

## ACTUALIZACIÓN DE LA BRIOFLORA DE LOS HAYEDOS DE NAVARRA (NORTE DE ESPAÑA): ESPECIES CARACTERÍSTICAS Y VARIABLES DETERMINANTES

Verónica Delgado & Alicia Ederra

Departamento de Biología Vegetal, Sección Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, E-31008 Pamplona. E-mail: vdelgado@alumni.unav.es, aederra@unav.es

**Resumen:** La flora briofítica de las distintas asociaciones fitosociológicas de hayedos de Navarra se estudió en 1982. Uno de los objetivos de aquel trabajo era descubrir grupos de especies de briófitos características de las distintas asociaciones de hayedos. En este trabajo se han actualizado los datos sintaxonómicos y briológicos de los hayedos de Navarra y se han aplicado tratamientos estadísticos mediante herramientas informáticas inexistentes en 1982. Así, se confirma que casi todas las especies de briófitos propuestas como características de asociación en dicho año pueden considerarse como tales, al tiempo que se ponen de manifiesto las principales variables que explican la distribución de los hayedos y su brioflora en Navarra.

**Abstract:** The bryoflora of the different beechwood phytosociological associations of Navarra (northern Spain) was studied in 1982. One aim of that work was to discover groups of bryophyte species which could be characteristic of each type of beechwood. In this paper, the bryophyte and syntaxonomic data have been updated and informatic treatments, non-existent in 1982, have been applied. In this way, we have confirmed almost all the species that were proposed in that year as characteristic species of the different associations. In addition, the main variables which explain both the distribution of beechwoods in Navarra and their bryoflora, have been determined.

### INTRODUCCIÓN

La flora briofítica de los hayedos de Navarra fue dada a conocer por Ederra (1982) y Ederra *et al.* (1984). Uno de los objetivos de estos estudios era descubrir si existían especies de briófitos que pudieran considerarse características de las distintas asociaciones fitosociológicas de los hayedos presentes en Navarra. Así mismo, se estudiaban algunas características de la brioflora, como la corología y la afinidad respecto a la naturaleza química del sustrato.

Ederra (1982) proponía 14 especies de briófitos como características de la asociación *Saxifraga hirsutae-Fagetum* y otras 14 de la asociación *Helleboro-Fagetum*. Además, se

destacaban como muy abundantes 19 especies en la subalianza *Scillo-Fagenion* (que agrupaba las asociaciones *Isopyro-Fagetum* y *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*).

En la actualidad, estamos repitiendo el estudio de la flora briológica de los mismos hayedos estudiados en Ederra (1982) con el fin de detectar si a lo largo de estos casi 30 años transcurridos ha habido variaciones en la brioflora. Pero en estos años, la sintaxonomía ha cambiado, por lo cual es necesario, como paso previo, hacer una actualización nomenclatural y nuevos análisis. Por otra parte, también la taxonomía briológica ha cambiado, por lo cual es imprescindible actualizar todos los datos briológicos antiguos dados en Ederra (1982) y Ederra *et al.* (1984). Además, ahora disponemos de herramientas informáticas que permiten analizar la brioflora desde muchos otros aspectos, especialmente aquellos que pueden influir en su distribución.

Por ello, los objetivos de este trabajo son, por una parte, confirmar, si es posible, las especies características de asociación o subalianza propuestas por Ederra (1982) y, por otra, estudiar cuáles son las variables que mejor explican la distribución de los hayedos de Navarra y que mejor caracterizan su brioflora.

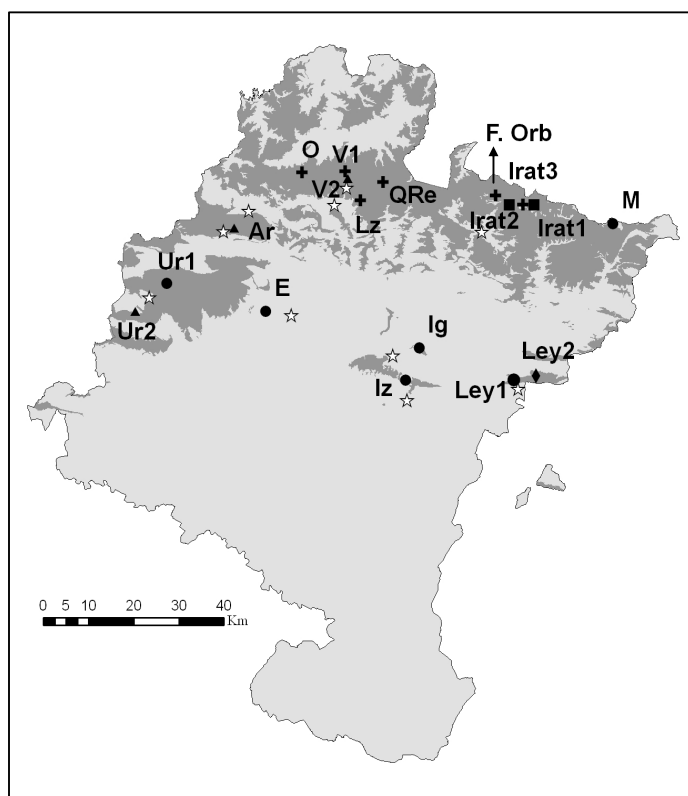
## MATERIAL Y MÉTODOS

Los hayedos estudiados en Ederra (1982) (Figura 1), fueron los de Echauri (E), Izaga (Ig), Izco (Iz), Leyre (Ley1 y Ley2), Urbasa (Ur1 y Ur2), Aralar (Ar), Oroquieta (O), Lanz (Lz), Velate (V1 y V2), Quinto Real (QRe), Fábrica de Orbaiceta (F. Orb), Selva de Irati (Irat1, Irat2 e Irat3) y Mintxate (M). Revisada la sintaxonomía según Loidi & Báscones (2006), estos hayedos pertenecen a las asociaciones siguientes:

- *Saxifraga hirsutae-Fagetum*: Lz, O, F. Orb, QRe, Irat1 y V1 (en 1982 todos se consideraban dentro de esta misma asociación).
- *Carici sylvaticae-Fagetum*: Ar, V2 y Ur2 (en 1982 Ar y V2 se consideraban dentro de los *Isopyro-Fagetum* y Ur2 no tenía una caracterización definida).
- *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*: Irat2 e Irat3 (en 1982 Irat2 se consideraba dentro de los *Isopyro-Fagetum* e Irat3 dentro de los *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*).
- *Epipactido helleborines-Fagetum*: E, Ig, Iz, M, Ur1 y Ley1 (en 1982 E, Ig, Iz, M y Ur1 se consideraban dentro de *Helleboro-Fagetum* y Ley1 no se pudo caracterizar).
- *Galio rotundifolii-Fagetum*: Ley2 (en 1982 no se pudo confirmar su pertenencia a esta asociación).

Las muestras de briófitos que sirvieron de base a los trabajos de Ederra (1982) y Ederra *et al.* (1984) están depositadas en el Herbario PAMP. Muchas de ellas han sido revisadas por nosotras o por otros briólogos, por lo que se ha actualizado el catálogo de especies de acuerdo

a las correcciones y los cambios de nomenclatura. Se han usado como obras de referencia Hill *et al.* (2006) para musgos y Ros *et al.* (2007) para hepáticas.



**Figura 1.** Situación en Navarra de los 18 hayedos estudiados: Echauri (E), Izaga (Ig), Izco (Iz), Leyre (Ley1 y Ley2), Urbasa (Ur1 y Ur2), Aralar (Ar), Oroquieta (O), Lanz (Lz), Velate (V1 y V2), Quinto Real (QRe), Fábrica de Orbaiceta (F. Orb), Selva de Irati (Irat1, Irat2 e Irat3) y Mintxate (M). +: hayedos de la asociación *Saxifraga hirsutae-Fagetum*; ▲: hayedos de la asociación *Carici sylvaticae-Fagetum*; ■: hayedos de la asociación *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*; ●: hayedos de la asociación *Epipactido helleborines-Fagetum* y ◆: hayedos de la asociación *Galio rotundifolii-Fagetum*. También se señalan las estaciones meteorológicas consideradas (☆) y, en color oscuro, el área potencial de distribución del haya según Loidi & Báscones (2006).

El tratamiento estadístico de los datos se realizó con el programa informático Canoco (versión 4.5) (ter Braak & Smilauer, 2002). Se efectuaron dos tipos de análisis de correspondencias, en primer lugar el DCA (*Detrended Correspondence Analysis*), que sirve para hacer una ordenación de los hayedos basada en una matriz de presencia/ausencia de briófitos a la que, posteriormente, se le puede superponer una matriz secundaria con los valores cuantitativos de las distintas variables para obtener una visión preliminar de cuáles van a ser las más importantes. Y, en segundo lugar, el CCA (*Canonical Correspondence Analysis*), que sirve para comprobar estadísticamente qué variables, de entre las estudiadas, explican mejor la distribución de los hayedos, y por lo tanto ordena éstos en función tanto de dichas variables como de la presencia/ausencia de las especies. La significación se comprobó con el test de permutaciones de Monte Carlo (con 999 permutaciones) y se consideró significativa una  $p < 0,05$ . Se analizaron variables de tres tipos:

- **Geográficas:** latitud (Lat), longitud (Long) y altitud (Alt).
- **Bioclimáticas:** se usaron varios índices propuestos por Rivas-Martínez & Rivas-Sáenz (1996-2009), con los que tratan de relacionar las comunidades vegetales con determinados valores del clima, así como de dibujar los límites de distribución de esas comunidades. Algunos de estos índices son meramente climáticos, como la temperatura

(T<sup>a</sup>) o la precipitación (P) medias anuales. Otros, como la temperatura positiva (Tp) o la precipitación positiva (Pp), tienen en cuenta la temperatura o la precipitación sólo en épocas de posible crecimiento de las plantas. Por su parte, los índices de continentalidad (Ic) o de termicidad compensado (Itc) tienen relación con el intervalo de temperatura que debe soportar una especie para habitar en un lugar determinado. Por último, existe un tipo de índices relacionados con la disponibilidad hídrica que tienen las plantas, como son el índice ombrotérmico anual (Io) o los índices ómbrotérmicos estivales (Ios2, Ios3 e Ios4) que están especialmente relacionados con el grado de sequía estival característica del clima mediterráneo. Para el cálculo de todos ellos se ha tenido en cuenta la estación meteorológica más próxima a cada hayedo (Figura 1).

- **Valores indicadores de Ellenberg:** luz (L), humedad (F), nitrógeno (N), pH (R), tolerancia a la sal (S) y tolerancia a los metales pesados (HM). Estos valores fueron propuestos por Ellenberg *et al.* (1992) y adaptados por Hill *et al.* (2007) a los briófitos británicos e irlandeses. También se ha utilizado el valor indicador de temperatura (T), adaptado por Siebel (1993) a los briófitos de Holanda. Todos estos valores son números, normalmente entre el 1 y el 9, que se asignan a cada especie para indicar su relación con cada parámetro ambiental. Por ejemplo, una especie a la que se le asigna un valor indicador de luz igual a 1 indica que esa especie vive en lugares muy sombríos, mientras que otra con valor 9 indica que habita lugares muy expuestos a la luz (Ederra & Villarroya, 2009).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

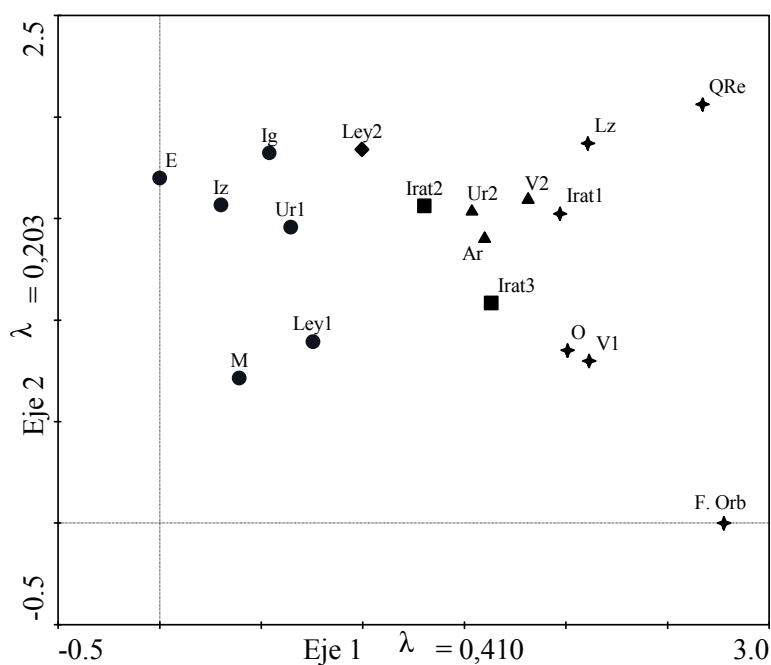
Tras la revisión del material se han tenido en cuenta un total de 182 táxones, 141 musgos y 41 hepáticas (Tabla 1). Con la revisión de material algunas especies se han corregido, otras que antes se consideraban especies distintas se han unido, otras que se consideraban una sola especie se han separado, e incluso algunos hayedos se encuadran ahora en otra asociación. Por ello, ha sido necesario reconsiderar y actualizar las especies características propuestas por Ederra (1982), de tal forma que quedan 11 especies características de los *Saxifrago hirsutae-Fagetum* y 8 de los *Epipactido helleborines-Fagetum*. En Ederra (1982) no se encontraron especies exclusivas ni de los *Isopyro-Fagetum* ni de los *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*, pero a nivel de subalianza *Scillo-Fagenion*, que incluía ambas, sí se podían señalar algunas que eran comparativamente más abundantes en estos hayedos que en los pertenecientes a otras asociaciones. Una vez hecha la actualización sintaxonómica, seguimos considerando en conjunto los hayedos de la subalianza *Scillo-Fagenion*, ahora incluyendo los *Carici sylvaticae-Fagetum* y los *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*. La medida de la abundancia se hizo cualitativamente, tomando como base los detallados muestreos florísticos realizados. Finalmente, no se propone ninguna especie característica para los *Galio rotundifolii-Fagetum* al haber sólo un hayedo representativo de esta asociación, y por lo tanto, aunque haya especies que sólo se encuentren en este hayedo, no puede determinarse que sean especies características de esta asociación o que simplemente se encuentren en ese hayedo porque se

dan las características necesarias para su desarrollo. Teniendo en cuenta todo lo anterior, quedan las siguientes especies (Tabla 1) como:

- Características, por ser exclusivas o con alta fidelidad, de los *Saxifrago hirsutae-Fagetum*: *Calypogeia arguta*, *Dicranella heteromalla*, *Dicranodontium denudatum*, *Diphyscium foliosum*, *Diplophyllum albicans*, *Heterocladium heteropterum*, *Leucobryum juniperoideum*, *Pogonatum aloides*, *Pogonatum urnigerum*, *Rhytidiadelphus loreus* y *Thuidium delicatulum*.

- Características, por ser exclusivas o con alta fidelidad, de los *Epipactido helleborines-Fagetum*: *Abietinella abietina* s.l., *Barbula unguiculata*, *Didymodon fallax*, *Ditrichum gracile*, *Encalypta vulgaris*, *Plagiopus oederianus*, *Tortula subulata* y *Trichostomum crispulum*.

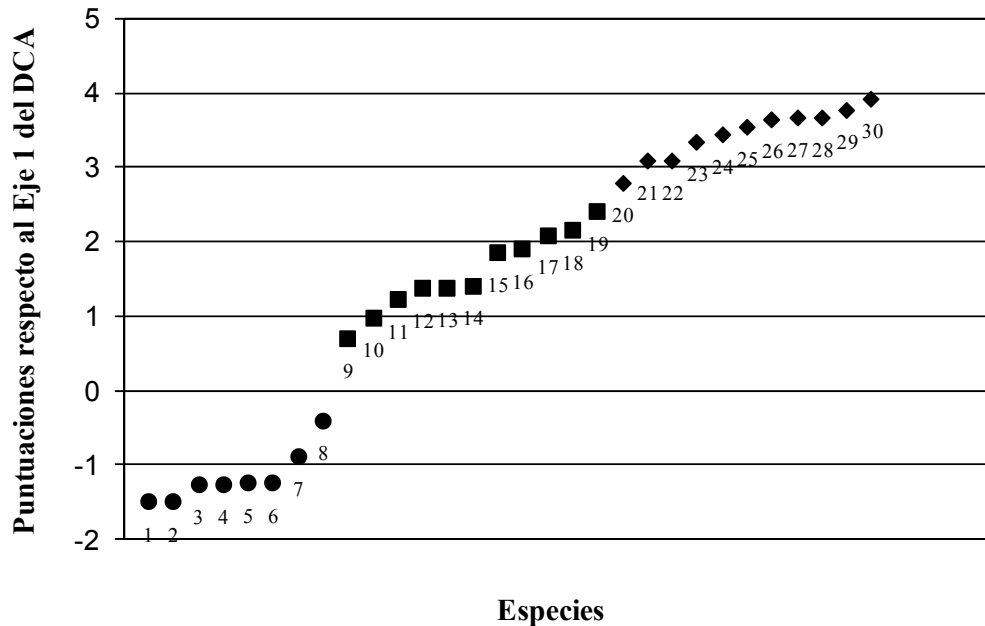
- Indicadoras, por su abundancia relativa, de los *Scillo-Fagenion* (*Carici sylvaticae-Fagetum* y *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum*): *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Ctenidium molluscum*, *Dicranum scoparium*, *Eurhynchium striatum*, *Neckera crispa*, *Plagiochila porelloides*, *Polytrichastrum formosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Scapania nemorea* y *Thuidium tamariscinum*.



**Figura 2.** Ordenación de los hayedos mediante DCA en función de su composición de especies.  $\lambda$  representa el valor propio de cada Eje (Eigenvalue). Los símbolos representan las distintas asociaciones de hayedos: *Saxifrago hirsutae-Fagetum* (+), *Carici sylvaticae-Fagetum* ( $\blacktriangle$ ), *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* ( $\blacksquare$ ), *Epipactido helleborines-Fagetum* ( $\bullet$ ) y *Galio rotundifolii-Fagetum* ( $\blacklozenge$ ). Los nombres completos de los hayedos se mencionan en Material y Métodos.

La Figura 2 presenta los resultados del DCA, que ordena los hayedos en función de la presencia/ausencia de las especies de briófitos encontrados en ellos. La longitud de gradiente de los Ejes 1 y 2 es 2,778 y 2,063 respectivamente, y el respectivo porcentaje de varianza explicada es 14,2% y 7,0%. Se observa como los hayedos pertenecientes a una misma asociación tienden a quedar agrupados en una misma zona del gráfico: los *Epipactido helleborines-Fagetum* hacia la parte negativa del Eje 1 y los *Saxifrago hirsutae-Fagetum*

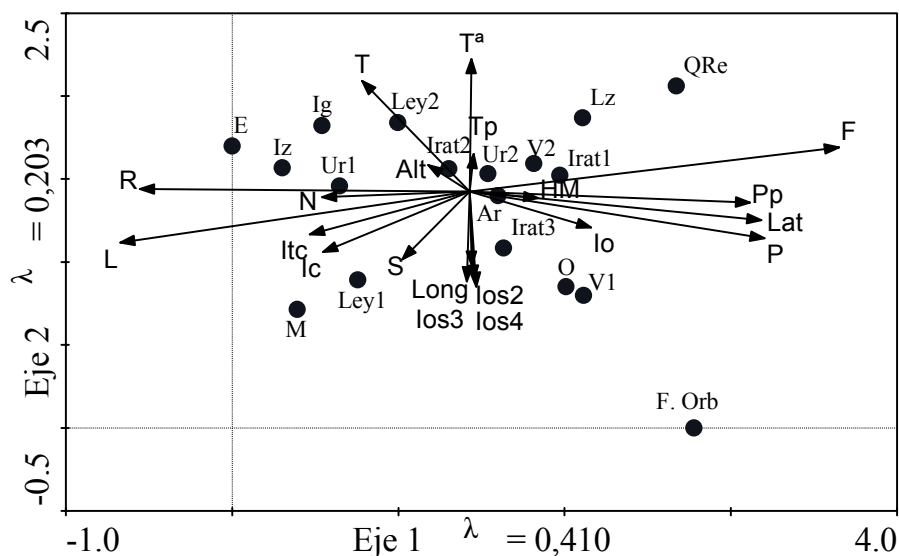
hacia la parte positiva, mientras que los *Carici sylvaticae-Fagetum*, los *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* y el *Galio rotundifolii-Fagetum* ocupan situaciones intermedias. Este hecho refleja que los hayedos de una misma asociación tienen una composición de especies similar y que ésta es distinta a la de los otros tipos de hayedo. Por su parte, el Eje 2 podría estar relacionado con factores que diferencian hayedos dentro de una misma asociación o con sus características microclimáticas.



**Figura 3.** Ordenación de las especies propuestas como características en relación a su puntuación respecto al Eje 1 del DCA. Se indican las especies características de los *Epipactido helleborines-Fagetum* (círculos: 1 *Abietinella abietina*, 2 *Encalypta vulgaris*, 3 *Didymodon fallax*, 4 *Trichostomum crispulum*, 5 *Barbula unguiculata*, 6 *Ditrichum gracile*, 7 *Tortula subulata* y 8 *Plagiopus oederianus*), los *Scillo-Fagenion* (cuadrados: 9 *Brachythecium rutabulum*, 10 *Ctenidium molluscum*, 11 *Eurhynchium striatum*, 12 *Rhytidiadelphus triquetrus*, 13 *Dicranum scoparium*, 14 *Plagiochila porelloides*, 15 *Polytrichastrum formosum*, 16 *Neckera crispa*, 17 *Scapania nemorea*, 18 *Thuidium tamariscinum* y 19 *Atrichum undulatum*) y los *Saxifrago hirsutae-Fagetum* (rombos: 20 *Dicranella heteromalla*, 21 *Diplophyllum albicans*, 22 *Rhytidiadelphus loreus*, 23 *Leucobryum juniperoideum*, 24 *Diphyscium foliosum*, 25 *Pogonatum aloides*, 26 *Pogonatum urnigerum*, 27 *Calypogeia arguta*, 28 *Heterocladium heteropterum*, 29 *Dicranodontium denudatum* y 30 *Thuidium delicatulum*).

El DCA asigna puntuaciones (“scores”) respecto a cada Eje tanto a los hayedos como a las especies. Dado que en la Figura 2 sólo aparecen los hayedos, separados según el Eje 1 por su composición específica y agrupándose en asociaciones, nos ha parecido interesante comprobar también cómo se sitúan las especies de briófitos propuestas como características en función de sus puntuaciones respecto al Eje 1 del DCA (Figura 3). Puede observarse que, al igual que ocurre con los hayedos en la Figura 2, las especies características de los

*Epipactido helleborines-Fagetum* tienen las puntuaciones más bajas respecto al Eje 1 (en este caso negativas), las especies características de los *Saxifrago hirsutae-Fagetum* tienen las puntuaciones más altas y las que son comparativamente más abundantes en los *Scillo-Fagenion* tienen puntuaciones intermedias. Así, este método de ordenación avala el acierto de las especies características que se proponen y podría servir, además, como orientación a la hora de intentar establecer alguna especie característica más.

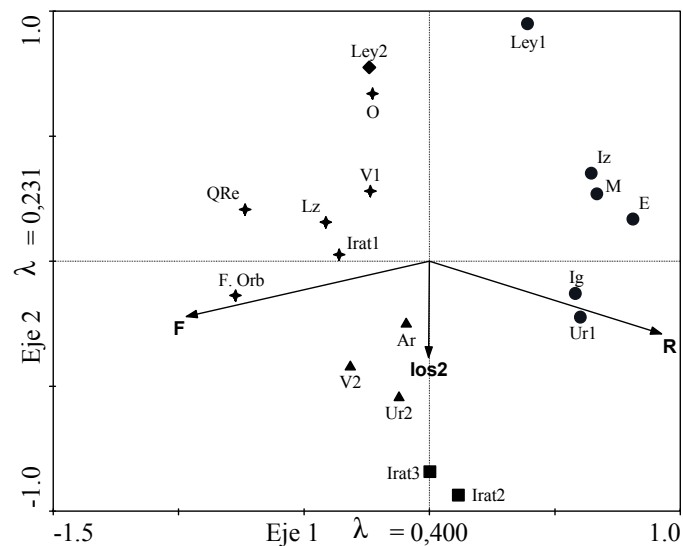


**Figura 4.** DCA con la matriz secundaria de variables superpuesta.  $\lambda$  representa el valor propio de cada Eje (Eigenvalue). Los símbolos representan las distintas asociaciones de hayedos: *Saxifrago hirsutae-Fagetum* (+), *Carici sylvaticae-Fagetum* (▲), *Scillo liliohyacinthi-Fagetum* (■), *Epipactido helleborines-Fagetum* (●) y *Galio rotundifolii-Fagetum* (◆). Las abreviaturas de los hayedos y de las variables se explican en Material y Métodos.

La Figura 4 es el resultado de superponer las distintas variables sobre la matriz de presencia/ausencia utilizada para obtener la Figura 2. Se observa que las distintas variables aparecen como vectores en cualquier dirección, algunas veces incluso superponiéndose unos sobre otros. La punta del vector indica en qué dirección aumentan los valores de esa variable. Aquí no hemos tenido en cuenta la significación de las variables, puesto que serán estudiadas posteriormente en el CCA. Por tanto, tenemos un análisis preliminar de la correlación entre las variables y los Ejes 1 y 2 del DCA. Se observa que las variables P, Pp, Lat, F y HM están positivamente correlacionadas con el Eje 1, mientras que R, L y N están correlacionados con el mismo Eje pero negativamente. Es decir, los hayedos de la asociación *Saxifrago hirsutae-Fagetum* se caracterizan por valores altos de P, Pp y Lat, y su brioflora tiene valores elevados de F, mientras que los hayedos de la asociación *Epipactido helleborines-Fagetum* se caracterizan por valores más bajos de todas estas variables y su brioflora tiene valores más altos de R, L, y N. Estos resultados están totalmente de acuerdo con las características geográficas, geológicas y climáticas de Navarra. Así, al norte (mayor latitud) se sitúan las zonas más sombrías y lluviosas (valores altos de P y Pp), donde suelen encontrarse los

hayedos acidófilos de la asociación *Saxifraga hirsutae-Fagetum* (Figura 1), bien por la presencia de sustratos ácidos, o básicos muy lavados por la abundante precipitación. Por tanto, lo lógico es que su brioflora tenga valores altos de F y bajos de R y L. En cambio, hacia el sur de Navarra (menor latitud) el clima es progresivamente más seco, cálido y soleado y allí se encuentran los hayedos de tipo neutrófilo o basófilo como son los *Carici sylvaticae-Fagetum*, los *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* y los *Epipactido helleborines-Fagetum* (Figura 1). En estos últimos, en concreto, se dan estas características de clima de forma más acusada, hecho que refleja bien su flora briofítica, caracterizada por valores altos de L y R.

Por su parte, de acuerdo al Eje 2, los factores que mejor explican la distribución de especies dentro de los hayedos de una misma asociación o de situaciones microclimáticas son  $T^a$  y  $T_p$  en sentido positivo, y prácticamente superponiéndose entre ellos Long y los tres índices ombrotérmicos estivales (Ios2, Ios3 e Ios4) en sentido negativo. Las demás variables, T, Alt, Ic, Itc, S e Io, no están directamente correlacionadas con ninguno de estos dos Ejes, por lo que no parecen tener relación clara con la distribución de los hayedos ni con las características de la brioflora.



**Figura 5.** CCA con las variables estadísticamente significativas: F (valor indicador de Ellenberg de humedad) y R (valor indicador de Ellenberg de pH). También se indica Ios2 (índice ombrotérmico estival que tiene en cuenta los dos meses más cálidos del año) por ser casi significativo.  $\lambda$  representa el valor propio de cada Eje (Eigenvalue). Los símbolos representan las distintas asociaciones de hayedos: *Saxifraga hirsutae-Fagetum* (+), *Carici sylvaticae-Fagetum* (▲), *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* (■), *Epipactido helleborines-Fagetum* (●) y *Galio rotundifolii-Fagetum* (◆). Los nombres completos de los hayedos se mencionan en Material y Métodos.

El CCA ordena los hayedos en función tanto de la presencia/ausencia de especies como de las variables consideradas. Los hayedos siguen ordenándose según las asociaciones a las



que pertenecen, pero en situación inversa al DCA (Figura 5). Los Ejes 1 y 2 explican el 13,8% y el 8,0% de la varianza, respectivamente. También están representadas en la Figura 5 las dos únicas variables que han resultado estadísticamente significativas: F ( $p = 0,0010$ ) y R ( $p = 0,0010$ ). Estos dos factores son por tanto los que mejor explican las características de la brioflora de los hayedos de Navarra en 1982: briófitos con valores de Ellenberg altos de humedad y bajos de pH son típicos de *Saxifraga hirsutae-Fagetum* y briófitos con valores de Ellenberg altos de pH y bajos de humedad son típicos de *Epipactido helleborines-Fagetum*. Los hayedos de otras asociaciones tendrán valores intermedios tanto de pH como de humedad. Por último, se ha incluido en la gráfica el factor Ios2, que si bien no es estadísticamente significativo, está muy próximo a serlo ( $p = 0,0590$ ), y valores altos de este factor se correlacionan positivamente con los hayedos de tipo *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* y *Carici sylvaticae-Fagetum*. El Ios2 es un índice que se calcula como cociente entre la precipitación y la temperatura media de los meses de julio y agosto; así pues, valores altos de precipitación o bajos de temperatura pueden hacer que este índice sea alto. Tanto en los hayedos de tipo *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* y *Carici sylvaticae-Fagetum* como en los *Saxifraga hirsutae-Fagetum* la precipitación es relativamente alta; sin embargo los dos primeros están situados en Navarra, por lo general, a altitudes mayores, por lo que tienen una temperatura menor y, en consecuencia, un Ios2 más alto, lo que explica la correlación que el gráfico pone de manifiesto.

**Tabla 1.** Listado alfabético de los 182 táxones (141 musgos y 41 hepáticas) presentes en los hayedos estudiados, que aparecen organizados según las asociaciones (y subalianzas, en su caso) fitosociológicas a las que pertenecen: *Saxifraga hirsutae-Fagetum* (Sh-F), *Carici sylvaticae-Fagetum* (C-F), *Scillo lilio-hyacinthi-Fagetum* (S-F), *Epipactido helleborines-Fagetum* (E-F) y *Galio rotundifolii-Fagetum* (G-F). Las especies características de los hayedos Sh-F, *Scillo-Fagenion* (que incluye C-F y S-F) y E-F se resaltan en gris. Se indica también el número total de táxones de cada hayedo. Clave de los hayedos estudiados: Echauri (E), Izaga (Ig), Izco (Iz), Mintxate (M), Urbasa (Ur1 y Ur2), Leyre (Ley1 y Ley2), Selva de Irati (Irat1, Irat2 e Irat3), Lanz (Lz), Oroquieta (O), Fábrica de Orbaiceta (F. Orb), Quinto Real (QRe), Velate (V1 y V2) y Aralar (Ar).

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Urat2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleish s.l. (incl. <i>A. abietina</i> var. <i>histicosa</i> (Mitt) Sakurai)												x		x		x		
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener											x							
<i>Anomodon longifolius</i> (Schleich. ex Brid.) Huebener									x									
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor									x	x		x	x			x		
<i>Antitrichia curtispindula</i> (Hewd.)	x		x	x			x		x	x	x			x		x	x	

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
Brid.																		
<i>Apometzgeria pubescens</i> (Schrank) Kuwah.	x			x					x				x			x		
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x			x		
<i>Aulacomnium androgynum</i> (Hedw.) Schwägr.									x							x	x	x
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.												x	x	x				
<i>Bartramia pomiformis</i> Hedw.	x																x	
<i>Bazzania trilobata</i> (L.) Gray				x														
<i>Blepharostoma trychophyllum</i> (L.) Dumort.	x		x	x		x		x										
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen										x			x				x	x
<i>Brachythecium cirrosum</i> Schwägr.) Schimp.								x										
<i>Brachythecium glareosum</i> (Bruch ex Spruce) Schimp.												x	x					
<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp.			x	x														
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	x	x						x	x	x	x		x	x	x	x	x	
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen							x						x	x		x		
<i>Bryum alpinum</i> Huds. ex With.			x															
<i>Bryum capillare</i> Hedw.	x	x							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Calypogeia arguta</i> Nees & Mont.	x			x														
<i>Calypogeia azurea</i> Stotler & Crotz	x		x	x					x									
<i>Calypogeia fissa</i> (L.) Raddi									x									
<i>Campyliadelphus chrysophyllum</i> (Brid.) R.S. Chropa													x					
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O. Jensen										x								
<i>Campylophyllum calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Hedenäs	x											x						
<i>Campylopus flexuosus</i> (Hedw.) Brid.																		x
<i>Campylostelium saxicola</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch & Schimp.		x		x	x													
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	x		x	x	x		x											
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.												x						x
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.)		x															x	

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
Brid.																		
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda				x					x	x								
<i>Cirriphyllum crassinervium</i> (Taylor) Loeske & M. Fleisch.													x	x	x			
<i>Cololejeunea calcarea</i> (Lib.) Schiffn.												x				x		
<i>Conocephalum salebrosum</i> Szweykowski, Buczkowska & Odrzykoski	x			x	x	x			x	x	x							
<i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.) Spruce										x	x							
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	x			x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x		x
<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.			x	x														
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	x	x	x	x		x	x		x		x							x
<i>Dicranodontium denudatum</i> (Brid.) E. Britton			x			x												
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Dicranum tauricum</i> Sapjegin																		x
<i>Didymodon fallax</i> (Hedw.) R.H. Zander													x	x				
<i>Didymodon spadiceus</i> (Mitt.) Limpr.															x			
<i>Diphyscium foliosum</i> (Hedw.) D. Mohr	x	x	x	x	x	x												
<i>Diplophyllum albicans</i> (L.) Dumort.	x	x	x	x	x	x	x		x									
<i>Ditrichum gracile</i> (Mitt.) Kuntze													x	x	x			
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E. Britton		x																
<i>Encalypta streptocarpa</i> Hedw.	x						x			x		x	x			x		x
<i>Encalypta vulgaris</i> Hedw.												x		x				
<i>Eurhynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.	x			x		x	x	x		x		x	x	x			x	
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.																		x
<i>Fissidens dubius</i> P. Beauv.	x		x	x		x						x	x			x		
<i>Fissidens grandifrons</i> Brid.			x	x						x	x							
<i>Fissidens rufulus</i> Bruch & Schimp.				x														
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	x	x		x	x		x		x	x	x	x	x	x	x			
<i>Fissidens viridulus</i> (Sw. ex anon.) Wahlenb. var. <i>incurvus</i> (Starke														x				

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
ex Röh) Waldh																		
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.				x														x
<i>Fontinalis squamosa</i> Hedw.	x																	
<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.			x			x			x			x	x	x	x	x	x	x
<i>Frullania fragilifolia</i> (Taylor) Gottsche <i>et al.</i>					x		x		x									
<i>Frullania tamarisci</i> (L.) Dumort.	x	x		x		x	x	x	x		x	x	x			x	x	
<i>Grimmia decipiens</i> (Schultz) Lindb.																		x
<i>Grimmia hartmanii</i> Schimp.				x														
<i>Grimmia orbicularis</i> Bruch ex Wilson													x					
<i>Grimmia pulvinata</i> (Hedw.) Sm.	x											x	x	x		x		x
<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P. Beauv.																	x	x
<i>Hedwigia stellata</i> Hedenäs	x																x	x
<i>Heterocladium heteropterum</i> (Brid.) Schimp	x			x														
<i>Homalothecium lutescens</i> (Hedw.) H. Rob.		x					x				x	x	x	x	x	x		
<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	x	x		x					x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Hookeria lucens</i> (Hedw.) Sm.				x					x									
<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn			x								x							
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x		x	x				x
<i>Hycomium armoricum</i> (Brid.) Wijk & Margad.				x														
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Isothecium alopecuroides</i> (Lam. & Dubois) Isov.	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Isothecium myosuroides</i> Brid.	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x					x	x	
<i>Jungermannia atrovirens</i> Dumort.										x								
<i>Jungermannia gracillima</i> Sm.		x																
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	x			x						x			x					
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.				x				x					x					x
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	x		x															
<i>Leucobryum juniperoideum</i> (Brid) Müll. Hal.	x	x		x		x												
<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.				x	x	x					x	x	x	x	x		x	

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
<i>Leucodon sciuroides</i> var. <i>morensis</i> (Schwägr.) De Not.												x	x					x
<i>Loeskeobryum brevirostre</i> (Brid.) M. Fleisch.	x			x			x	x			x							
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	x	x		x			x	x			x		x	x				x
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.				x	x			x			x							
<i>Lunularia cruciata</i> (L.) Lindb.	x																	
<i>Marsupella emarginata</i> (Ehrh.) Dumort.	x	x		x														x
<i>Metzgeria conjugata</i> Lindb.				x														
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	x	x		x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Microlejeunea ulicina</i> (Taylor) A. Evans														x				
<i>Mnium hornum</i> Hedw.	x		x	x		x												
<i>Mnium lycopodioides</i> Schwägr.				x														
<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P. Beauv.						x			x				x					
<i>Mnium stellare</i> Hedw.													x					
<i>Mnium thomsonii</i> Schimp.										x								
<i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Huebener	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Neckera crispa</i> Hedw.		x		x	x		x	x	x	x		x				x		
<i>Neckera pumila</i> Hedw.		x	x	x		x		x			x					x		
<i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.					x			x			x							x
<i>Orthotrichum affine</i> Schrad													x	x				x
<i>Orthotrichum anomalum</i> Hedw.						x						x			x	x		
<i>Orthotrichum lyellii</i> Hook. & Taylor			x			x		x	x				x	x	x	x	x	
<i>Orthotrichum pallens</i> Bruch ex Brid.																		x
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees													x		x		x	
<i>Orthotrichum stramineum</i> Hornsch. ex Brid.																	x	
<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.												x	x	x	x		x	x
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske									x		x	x		x		x		
<i>Oxystegus tenuirostris</i> (Hook. & Taylor) A.J.E. Sm.				x														
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra			x								x				x			
<i>Pedinophyllum interruptum</i> (Nees) Kaal.											x							

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
<i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.		x					x				x							
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda	x		x	x		x	x	x										
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J. Kop.																		x
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop.				x						x	x		x					
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	x			x				x	x	x	x		x			x		
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) H.A. Crum & L.E. Anderson									x			x	x			x		
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A. Jaeger				x		x	x	x	x									
<i>Plagiothecium undulatum</i> (Hedw.) Schimp.				x														
<i>Platyhypnidium riparioides</i> (Hedw.) Dixon	x		x	x	x					x	x							
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.		x																
<i>Pogonatum aloides</i> (Hedw.) P. Beauv.	x	x	x	x		x												
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.		x	x															
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.													x				x	x
<i>Pohlia elongata</i> Hedw.				x														x
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.												x				x		
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	x	x																x
<i>Porella arboris-vitae</i> (With.) Grolle	x								x		x	x	x			x		
<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.										x		x		x	x			
<i>Pseudoleskeella catenulata</i> (Brid. ex Schrad.) Kindb.																x		
<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) M. Fleisch.	x												x	x		x		x
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i> (Brid.) Z. Iwats.				x		x												
<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.		x	x	x		x	x	x	x	x	x					x	x	x
<i>Pterogonium gracile</i> (Hedw.) Sm.	x			x						x			x					
<i>Pterygoneurum ovatum</i> (Hedw.) Dixon												x						
<i>Ptychomitrium polyphyllum</i>			x															

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
(Dicks. ex Sw.) Bruch & Schimp.																		
<i>Racomitrium aciculare</i> (Hedw.) Brid.	x		x	x														x
<i>Racomitrium aquaticum</i> (Brid. ex Schrad.) Brid.	x																	
<i>Racomitrium elongatum</i> Ehrh. ex Frisvoll	x											x				x		
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	x																	
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Rhabdoweisia crenulata</i> (Mitt.) H. Jameson	x																	
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.			x	x		x		x	x								x	x
<i>Rhynchostegium confertum</i> (Dicks.) Schimp.				x														
<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	x	x	x	x	x	x	x		x									
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (hedw.) Warnst.	x	x					x	x	x	x	x		x	x				
<i>Riccardia palmata</i> (Hedw.) Carruth.								x										
<i>Scapania aspera</i> Bernet & M. Bernet							x	x	x	x		x	x			x		
<i>Scapania compacta</i> (A. Roth) Dumort.	x																	
<i>Scapania nemorea</i> (L.) Grolle							x	x	x									
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.				x														x
<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.										x	x							x
<i>Schistidium crassipilum</i> H.H. Blom							x						x	x	x	x		
<i>Schistidium elegantulum</i> H.H. Blom										x	x	x				x		
<i>Schistidium pulchrum</i> H.H. Blom																	x	
<i>Schistidium rivulare</i> (Brid.) Podp.	x			x														
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen				x														
<i>Seligeria recurvata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.				x									x					
<i>Sphagnum auriculatum</i> Schimp.																		x
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (Braithw.) Warnst.				x														
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr												x	x		x	x	x	

TÁXONES	Scillo-Fagenion																	
	Sh-F						C-F			S-F		E-F					G-F	
	Lz	O	F. Orb	QRe	Irat1	V1	Ar	V2	Ur2	Irat2	Irat3	E	Ig	Iz	M	Ur1	Ley1	Ley2
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hedw.) Gangulee	x			x	x			x	x	x	x		x			x	x	
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger									x					x		x		
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Schimp.			x	x		x												
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Limdb.																x		
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	x		x	x		x	x	x	x	x	x		x			x		x
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.						x	x	x	x	x		x	x			x	x	x
<i>Tortula muralis</i> Hedw.											x		x	x	x			x
<i>Tortula subulata</i> Hedw.												x	x	x	x	x	x	
<i>Trichocolea tomentella</i> (Ehrh.) Dumort.	x																	
<i>Trichostomum brachydontium</i> Bruch							x											
<i>Trichostomum crispulum</i> Bruch												x	x					
<i>Tritomaria quinquentata</i> (Huds.) H. Buch																		x
<i>Ulota bruchii</i> Hornsch. ex Brid.																x		
<i>Ulota crispa</i> (Hedw.) Brid.	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x			x	x			x
<i>Weissia controversa</i> Hedw.					x		x			x		x	x					
<i>Zygodon viridissimus</i> (Dicks.) Brid.											x							
TOTAL	65	37	39	77	25	39	39	36	50	45	51	46	64	41	30	50	39	42

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Fundación Universidad de Navarra y a Caja Navarra las ayudas económicas que han financiado en parte este trabajo. La primera autora agradece así mismo al Gobierno de Navarra la concesión de una beca para la realización de la Tesis Doctoral.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- EDERRA, A. (1982). *Flora briofítica de los hayedos navarros*. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra.
- EDERRA INDURÁIN, A., M. L. LÓPEZ FERNÁNDEZ & J. C. BÁSCONES CARRETERO (1984). Composición briofítica de los hayedos de Navarra (España). *Anal. Biol. (Secc. Esp.)* 2: 273-282.
- EDERRA, A. & A. VILLARROYA (2009). One hundred and twenty years of bryology in the Vertizarana Valley (Navarra, North Spain). *Cryptog. Bryol.* 30: 109-127.



- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER & D. PAULISSEN (1992). *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18*. Goltze. Göttingen.
- HILL, M. O., N. BELL, M. A. BRUGGEMAN-NANNENGA, M. BRUGÚES, M. J. CANO, J. ENROTH, K. I. FLATBERG, J.-P. FRAHM, M. T. GALLEGU, R. GARILLETI, J. GUERRA, L. HEDENÄS, D. T. HOLYOAK, J. HYVÖNEN, M. S. IGNATOV, F. LARA, V. MAZIMPAKA, J. MUÑOZ & L. SÖDERSTRÖM (2006). An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 28: 198-267.
- HILL, M. O., C. D. PRESTON, S. D. S. BOSANQUET & D. B. ROY (2007). *BRYOATT: Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts*. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales. Huntingdon.
- LOIDI, J. & J. C. BÁSCONES (2006). *Memoria del mapa de series de vegetación de Navarra E 1:200.000*. Departamento de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio y Vivienda, Gobierno de Navarra. Pamplona.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & S. RIVAS-SÁENZ (1996-2009). *Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial*. Centro de Investigaciones Fitosociológicas. Madrid. <http://www.ucm.es/info/cif> (15-01-2010).
- ROS, R. M., V. MAZIMPAKA, U. ABOU-SALAMA, M. ALEFFI, T. L. BLOCKEEL, M. BRUGUÉS, M. J. CANO, R. M. CROS, M. G. DIA, G. M. DIRKSE, W. EL SAADAWI, A. ERDAG, A. GANEVA, J. M. GONZÁLEZ-MANCEBO, I. HERRNSTADT, K. KHALIL, H. KÜRSCHNER, E. LANFRANCO, A. LOSADA-LIMA, M. S. REFAI, S. RODRÍGUEZ-NUÑEZ, M. SABOVLJEVIĆ, C. SÉRGIO, H. SHABBARA, M. SIM-SIM & L. SÖDERSTRÖM (2007). Hepatics and Anthocerotales of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptog. Bryol.* 28: 351-437.
- SIEBEL, H. N. (1993). *Indicatiegetallen van blad- en levermossen. IBN Rapport 47*. Wageningen Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Wageningen.
- TER BRAAK, C. J. F. & P. SMILAUER (2002). *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power. Ithaca.