) Geografía de España, Vol. 5 País Vasco, Navarra, La Rioja: 249-432. Ed. Planeta.
- Font Tullot I. 1983. Climatología de España y Portugal. Inst. Nac. Meteorol. Madrid.
- García Antón M., Ruiz Zapata B. & Ugarte F.M. 1989. Análisis geomorfológico y palinológico de la Turbera de Saldropo (Barazar, Zeanuri/Bizkaia). Lurralde 12: 25-44.
- García-Baquero G. 2005. Flora y vegetación del Alto Oja (Sierra de la Demanda, La Rioja, España). Guineana 11: 3-250.
- García-Mijangos I. 1997. Flora y vegetación de los Montes Obarenes (Burgos). Guineana 3: 1-458.
- Géhu J.M. & Rivas-Martínez S. 1981. Notions fondamentales de Phytosociologie. In: Dierscke (ed.) Sytaxonomie. Ber. Int. Symposium IVV: 5-53. Ed. Cramer. Vaduz.
- Glenn-Lewin D.C. & van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin et al. (eds.) Plant succession. Theory and prediction: 11-59. Chapman & Hall. London.
- Gómez Piñeiro J. 1990. Euskadi. In: Bosque & Vilá (eds.) Geografía de España, Vol. 5 País Vasco, Navarra, La Rioja: 9-248. Ed. Planeta.
- Good R. 1974. The geography of the flowering plants. 3rd ed. Longman. London.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley. 222 pp. London.
- Grime J.P. 1985. Towards a functional description of vegetation. In: White (ed.) The population structure of vegetation. Handb. of Veg. Sci. 3: 503-514.
- Guinea E. 1949. Vizcaya y su paisaje vegetal (Geobotánica vizcaína). Junta de Cultura de Vizcaya. 432 pp. Bilbao.
- Gutiérrez Elorza M. & Peña Monné J.L. 1994 a. Cordillera Ibérica. In: Gutiérrez Elorza, M. (ed.) Geomorfología de España: 251-286. Ed. Rueda.
- Gutiérrez Elorza M. & Peña Monné J.L. 1994 b. Depresión del Ebro. In: Gutiérrez Elorza, M. (ed.) Geomorfología de España: 305-349. Ed. Rueda.
- Gutiérrez Elorza M. (ed.) 1994. Geomorfología de España: Ed. Rueda. 526 pp.
- Hann J. 1882. Handbuch der Klimatologie. Wien.
- Heras F.T. & Infante M. 2004. La turbera cobertor del Zalama (Burgos-Vizcaya): un enclave único en riesgo de desaparición. Est. Mus.Cienc. Nat. de Álava 18-19: 49-57.
- Heras F.T., Infante M., Biurrún I., Martínez Torres L.M. & Campos J.A. 2006. Cartografía y bases técnicas para la gestión de turberas. Informe técnico. Dpto. Medio Ambiente Gobierno de Navarra.
- Herrera M. 1995. Estudio de la vegetación y flora vascular de la cuenca del río Asón (Cantabria). Guineana 1: 1-435.

- Huntley B. & Birks H.J.B. 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press. Cambridge.
- Huntley B. 1988. Europe. In: Huntley & Webb III. Vegetation History. Handbook of Vegetation Science 7: 341-383.
- IMEUH (Interpretation manual of the European Union Habitats). 1999. EUR 15. European Commission DG Environment.
- Instituto Geológico y Minero de España 1980. Mapa geológico de la Península Ibérica, Baleares y Canarias a escala 1:1.000.000. Ed. Serv. Publ. Minist. Industria y Rnergía. Madrid.
- Instituto Tecnológico GeoMinero de España 1991. Mapa geológico del País Vasco a escala 1:200.000. Ed. Ente Vasco de la Energía.
- Iversen J. 1958. The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. Uppsala Universitets Årsskrift 6:210-215.
- Kutzbach J.E. & Guetter P.J. 1986. The influence of changing orbital parameters and surface boundary conditions on climate simulations for the past 18,000 years. Journal of Atmospheric Sciences 41: 1-34.
- Lang G. 1994. Quartäre Vegetationsgesichte Europas. Methoden und Ergebnisse. 462 pp. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Llebot J.E. 1998. El cambio climático. 160 pp. Rubes Editorial. Barcelona.
- Loidi J. & Báscones J.C. 1995. Memoria del mapa de series de vegetación de Navarra. Ed. Gobierno de Navarra. 99 pp. Pamplona.
- Loidi J. & Herrera M. 1990. The *Quercus pubescens* and *Quercus faginea* forests in the Basque Country (Spain): distribution and typology in relation to climatic factors. Vegetatio 90: 81-92.
- Loidi J. 1983. Estudio de la flora y vegetación de las cuencas de los ríos Deva y Urola en la provincia de Guipúzcoa. Tesis Doctoral. Ed. de la Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Loidi J., Biurrun I. & Herrera M. 1997a. La vegetación del centro-septentrional de España. Itinera Geobot. 9: 161-168.
- Loidi J., Díaz T.E. & Herrera M. 1997b. El paisaje vegetal del norte-centro de España: guía de la excursión. Itinera Geobot. 9: 5-160.
- Mac Arthur R.H. & Wilson E.O. 1967. Biogeographie von Inseln. Wiss. Taschenb. Goldmann. 201 pp. München.
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gomory D., Latalova M., Litt, Paule L., Roure J.M., Tantau I., van der Knapp W.O., Petit R.J. & de Beaulieu J.-L. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: paleobotanical evidence and genetic consequences. New Phytologist 171 (1): 199-221.
- McLusky D. & Elliot M. 2004. The Estuarine Ecosystem. Ecology, threats and management. 3rd ed. Oxford Univ. Press. Oxford/New York.
- Medrano L.M. 1994. Flora y vegetación de las Sierras de la Demanda y Cameros (La Rioja). Tesis Doctoral inéd. Universidad de Navarra. Pamplona.
- Medrano L.M., Alexandre J.A., Arizaleta J.A. & Benito J. 1997. Aproximación al catálogo florístico de La Rioja. Itinera Geobot. 10: 257-316.
- Milankovitch M.M. 1941. Canon of insolation and the ice-age problem.- Beograd, Königliche Serbische Akademie. Publ. US-Department of Commerce and the National Science Foundation, Washington DC (1969).
- Montserrat-Martí G. & J. 1987. Historical interpretation of the distribution of several floristic elements of Vizcaya (Basque Country, N. Spain). Pirineos 130: 65-74.
- Navarro C. 1982. Contribución al estudio de la flora y vegetación del Duranguesado y la Busturia (Vizcaya). Tesis Doctoral. Ed. de la Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Navarro G. 1986. Vegetación y flora de las Sierras de Urbión, Neila y Cabrejas. Tesis Doctoral inéd. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Navarro G. 1989. Contribución al conocimiento de la vegetación del Moncayo. Opusc. Bot. Pharm. Complutensis 5: 5-64.
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164: 262-270.
- Olano J.M. 1995. Estudio fitoecológico de los bosques de las sierras de Urbasa, Andia y Entzia (Álava-Navarra). Una aproximación numérica. Tesis Doctoral inéd. Universidad del País Vasco.
- Onaindia M. 1985. Ecología vegetal de las Encartaciones y Macizo del Gorbea. Serv. Ed. Universidad del País Vasco. Bilbao.
- Ortega Valcárcel J. 1990. Cantabria. In: Bosque Maurel & Vilá (eds.) Geografía de España, Vol. 4 Galicia, Asturias, Cantabria: 461-589. Ed. Planeta.
- Ortubay A. 1995. Relación clima-vegetación en la Comunidad Autónoma del País Vasco. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco. Tesis Doct. N° 27. 504 pp. Depto. Industria, Agricultura y Pesca. Gobierno Vasco
- Pejenaute J.M. 1990. Tipos de tiempo y clima en las comarcas Navarras. Ser. Geografía N° 7. 545 pp. Depto. de Educación, Cultura y Deporte. Gobierno de Navarra. Pamplona.
- Peñalba M.C. 1989. Dynamique du végétation tardiglaciaire et holocène du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique. Thèse Univ. Aix-Marseille III. 165 pp. Marseille.
- Peñalba M.C. 1994. The history of Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. Journ. of Ecology 82: 815-832.

- Peralta F.J. 1992. Suelos y vegetación de la Sierra de Leyre. Tesis Doctoral inéd. Universidad de Navarra
- Pott R. 2000. Paleoclimate and vegetation - long-term vegetation dynamics in central Europe with particular reference to beech. *Phytocoenologia* 30 (2-4): 285-333.
- Quézel P. 1999. Les grandes structures de végétation en Région Méditerranéenne: facteurs déterminantes dans leur mise en place post-glaciaire. *Geobios* 32 (1): 19-32.
- Ramil P., Rodríguez Guitián M.A. & Muñoz C. 1996. Distribución geográfica de las formaciones vegetales durante el máximo arbóreo holoceno (7.000-5.000 BP) en tres macizos montañosos del norte de Península Ibérica. Actas de la XII Biental de la RSEHN, Tomo extraordinario publicado con motivo del 125 aniversario de la fundación: 257-260.
- Rivas-Martínez S. 1976. Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 33: 179-188.
- Rivas-Martínez S. 1978. Sobre las sinasociaciones de la Sierra de Guadarrama. In: Tüxen (ed.) *Assoziationskomplexe (Sigmeten)*. Ber. Int. Symposium IV: 189-212. Ed. Cramer: Vaduz.
- Rivas-Martínez S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Peninsule Iberique. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37 (2): 251-268.
- Rivas-Martínez S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España 1:400.000. 208 pp. ICONA. Minist. Agricultura Pesca y Aliment. Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1994. Dynamic-zonal phytosociology as landscape science. *Phytocoenologia* 24: 23-25.
- Rivas-Martínez S. 1995. Clasificación bioclimática de la Tierra. *Folia Botanica Matritensis* 16.
- Rivas-Martínez S. 1996. Geobotánica y climatología. Discurso Investidura Dr. "Honoris causa" Universidad de Granada. Serv. Publ. Univ. Granada.
- Rivas-Martínez S. 2005. Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant Biosystems* 139(2): 135-144.
- Rivas-Martínez S. 2007. Mapa de series, geoserias y geopermaseries de España. Memoria del mapa de vegetación potencia de España. Parte I. *Itinera Geobot.* 17: 5-435.
- Rivas-Martínez S. & Loidi J. 1999a. Bioclimatology of the Iberian Peninsula. In: Rivas-Martínez et al. (eds.) *Ibericum A.D. MIM*. *Itinera Geobot.* 13: 5-347.
- Rivas-Martínez S. & Loidi J. 1999b. Biogeography of the Iberian Peninsula. In: Rivas-Martínez et al. (eds.) *Ibericum A. D. MIM*. *Itinera Geobot.* 13: 49-67.
- Rivas-Martínez S., Penas A. & Díaz T.E. 2001. Biogeographic map of Europe 1:16.000.000. Cartographic Service. University of León.
- Rivas-Martínez S., Sánchez-Mata D. & Costa M. 1999. North American Boreal and western temperate forest vegetation (Syntaxonomical synopsis of the potential natural plant communities of North America II). *Itinera Geobot.* 12: 5-316.
- Rivas-Martínez S., Báscones J.C., Díaz T.E., Fernández-González F. & Loidi J. 1991. Vegetación del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera Geobot.* 5: 5-456.
- Rodrigues Tarroso J.P. 2007. Late-Quaternary landscape dynamics in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. Ed. Univ. Porto.
- Ruiz Urrestarazu E. 1982. La transición climática del Cantábrico oriental al valle medio del Ebro. Dip. Foral de Álava. 651 pp. Vitoria.
- Ruiz Zapata B., Correia A.I., Daveau S. & Lacompte M. 1995. Datos preliminares sobre la evolución de la vegetación en las sierras del nordeste de Portugal durante el Holoceno. Acta III Reunión del Cuaternario Ibérico: 79-104.
- Schouw J.F. 1823. *Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie*. Berlin.
- Sorre M. 1934. Les fondements biologiques de la Géographie Humaine: 13-14. Paris.
- Takhtajan A. 1986. Floristic regions of the world. Univ. of California Press. Los Angeles.
- Tarazona T. 1984. Estudio florístico, ecológico y fitosociológico de los matorrales del sector Ibérico-Soriano. *Publ. Inst. Nac. Invest. Agrarias, Colec. Tesis Doctorales* 46: 1-355.
- Tolmatchev A.I. 1972. Introduction to the Geography of Plants (en ruso). Leningrado.
- Turrill W.B. 1958. The evolution of floras with special reference to those of the Balkan peninsula. *J. Linn. Soc. London (Bot.)* 56, 365: 136-152.
- Tüxen R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziologie* 13: 5-42. Stolzenau/Weser.
- Tüxen R. & Oberdorfer E. 1958. Die Pflanzenwelt Spaniens II Teil. Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 32 (2): 1-328.
- Ugarte F. & Meaza G. 1988. La transformación del espacio natural por el agrosistema vasco-cantábrico: la Ría de Gernika. *Lurralde* 11: 137-147.
- Ugarte F.M. 1994. Montes Vasco-Cantábricos. In: Gutiérrez Elorza (ed.) *Geomorfología de España*: 227-250. Ed. Rueda.
- Ursúa C. 1986. Flora y vegetación de la Ribera Tudelana. Tesis Doctoral inéd. Universidad de Navarra.
- Villar L. 1980. Catálogo florístico del Pirineo occidental español. *Publ. Cent. Pir. Biol. exp.* 11. 422 pp. CSIC. Jaca.
- Watts W.A. 1988. Europe. In: Huntley & Webb III. *Vegetation History. Handbook of Vegetation Science* 7: 155-192.