

Grupos de vegetación y hábitats de tremedales neutro-basófilos en las montañas pirenaico-cantábricas

Botja JIMÉNEZ-ALFARO¹, Tomás E. DÍAZ GONZÁLEZ¹ &
Eduardo FERNÁNDEZ PASCUAL¹

ABSTRACT

Vegetation groups and habitats of neutro-basophilous fens in the Cantabro-Pyrenean mountains

Neutro-basophilous fens are among the most species-rich and threatened wetlands in Europe. Because of their ecological and floristic variability, vegetation of these habitats may be subject to classification inconsistencies. Here we use a vegetation database of Cantabro-Pyrenean fens to analyze the main vegetation groups related to these fens and their relationship with the European habitat types and phytosociological classification. We selected 295 vegetation relevés from the study area according to the presence of four calcicole specialists (*Carex lepidocarpa*, *C. davalliana*, *C. frigida* and *Eriophorum latifolium*) and geographical stratification. We classified the relevés using cover data of vascular plants, modified TWINSpan analysis and classification crispness. We analyzed the vegetation groups according to their geographical distribution, variation in altitude and slope, and similarity of species composition using gradient analysis (DCA). We finally established five major vegetation groups: (i) Pyrenean calcareous spring fens related to high mountain streamsides, including *Caricion davallianae* communities with *Carex frigida* and relict plant communities of the *Caricion maritimae* alliance; (ii) Cantabrian calcareous springs with the endemic *Centaurium somedanum* and few fen species, which should be better assigned to tufa-forming springs; (iii) Pyreneo-Cantabrian calcareous fen grasslands, which could be included in alkaline fens or *Molinietalia* wet grasslands; (iv) Pyreneo-Cantabrian calcareous fens, possibly related to limestone bedrocks of Cantabrian Range and Western Pyrenees; and (v) Pyrenean neutro-basophilous fens, which seem to be part of extremely rich fens distributed on non-limestone substrates of Central and Eastern Pyrenees.

Key words: vegetation, classification, alkaline fens, *Caricion davallianae*, calcareous springs, European Habitats

¹Jardín Botánico Atlántico, Universidad de Oviedo. Av. del Jardín Botánico 2230, E-33394 Gijón.
E-mail: jimenezalfaro@uniovi.es

RESUMEN

Los tremedales neutro-basófilos figuran entre los humedales con mayor riqueza de especies y más amenazados de Europa. Debido a su variabilidad ecológica y florística, la vegetación de estos hábitats puede estar sujeta a clasificaciones discordantes. En este trabajo utilizamos una base de datos de tremedales pirenaico-cantábricos para analizar los principales grupos de vegetación de estos medios y su relación con los tipos de hábitat europeos y la clasificación fitosociológica. Seleccionamos 295 muestras de acuerdo a la presencia de plantas hígrófilas y calcícolas en el área de estudio (*Carex lepidocarpa*, *C. davalliana*, *C. frigida* y *Eriophorum latifolium*) y una estratificación espacial. Realizamos una clasificación utilizando datos sobre plantas vasculares y el sistema TWINSPAN modificado con una selección óptima de grupos. Analizamos los grupos de vegetación a partir de su distribución geográfica, variabilidad en altitud y pendiente, así como la similitud en la composición de especies mediante análisis de gradiente (DCA). Identificamos así cinco grupos relacionados con (i) tremedales de fuentes carbonatadas pirenaicas; (ii) fuentes carbonatadas cantábricas con el endemismo *Centaurium somedanum*; (iii) pastizales húmedos carbonatados pirenaico-cantábricos; (iv) tremedales carbonatados pirenaico-cantábricos; y (v) tremedales neutro-basófilos pirenaicos.

Palabras clave: vegetación, clasificación, turberas alcalinas, *Caricion davallianae*, fuentes carbonatadas, hábitats europeos

Introducción

Los tremedales neutro-basófilos son humedales minerotróficos con aguas ricas en iones y pH medio o alto (> 6,5) encuadrados en la clasificación de los hábitats europeos bajo la denominación de «Base-rich fens and calcareous spring mires» (EUNIS Database, DAVIES *et al.* 2004) y en los hábitats de interés comunitario bajo el grupo «alkaline fens» (ŠEFFEROVÁ STANOVÁ *et al.* 2008). La terminología más empleada en castellano para estos hábitats suele referirse a «turberas planas» o «turberas alcalinas», si bien existen diferentes traducciones basadas en el término inglés *fen* (GARCÍA-RODEJA & FRAGA 2009). Siguiendo las clasificaciones modernas que diferencian los humedales ombrotórficos (alimentados principalmente por la humedad ambiental) de los minerotróficos (alimentados por corrientes superficiales o subterráneas) y que en sentido amplio se corresponden con los términos *bog* y *fen* (dicotomía que también se mantiene en otras lenguas como el francés, alemán o catalán) preferimos restringir el término de turbera a la traducción directa de *bog*, utilizando tremedal como mejor traducción posible de *fen*. Esta interpretación se ajusta a la definición de los diccionarios de la Real Academia de la Lengua Española y de la Real Academia de las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, asumiendo la presencia de un césped de ciperáceas como principal elemento que caracteriza el tremedal frente a la turbera. Por otro lado, y siguiendo las recomendaciones de FONT QUER (1953) y los diccionarios anteriormente citados, utilizamos la acepción fitogeográfica y ecológica de «neutrófilo» y «basófilo» como mejor caracterización de estos medios, frente al término puramente químico «alcalino».

Dejando a un lado sus posibles denominaciones, los tremedales neutro-basófilos (en adelante TNB) constituyen unos hábitats bien delimitados desde el punto de vista ecológico, albergando una gran diversidad de flora y fauna especialistas (HAJEK *et al.* 2006) pero sometidos a una fuerte regresión durante los últimos 50 años, lo que les convierte en uno de los hábitats más amenazados de Europa (VAN DIGGELEN *et al.* 2006, ŠEFFEROVÁ STANOVÁ *et al.* 2008). Atendiendo a la descripción de las clasificaciones europeas de hábitats, la vegetación más representativa de los TNB se identifica principalmente con las comunidades fitosociológicas del orden *Caricetalia davallianae* (Clase *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*). Estas comunidades están dominadas por ciperáceas y briófitos del grupo de los musgos marrones (*Amblystegiaeae*), faltando o siendo muy esporádica la presencia de especies del género *Sphagnum*, más abundantes en los tremedales ácidos (Orden *Caricetalia fuscae*) y dominantes en las turberas *sensu stricto* (Clase *Oxycocco-Sphagnetea*). Sin embargo, la clasificación de los TNB suele estar sujeta a controversias debidas a situaciones transicionales entre las comunidades típicas (alianza *Caricion davallianae*) y la vegetación ligada a prados húmedos o juncales de carácter basófilo (Orden *Molinietalia*) o fuentes carbonatadas (Orden *Montio-Cardaminetalia*). Además, en el caso de las áreas de clima ártico-alpino pueden existir dificultades de identificación entre los TNB más ampliamente distribuidos (*Caricion davallianae*) y las comunidades pioneras ártico-alpinas de la alianza *Caricion maritimae* (DIERSSEN & DIERSSEN 1985). Ello hace que, en muchos casos, existan discrepancias sobre el tipo de vegetación ligado a los TNB y su adscripción a las clasificaciones de hábitats o su correspondencia fitosociológica, limitando la gestión de estos humedales para su correcta conservación.

En este trabajo revisamos los principales tipos de vegetación relacionados con los TNB en el eje pirenaico-cantábrico, área principal de distribución de estos hábitats en la Península Ibérica. Para ello utilizamos una base de datos de vegetación en la que hemos integrado gran parte de la información disponible sobre TNB en la Península Ibérica, aplicando técnicas multivariantes para la delimitación de grupos y su interpretación. Nuestro principal objetivo es establecer pautas generales para la caracterización de los TNB en el contexto de la gestión de hábitats en la Red Natura 2000. En concreto, se pretende (1) establecer los principales grupos de vegetación relacionados con los TNB en el eje pirenaico-cantábrico; (2) identificar los caracteres diagnósticos de cada grupo y su correlación con las clasificaciones de hábitats europeos y la sintaxonomía ibérica.

Material y métodos

Datos de vegetación

Realizamos una revisión bibliográfica sobre la vegetación de TNB identificada bajo el orden *Caricetalia davallianae* y comunidades afines relacionadas con fuentes carbonatadas (alianza *Palustriellion commutatae*) y praderas-juncales (alianzas *Molinion caeruleae* y *Juncion acutiflori*) en la Península Ibérica. Los

datos recopilados se basan en listados florísticos tomados en áreas espacialmente definidas (inventarios), destacando los trabajos de BRAUN-BLANQUET (1948), NÈGRE (1972), VANDEN BERGHEN & PEETER (1982), GRUBER (1984), RIVAS MARTÍNEZ *et al.* (1984, 1991, 2002), CARRERAS & VIGO (1987), CASANOVAS (1991, 1996), LOIDI *et al.* (1994), HERRERA *et al.* (1995), BENITO ALONSO (2005), JIMÉNEZ-ALFARO *et al.* (2005) y EGIDO & PUENTE (2009). También se recopiló información contenida en las bases de datos disponibles en la Universidad del País Vasco (Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Laboratorio de Botánica), el Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC, Jaca), el Conservatoire de Midi-Pyrénées (Bagnères de Bigorre, Francia), el Jardín Botánico Atlántico (Gijón) y el Sistema de Información de la Vegetación Macaronésica (SIVIM). Finalmente se recopilaron 432 inventarios (199 del área vasco-cantábrica y 233 del área pirenaica) que se almacenaron en una base de datos gestionada desde el programa TURBOVEG (HENNEKENS & SCHAMINEE 2001).

Análisis de datos

Con el fin de restringir el estudio a comunidades neutro-basófilas (y debido a la ausencia de datos sobre pH en la mayor parte de los inventarios) realizamos un re-muestreo basado en la presencia de al menos una planta indicadora de tremadales con alta mineralización y pH estimado $> 6,5$. Las especies utilizadas como indicadoras fueron *Carex lepidocarpa* (reconocida como una planta especialista de aguas altamente ionizadas, CLYMO 1962), *C. davalliana* (principal especie característica de TNB en Europa, ELLENBERG 1998), *C. frigida* (ligada a tremadales basófilos de alta montaña, CASANOVAS 1991) y *Eriophorum latifolium* (especie característica de tremadales y pastizales húmedos de carácter basófilo en la Península Ibérica, BENITO ALONSO 2006, RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 2002). Aunque otras especies podrían haberse utilizado como indicadoras, los taxones seleccionados figuran entre las principales especies calcícolas de tremadales (WHEELER & PROCTOR 2000, HAJEK *et al.* 2006), por lo que se consideran adecuados para restringir el estudio a unas condiciones ecológicamente homogéneas. Con el fin de disminuir el efecto de sobre-muestreo, realizamos un re-muestreo espacial estratificado (KNOLLOVÁ *et al.* 2005) seleccionando un máximo de tres inventarios por cada cuadrícula UTM de 1×1 km. En los casos de no existir referencias geográficas, se utilizó la información original sobre la localidad para ubicar cada inventario en una coordenada UTM. En función de la sectorización biogeográfica de la Península Ibérica (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 2002) los inventarios fueron adscritos al área pirenaica (provincia Pirenaica) o al área vasco-cantábrica (provincia Cantabro-Atlántica) (figura 1). Finalmente seleccionamos un total de 295 inventarios, conteniendo todos ellos información sobre cobertura florística (según el sistema original de Braun-Blanquet r, +, 1, 2, 3, 4, 5) altitud y pendiente. Debido a que los registros de briófitos eran muy escasos (< 50 % de los inventarios) solo se utilizó la información florística referida a plantas vasculares, la cual fue homogeneizada unificando sinónimos y agrupando taxones (subespecies, variedades) sujetos a discrepancias taxonómicas.

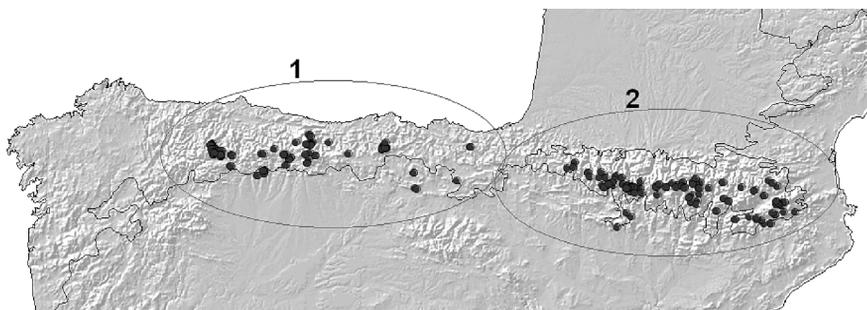


Figura 1. Distribución geográfica de los inventarios analizados en este estudio. 1: área vasco-cantábrica; 2: área pirenaica.

Geographic distribution of the relevés analyzed in this study. 1: vasco-cantabrian area; 2: pyrenean area.

Utilizamos análisis multivariante para clasificar los inventarios mediante un análisis TWINSpan modificado (ROLEČEK *et al.* 2009) implementado en JUICE 7.0 (TICHÝ 2002). Este método es un sistema divisivo aplicado con éxito en la caracterización de vegetación de humedales, permitiendo establecer grupos florísticos a los que se les supone una diferenciación ecológica. La aplicación utilizada aquí (*modified TWINSpan*) permite además realizar clasificaciones heterogéneas y no solo binarias, ofreciendo una interpretación más realista de los resultados. Dado que existía información relativamente homogénea sobre la cobertura de especies, los parámetros de clasificación TWINSpan se aplicaron con tres niveles de pseudo-especies basados en los valores de corte 0, 5 y 25 %. La selección del número óptimo de divisiones y por tanto del número de grupos se realizó mediante el análisis *Crispness* (BOTTA-DUKÁT *et al.* 2005), utilizando el poder divisivo y las matrices con valores más altos de fidelidad (a partir de G-test) para un mínimo de 2 y un máximo de 10 grupos. Con el fin de interpretar la variabilidad general de los grupos resultantes en cuanto a su composición florística, se utilizó un diagrama de ordenación DCA implementado en el programa R a través de JUICE. Finalmente se testaron posibles diferencias en la altitud y la pendiente de los grupos, utilizando análisis de varianza (ANOVA) y clasificación post-hoc.

Resultados y discusión

La clasificación TWINSpan se basó en 374 plantas vasculares identificadas en los 295 inventarios. En función de la medida de *Crispness* se estableció un número óptimo de 5 grupos, con un valor máximo de 0,685. La interpretación florística de los grupos se realizó mediante una tabla sintética y el carácter diagnóstico de las especies, así como la variabilidad en el espacio multivariante (figura 2). Los

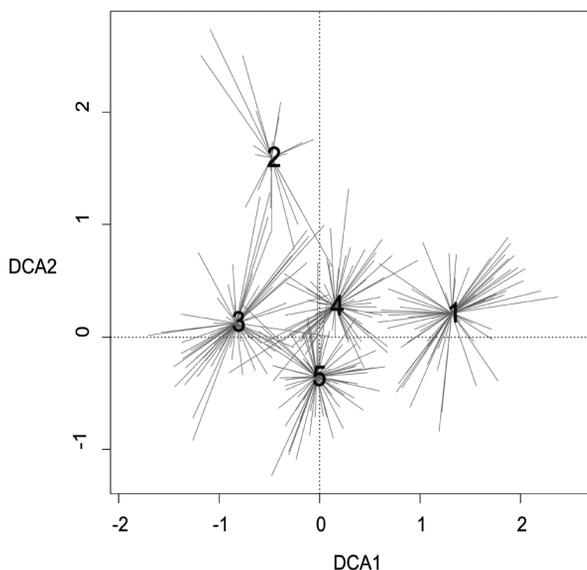


Figura 2. Diagrama de ordenación DCA para las 295 muestras (inventarios) analizados en este estudio. Se indica la ubicación del centroide de cada grupo TWINSpan a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación, así como su variabilidad en composición de especies mediante diagramas de líneas con origen en cada centroide.

DCA plot for the 295 samples (relevés) analyzed in this study, indicating the centroid of the five TWINSpan groups along the two first ordination axes, and the variability on species composition through a spider diagram with origin in each centroid.

Tabla 1. Tabla sintética de los cinco grupos de vegetación definidos en este trabajo. Las especies están ordenadas en función del valor del coeficiente PHI (* > 0,3; ** > 0,5). Los números indican la frecuencia de la especie (% de inventarios) en cada uno de los grupos.

Synoptic table for the five vegetation groups identified in this study. Species are sorted according to the PHI coefficient (> 0.3; ** > 0.5). Numbers indicate the species frequency (% of relevés) for each group.*

Grupo / Group	1	2	3	4	5
Número de inventarios / Number of relevés	64	22	65	65	79
Número de especies / Number of species	151	61	228	156	177
% en el área Pirenaica / % in Pyrenees region	99%	1%	52%	57%	94%
1. Tremedales de fuentes carbonatadas pirenaicas / Pyrenean calcareous spring fens					
<i>Carex frigida</i>	67**	-	-	3	-
<i>Leontodon duboisii</i>	66**	-	-	18	15
<i>Primula integrifolia</i>	42**	-	-	5	4
<i>Juncus triglumis</i>	30**	-	-	-	-
<i>Juncus alpinus</i>	66*	-	5	18	30
<i>Thalictrum alpinum</i>	27*	-	-	3	1

Tabla 1. Continuación

<i>Saxifraga aizoides</i>	39*	-	8	8	6
<i>Carex bicolor</i>	16*	-	-	-	-
<i>Ertophorum scheuchzeri</i>	13*	-	-	-	-
2. Fuentes carbonatadas cantábricas / Cantabrian calcareous springs					
<i>Centaurium somedanum</i>	-	91**	-	3	-
<i>Genista occidentalis</i>	-	77**	-	5	-
<i>Avenula pratensis</i> subsp. <i>iberica</i>	-	45**	-	-	-
<i>Brachypodium pinnatum</i> subsp. <i>rupestre</i>	-	32*	2	-	1
<i>Senecio doria</i> subsp. <i>legionensis</i>	-	27*	-	-	-
<i>Globularia nudicaulis</i>	-	23*	2	5	-
<i>Agrostis stolonifera</i>	2	32*	11	6	-
<i>Agrostis schleicheri</i>	-	18*	-	3	-
<i>Aquilegia vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	-	14*	2	-	-
<i>Narcissus nivalis</i>	-	14*	-	2	-
3. Prados-juncuales pirenaico-cantábricos / Cantabro-Pyrenean fen grasslands					
<i>Ranunculus repens</i>	-	-	32**	-	-
<i>Dactylorhiza elata</i>	-	-	29*	-	-
<i>Epipactis palustris</i>	-	9	35*	2	1
<i>Holcus lanatus</i>	-	-	31*	-	8
<i>Carex rostrata</i>	-	-	31*	2	6
<i>Lythrum salicaria</i>	-	-	20*	-	-
<i>Equisetum arvense</i>	-	-	23*	2	3
<i>Juncus inflexus</i>	-	5	34*	2	13
<i>Juncus acutiflorus</i>	-	-	20*	3	-
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	-	-	23*	3	5
<i>Plantago media</i>	5	-	46*	22	23
<i>Hypericum undulatum</i>	-	-	14*	-	-
<i>Leontodon taraxacoides</i>	-	-	14*	-	-
<i>Carex disticha</i>	-	-	14*	-	-
<i>Poa trivialis</i>	2	-	17*	-	1
<i>Carum verticillatum</i>	-	-	17*	3	-
<i>Mentha longifolia</i>	-	23	35*	5	5
<i>Cirsium pyrenaicum</i>	-	-	12*	-	-
<i>Senecio aquaticus</i>	-	-	15*	3	-
4. Tremadales carbonatados Cántabro-pirenaicos / Cantabro-Pyrenean calcareous fens					
<i>Primula farinosa</i>	34	-	2	52*	35
<i>Tofieldia calyculata</i>	25	-	8	49*	38
<i>Pedicularis mixta</i>	9	-	11	29	13
5. Tremadales neutro-basófilos pirenaicos / Pyrenean neutro-basophilous fens					
<i>Potentilla erecta</i>	3	14	34	25	78**
<i>Succisa pratensis</i>	5	-	38	9	62*
<i>Carex nigra</i> s.l.	31	-	9	26	68*
<i>Carex paniculata</i>	2	-	6	2	32*
<i>Carex panicea</i>	16	14	55	46	82*
<i>Selinum pyrenaicum</i>	16	-	-	-	32*
<i>Lotus corniculatus</i>	5	-	29	6	46*
<i>Galium uliginosum</i>	-	-	-	-	13*
<i>Euphrasia hirtella</i>	-	-	5	-	16*
<i>Triglochin palustre</i>	-	-	-	17	25*

Tabla 2. Comunidades fitosociológicas incluidas en los cinco grupos identificados en este estudio, y correlación con la clasificación europea de hábitats (EUNIS) y las herramientas de protección designadas a través del anexo I de la Directiva de Hábitats (DH).

Phytosociological plant communities included in the five groups identified in this study, and their correlation with the European Habitat types (EUNIS) and the protection tools defined under the Annex I of the Habitats Directive (DH).

Grupo	Clasificación fitosociológica	EUNIS	DH
1	<i>Caricion maritimae</i> <i>Leontodonto-Caricetum bicoloris</i>	D4.23	7240
	<i>Caricion davallianae</i> <i>Pinguiculo grandiflorae-Caricetum frigidae</i>	D4.18	7230
2	<i>Palustriellion commutatae</i> / <i>Pinguiculion</i> Comunidades fontinales con <i>Centaurium somedanum</i>	D4.1N	7220
3	Prados-juncales carbonatados del Orden <i>Molinietalia</i> <i>Epipactido palustris-Molinietum caeruleae</i>	E3.511	6410/7230
	<i>Carici pulicaris-Molinietum caeruleae</i>	E3.511	6410/7230
4	<i>Caricion davallianae</i> <i>Primulo farinosae-Caricetum lepidocarpae</i>	D4.154	7230
	<i>Pinguiculo grandiflorae-Caricetum lepidocarpae</i>	D4.154	7230
	<i>Tofieldio calyculatae-Caricetum pulicaris</i>	D4.154	7230
5	<i>Caricion davallianae</i> <i>Pinguiculo vulgaris-Caricetum davallianae</i>	D4.14	7230
	<i>Tofieldio calyculatae-Trichophoretum caespitosi</i>	D4.1E	7230
	<i>Swertio perennis-Caricetum nigrae</i>	D4.161	7230

principales grupos de vegetación (tabla 1) pudieron relacionarse con la clasificación fitosociológica y los hábitats europeos (tabla 2), mostrando además diferencias significativas en cuanto a la altitud y pendiente (figura 3).

El **Grupo 1** se identificó con TNB ligados a fuentes carbonatadas de alta montaña, presentando un valor medio de altitud significativamente superior al resto de grupos (figura 3). La influencia fontinal se manifiesta por la presencia diagnóstica de especies indicadoras de fuentes carbonatadas como *Saxifraga aizoides*, pudiendo relacionarse además con una mayor pendiente, propia de los bordes de arroyo originados en fuentes de montaña. Desde el punto de vista fitosociológico, este grupo incluye dos comunidades claramente diferenciadas (tabla 2) que fueron evidenciadas al realizar un sub-análisis TWINSpan (no mostrado). La existencia de especies como *Leontodon duboisii*, *Juncus alpinus* y un cortejo florístico de taxones orófilos pueden explicar la afinidad entre las dos comunidades, si bien en el

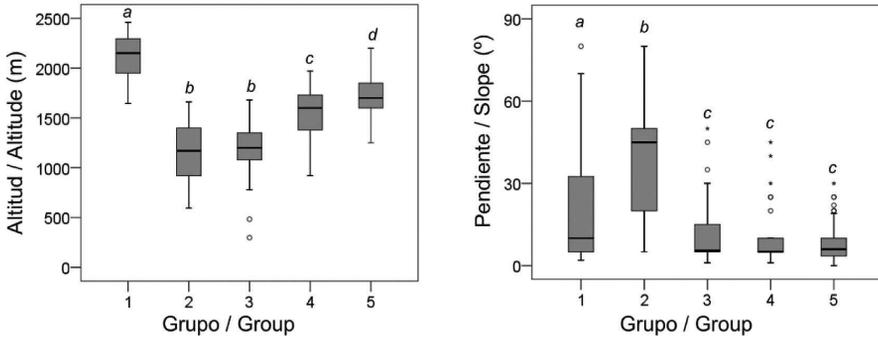


Figura 3. Valores de altitud y pendiente para cada uno de los grupos identificados. Las letras indican diferencias significativas reflejadas mediante el test ANOVA post-hoc.

Altitude and slope variability for the five vegetation groups identified in this study. Letters show significant differences through an ANOVA post-hoc test.

esquema sintaxonómico actual (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 2001) se adscriben a alianzas diferentes (*Caricion davallianae* y *Caricion maritima*). La interpretación de los TNB de alta montaña relacionados con ambas alianzas ha presentado discrepancias tanto en los Alpes (DIERSSEN & DIERSSEN 1985) como en los Pirineos (BENITO ALONSO 2003) posiblemente debido a las características comunes que presentan, y que pudieran diferenciarles del aspecto preferentemente montano de *Caricion davallianae* (grupos 4 y 5). Sin embargo, la clasificación de hábitats europea (EUNIS) incluye los TNB con *Carex frigida* bajo el grupo D4.1, lo que implica que su correcta adscripción debería de tratarse como se expone en la tabla 2.

El **Grupo 2** está definido por TNB cantábricos identificables por el endemismo cantábrico *Centaurium somedanum*, situados a menor altitud que en el caso anterior y con una preferencia significativa por biotopos de elevada pendiente. Lo más característico de este grupo es su baja riqueza de especies y la disparidad ecológica de sus especies diagnósticas (tabla 1), lo que implica que este grupo figure como el de mayor disimilitud (figura 2). En correspondencia con la conocida afinidad de *C. somedanum* por fuentes carbonatadas (JIMÉNEZ-ALFARO *et al.* 2005) las características de este grupo sugieren que deba interpretarse como un conjunto de comunidades ligadas a fuentes carbonatadas de la montaña central cantábrica, de escasa cobertura y encuadradas en el seno de aulagares de *Genista occidentalis* y lastonares de *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*. Aunque la existencia de estas fuentes puede provocar la aparición de especies típicas de TNB como *Carex lepidocarpa* o *Pinguicula grandiflora*, su identificación fitosociológica debería aproximarse a la vegetación de hábitats fontinales y travertinos de montaña (*Palustriellion commutatae* o *Pinguiculion grandiflorae*) bajo el hábitat 7220 (CARCAVILLA *et al.* 2009). Sin embargo, una clasificación más precisa debería basarse en datos briológicos, no disponibles en este estudio.

El **Grupo 3** se relaciona con TNB de prados-juncuales y distribución pirenaico-cantábrica. El elevado número de especies diagnósticas y la abundancia de gramíneas con altos requerimientos de nutrientes sugiere que se trata de comunidades de transición entre TNB genuinos (deficitarios en nitrógeno y fósforo, grupos 4 y 5) y pastizales húmedos neutro-basófilos. Después de las variaciones en pH, el gradiente de eutrofia constituye la principal causa de variabilidad en la vegetación de tremadales (WHEELER & PROCTOR 2000) que en el caso de los TNB suele relacionarse con la alteración de estos hábitats por siega o pastoreo (STAMMEL *et al.* 2003). En función de su composición de especies, la delimitación fitosociológica de estos prados-juncuales se corresponde con el orden *Molinietalia*, si bien la alianza más adecuada para el grupo aquí analizado no está clara. Aunque las comunidades de *Molinion* descritas en los Pirineos (CARRERAS & VIGO 1987) y la Cordillera Cantábrica (EGIDO & PUENTE 2009) se ajustan bien a este grupo, falta aún un consenso que permita actualizar la distribución de dicha alianza en el área cantábrica. A pesar de que este grupo se correlaciona bien con la clasificación EUNIS, la adscripción a los tipos de la Directiva Hábitats puede estar sujeta a distintas interpretaciones (tabla 1). En nuestra opinión, la correcta adscripción de estas comunidades debe ajustarse a cada situación particular. Como regla general, y siguiendo la propia descripción del tipo de hábitat 7230, la presencia de comunidades genuinas de TNB (grupos 4 y 5) en mosaico con estos pastizales debería ser suficiente para incluir cualquier complejo de humedales bajo este código. Por su parte, el tipo de hábitat 6410 debería restringirse a situaciones en que las comunidades o complejos de vegetación fueran claramente práticos.

Por último, los **Grupos 4 y 5** pueden considerarse como los TNB genuinos y que más fácilmente pueden interpretarse a partir de las definiciones de los hábitats europeos y la clasificación fitosociológica. En ellos se incluyen las principales comunidades ibéricas adscritas a la alianza *Caricion davallianae* (tabla 2) exceptuando el caso especial de los TNB con *Carex frigida* (ver la descripción del grupo 1). Su área de distribución y composición florística indican una clara diferenciación respecto al resto de grupos, aunque con una mayor relación con el grupo 3 (figura 2), posiblemente debida a los mosaicos de vegetación anteriormente citados. Las diferencias florísticas entre ambos grupos son escasas (tabla 2) aunque quizás quedarían mejor reflejadas mediante un análisis más detallado que incluyera briófitos. El grupo 4 está representado en la Cordillera Cantábrica y el Pirineo occidental, mientras que el grupo 5 se restringe al Pirineo central y oriental. Las diferencias geológicas entre las áreas de distribución de ambos grupos y sus especies diagnósticas sugieren que el grupo 4 podría estar ligado a litologías ricas en carbonatos, mientras que el grupo 5 ocupa humedales minerotróficos sobre sustratos no carbonatados aunque ricos en bases, como por ejemplo las litologías de gneis frecuentes en el Pirineo Oriental (NINOT *et al.* 2000). La interpretación de estos hábitats no presenta ningún problema, pudiéndose identificar con los subgrupos de la clasificación EUNIS y las principales comunidades de *Caricion davallianae* descritas en la Península Ibérica (tabla 2).

Conclusiones

Los resultados de este trabajo muestran una clara diferenciación florística y ecológica de cinco grupos de vegetación de tremedales neutro-basófilos. La ubicación de estos grupos en el diagrama de ordenación (figura 2) sugiere que las comunidades genuinas de *Caricion davallianae* (grupos 4 y 5) constituyen el núcleo florístico de diversidad de estos hábitats en el área de estudio. Sobre estos grupos pueden establecerse dos variantes principales, que se corresponden con gradientes de incremento de la altitud (grupo 1) y de disponibilidad de nutrientes (grupo 3). Aunque estos resultados concuerdan con la variabilidad esperada en los hábitats estudiados (ŠEFFEROVÁ STANOVÁ *et al.* 2008) no existen estudios previos que analicen la vegetación de tremedales neutro-basófilos en la Península Ibérica. Así, las especies diagnósticas identificadas aquí pueden utilizarse como indicadores florístico-ecológicos relacionados con la variabilidad de estos hábitats, en correspondencia con las clasificaciones de hábitats y fitosociológicas.

Este estudio muestra cómo la identificación de grupos florístico-ecológicos y las especies diagnósticas que los definen pueden servir como guía para solventar las dificultades de interpretación de hábitats o de las asociaciones fitosociológicas, especialmente en el caso de investigadores o gestores no familiarizados con cualquiera de estas clasificaciones. Considerando la disponibilidad de datos sobre la vegetación ibérica (FONT *et al.* 2010) creemos recomendable utilizar este tipo de aproximaciones para el estudio de Hábitats de Interés Comunitario con dificultades de interpretación, permitiendo así un mejor conocimiento y en consecuencia una conservación más efectiva de los mismos.

Agradecimientos

Gracias a D. Gómez, G. Corriol e I. Biurrun por la aportación de inventarios inéditos de sus bases de datos personales. BJA ha tenido el apoyo del Fondo Social Europeo a través de las ayudas para infraestructuras de investigación (PTA2007-0726-I). EFP es investigador pre-doctoral gracias a una ayuda del Gobierno del Principado de Asturias a través del Plan de Ciencia, Tecnología e Innovación del Principado de Asturias (FICYT).

Bibliografía

- BENITO ALONSO, J.L. 2003 - Las comunidades con *Carex bicolor* All. del Pirineo. *Acta Botanica Barcinonensis* 49: 229-243.
- BENITO ALONSO, J.L. 2006 - *Catálogo florístico del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Sobrarbe, Pirineo central aragonés)*. Col·lecció Pius Font i Quer 4. Institut d'Estudis Ilerdencs & Diputació de Lleida. 391 pp. Lleida.
- BOTTA-DUKÁT, Z., ZHYTRÝ, Z., HÁJKOVÁ, P. & HAVLOVÁ, M. 2005 - Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe. *Preslia* 77: 89-111.

- BRAUN-BLANQUET, J. 1948 - *La végétation alpine des Pyrénées Orientales*. Monografías de la Estación de Estudios Pirenaicos y del Instituto Español de Edafología, Ecología y Fisiología Vegetal. 306 pp. Barcelona.
- CARCAVILLA, L., DE LA HERA, A., FIDALGO, C. & GONZÁLEZ, J. A., 2009 - 7220 Formaciones tobáceas generadas por comunidades briofíticas en aguas carbonatadas (*). In: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid. 62 p.
- CARRERAS RAURELL, J. & VIGO, J. 1987 - Las comunidades del orden *Molinietalia caeruleae* en los Pirineos catalanes. *Lazaroa* 7: 497-513.
- CASANOVAS, L. 1991 - *Estudis sobre l'estructura i l'ecologia de les molles pirinenques*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. pp 41-67. Barcelona.
- CLYMO, R. S. 1962 - An Experimental Approach to Part of the Calcicole Problem. *Journal of Ecology* 50: 707-731.
- DAVIES, C.E., MOSS, D., HILL, M.O. 2004 - EUNIS *Habitat classification (Revised 2004)*. Report to European Environment Agency. European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity.
- DIERSSEN, K. & DIERSSEN, B. 1985 - Corresponding *Caricion bicolori-atrofuscae* communities in western Greenland, northern Europe and the central European mountains. *Vegetatio* 59: 151-157.
- EGIDO MAZUELAS, F. & PUENTE GARCÍA, E. 2009 - Nuevas comunidades higrófilas de la Cordillera Cantábrica y alledaños. In: LLAMAS, F. & ACEDO, C. (eds.) *Botánica Pirenaico-Cantábrica en el siglo XXI*: 617-632. Área de Publicaciones de la Universidad de León. León.
- ELLENBERG, H. 1988 - *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press. Cambridge.
- FONT QUER, P. 1953 - *Diccionario de botánica*. Barcelona, Labor.
- FONT, X., RODRÍGUEZ-ROJO, M.P., ACEDO, C., BIURRUN, I., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., LENCE, C., LOIDI, J. & NINOT, J.M. 2010 - SIVIM: An on-line database of the Iberian and Macaronesian vegetation. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 9: 15–22.
- GARCÍA-RODEJA, E. & FRAGA, M. I. 2009 - 7230 Turberas minerotróficas alcalinas. In: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 58 pp. Madrid
- GRUBER, M. 1984 - Les marais à *Eriophorum latifolium* Hoppe et laïches en vallée de Louron (Pyrénées centrales). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 120: 27-30.
- HÁJEK, M., HORSÁK, M., HÁJKOVÁ, P. & DÍTE, D. 2006 - Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 97–114.
- HENNEKENS, S.M. & SCHAMINEE, J.H.J. 2001 - Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- HERRERA, M. 1995 - Estudio de la vegetación y flora vascular de la cuenca del río Asón (Cantabria). *Guineana* 1: 321-322.
- JIMÉNEZ-ALFARO, B., BUENO SÁNCHEZ, A. & FERNÁNDEZ PRIETO, J.A. 2005 - Ecología y conservación de *Centaurium somedanum* Laínz (Gentianaceae), planta endémica de la Cordillera Cantábrica (Spain). *Pirineos* 160: 45-66.
- KNOLLOVÁ, I., CHYTRY, M., TICHY, L. & HAJEK, O. 2005 - Stratified resampling of phytosociological databases: some strategies for obtaining more representative data sets for classification studies. *Journal of Vegetation Science* 16: 479-486.

- NÈGRE, R. 1972 - La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales) 5^a note: Les reposoirs, les groupements hygrophiles et les prairies de fauche. *Boletim da Sociedade Broteriana* 46 (2^a série): 271-343.
- NINOT, J.M., CARRERAS, J., CARRILLO, E. & VIGO, J. 2000 - Syntaxonomic conspectus of the vegetation of Catalonia and Andorra. I: hygrophilous herbaceous communities. *Acta Botanica Barcinonensia* 46: 191-237.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., DÍAZ, T.E., FERNÁNDEZ PRIETO, J.A., LOIDI, J. & PENAS, A. 1984 - *La vegetación de la alta montaña cantábrica. Los Picos de Europa*. Ediciones Leonesas. León.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., BÁSCONES, J. C., DÍAZ, T.E., FERNÁNDEZ GONZÁLEZ, F. & LOIDI, J. 1991 - Vegetación del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera Geobotanica* 5: 5-456.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., LOIDI, J., LOUSA, M. & PENAS, A. 2001. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotanica* 14: 5-341.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., DÍAZ GONZÁLEZ, T.E., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., IZCO, J., LOIDI, J., LOUSA, M. & PENAS, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part I. *Itinera Geobotanica* 15(1): 5-432.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., & COAUTORES 2011. Mapa de Series, Geoseries y Geopermaseries de Vegetación de España. [Memoria del Mapa de Vegetación Potencial de España]. Parte II. *Itinera Geobotanica* (Nueva Serie), 18(1-2): 5-800.
- ROLEČEK, J., TICHÝ, L., ZELENÝ, D. & CHYTRÝ, M. 2009 - Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 20: 596-602.
- ŠEFFEROVÁ STANOVÁ, V., ŠEFFER, J. & JANÁK, M. 2008 - *Management of Natura 2000 habitats. 7230 Alkaline fens*. Technical Report. European Communities. 24 pp.
- STAMMEL, B., KIEHL, K. & PFADENHAUER, J. 2003 - Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science* 6: 245-254.
- TICHÝ, L. 2002 - JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- VANDEN BERGHEM, C. & PEETERS, A. 1982 - La végétation des sols mouillés ou tourbeux de l'étage subalpin à Andorre (Pyrénées orientales). *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 115(2): 181-197.
- VAN DIGGELEN, R., MIDDLETON, B.A., BAKKER, J.P., GROOTJANS, A. & WASSEN, M. 2006 - Fens and floodplains of the temperate zone: Present status, threats, conservation and restoration. *Applied Vegetation Science* 9: 157-162.
- WHEELER, B.D. & PROCTOR, M.C.F. 2000 - Ecological gradients, subdivisions and terminology of North-West European Mires. *Journal of Ecology* 88: 187-203.

Rebut / Received: III-2011
Acceptat / Accepted: X-2011

Apéndice

Esquema sintaxonómico de las comunidades vegetales citadas en el texto. Cada sintaxon va precedido del código numérico que figura en las obras *Syntaxonomical Checklist of Vascular Plant Communities of Spain and Portugal* (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 2001, 2002; 2011)

- 11. MONTIO FONTANAE-CARDAMINETEA AMARAE** Br.-Bl. & Tüxen ex Br.-Bl. in Mon. Est. Pir. Inst. Edafol. Fisiol. Veg. 9: 123. 1948
- 11a. Montio fontanae-Cardaminetalia amarae** Pawłowski in Pawłowski, Sokołowski & Wallisch in Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Lett. Ser B. 1: 107. 1928
- 11.2. *Palustriellion commutatae* Koch 1928 in Zeitschrift für Hydrologie 4(3-4): 131. 1928 nom. mut. propos Rivas-Martínez & al. 2002
- 14. SCHEUCHZERIO PALUSTRIS-CARICETEA NIGRAE** Tüxen in Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitgem. Niedersachsen 3: 60, 1937 nom. mut. propos Rivas-Martínez & al. 2002
- 14c. Caricetalia davallianae** Br.-Bl. in Vegetatio 1(3-4): 300. 1949
- 14.4. *Caricion davallianae* Klika in Rozprawy Česke. Akad. 44: 1-11. 1934
- 14.4.1. *Pinguiculo gandiflorae-Caricetum frigidae* Br.-Bl. 1948 nom. inv. propos. Rivas-Martínez & al. 2002
- 14.4.2. *Pinguiculo vulgaris-Caricetum davallianae* Turmel 1955.
- 14.4.3. *Pinguiculo gandiflorae-Caricetum lepidocarpae* Rivas-Martínez, T.E. Díaz, F. Prieto, Loidi & Penas 1984
- 14.4.4. *Primulo farinosae-Caricetum lepidocarpae* Rivas-Martínez, T.E. Díaz, F. Prieto, Loidi & Penas ex Loidi, F. Prieto, Bueno & Herrera in Herrera 1995
- 14.4.5. *Swertio perennis-Caricetum nigrae* Vigo 1984
- 14.4.6. *Tofieldio calyculatae-Caricetum pulicaris* Rivas-Martínez, Costa & P. Soriano 2002
- 14.4.7. *Tofieldio calyculatae-Trichophoretum caespitosi* Ballesteros, Baulies, Canalís & Sebastiá ex Rivas-Martínez & Costa 1998
- 14.5. *Caricion maritimae* Br.-Bl. in Volk in Jahrb. Naturforsch. Ges. Graubunden (Chur), 76: 29. 1940 nom. mut. propos. Rivas-Martínez & al. 2002
- 14.5.1. *Leontodonto duboisii-Caricetum bicoloris* Benito 2003
- 26. ADIANTETEA CAPILLI-VENERIS** Br.-Bl. in Br.-Bl., Roussine & Nègre, Group. Vég. France Medit. 31. 1952
- 26a. Adiantetalia capilli-veneris** Br.-Bl. ex Horvatic in Prirod. Istraz Kral. Jugosl. 19: 198. 1934
- 26.2. *Pinguiculion longifoliae* F. Casas in Ars Pharm. 11: 273. 1970
- 59. MOLINIO CAERULEAE-ARRHENATHERETEA ELATIORIS** Tüxen in Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitgem. Niedersachsen 3: 73. 1937
- 59a. Molinietalia caeruleae** Koch in Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 61(2): 88. 1926
- 59.1. *Molinion caeruleae* Koch in Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 61(2): 88. 1926
- 59.1.3. *Epipactido palustris-Molinietum caeruleae* J.M. Montserrat, I. Soriano & Vigo in Carreras & Vigo 1987
- 59.1.4. *Carici pulicaris-Molinietum caeruleae* Egido & Puente 2009