BRIOFLORA DEL RIO IREGUA (LA RIOJA, ESPAÑA).

Javier MARTINEZ-ABAIGAR * y Alicia EDERRA **

* Area de Biología Vegetal, E.U. Politécnica, Luis de Ulloa 20, 26004 Logroño (España).
** Dpto. Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, Apdo. 273, 31080 Pamplona (España).

RESUMEN - Presentamos un catálogo de la brioflora del río Iregua (La Rioja, España) compuesto por 123 táxones, 40 Hepáticas y 83 Musgos. *Bryum barnesii* Wood *in* Schimp. es nuevo para España, 8 táxones más son nuevos para el Sistema Ibérico, y 24 más para La Rioja. Analizamos la riqueza específica de las 60 localidades muestreadas, y las agrupamos mediante el índice de afinidad de Jaccard. Discutimos los tipos de reproducción observados, la frecuencia de las especies y algunos aspectos evolutivos.

ABSTRACT - The catalogue of the bryoflora of Iregua river (La Rioja, Spain), is composed of 123 taxa. *Bryum barnesii* is a new record for Spain, 8 taxa are new for the Iberian System, and 24 for La Rioja. Species richness of the 60 sampled localities is analysed and Jaccard's affinity index used. Reproductive trends, frequency and some evolutive aspects of the collected species are discussed.

INTRODUCCION

La Rioja, con sus 5.000 km^2 de superficie, es la menor de las Comunidades Autónomas de la España Peninsular (Fig. 1). La cuenca del río Iregua ocupa la parte central de la provincia, con una superficie de 692 km^2; el propio río tiene una longitud de 62,5 km. Nace en la Sierra Cebollera (2150 m) y atraviesa en sus cursos alto y medio la región natural del Camero Nuevo. El curso bajo forma una amplia vega agrícola a partir de Islallana, antes de desembocar en el Ebro cerca de Logroño, a 390 m de altitud.

Biogeográficamente, toda La Rioja pertenece a la región mediterránea (Rivas-Martínez 1987). El curso bajo del Iregua está enclavado dentro del subsector riojano del sector riojano-estellés (provincia aragonesa, superprovincia mediterráneo-iberolevantina), mientras que los cursos medio y alto participan del sector ibérico-soriano (provincia carpetano-ibérico-leonesa, superprovincia mediterráneo-iberoatlántica).

La cuenca alta del Iregua, hasta Villanueva de Cameros, está formada casi en su totalidad por materiales mesozoicos del Jurásico-Cretácico (facies Purbeck-Weald), que constituyen potentes series sedimentarias continentales en ambiente deltaico (Fig. 2). La **litología** de la facies es muy variada; la mayor representación corresponde a cuarzarenitas y areniscas, pero también aparecen niveles de calizas, margas y limolitas, enclavados entre el material ácido. Las cabeceras de algunos afluentes del Iregua por la izquierda entran en contacto con los esquistos del macizo paleozoico de la Sierra de la Demanda. Además, una banda caliza del Jurásico marino atraviesa el curso medio del Iregua en

Fig. 1.- Situación geográfica de la cuenca del río Iregua en La Rioja y España.

perpendicular, aproximadamente desde Villanueva hasta el N de Torrecilla. En contacto con ella se disponen materiales del Triásico, poco abundantes (dolomías, calizas, arcillas y yesos). La parte baja de la cuenca está constituida por conglomerados calizos del Terciario, excepto en los materiales cuaternarios del cauce del río y sus proximidades.

Con respecto a la **climatología**, la cabecera del Iregua es la zona más húmeda de toda la cuenca, ya que su elevada altitud le permite recibir con mayor intensidad las influencias atlánticas procedentes del Cantábrico. Los cursos medio y bajo son más secos por la influencia mediterránea del valle del Ebro, que penetra por las cuencas de todos sus afluentes riojanos. Los datos meteorológicos de la cuenca del Iregua son escasos. Montenegro de Cameros, en la provincia de Soria a 1245 m de altitud, recoge 991 mm de precipitación anual, y su temperatura media anual es de 9,0°C (piso bioclimático supramediterráneo, con ombroclima subhúmedo). Lumbreras, situado en la solana a 1184 m, tan sólo recoge 565 mm anuales de precipitación, por efecto de su particular microclima, con una temperatura media anual de 9,1°C (piso supramediterráneo de ombroclima seco). En el curso bajo del río, el observatorio de Logroño (390 m) registra una precipitación de 451 mm anuales y una temperatura media anual de 13,3°C (piso mesomediterráneo de ombroclima seco). En el piso oromediterráneo no existen observatorios meteorológicos.

De acuerdo con el acusado gradiente altitudinal y la variabilidad litológica, la **vegetación** de la cuenca es muy variada. En el piso oromediterráneo, presente en las cumbres de la sierra Cebollera, se asientan formaciones arbustivas de arándanos con enebro rastrero (*Vaccinio myrtilli-Juniperetum nanae* Rivas-Martínez 1964), a veces acompañadas de *Pinus sylvestris* L. o *P. uncinata* Miller *ex* Mirbel. El piso supramediterráneo se extiende aproximadamente desde la cota 1700 hasta que el Iregua se abre en la vega de Islallana. Incluye la mayor parte de las formaciones arbóreas de la

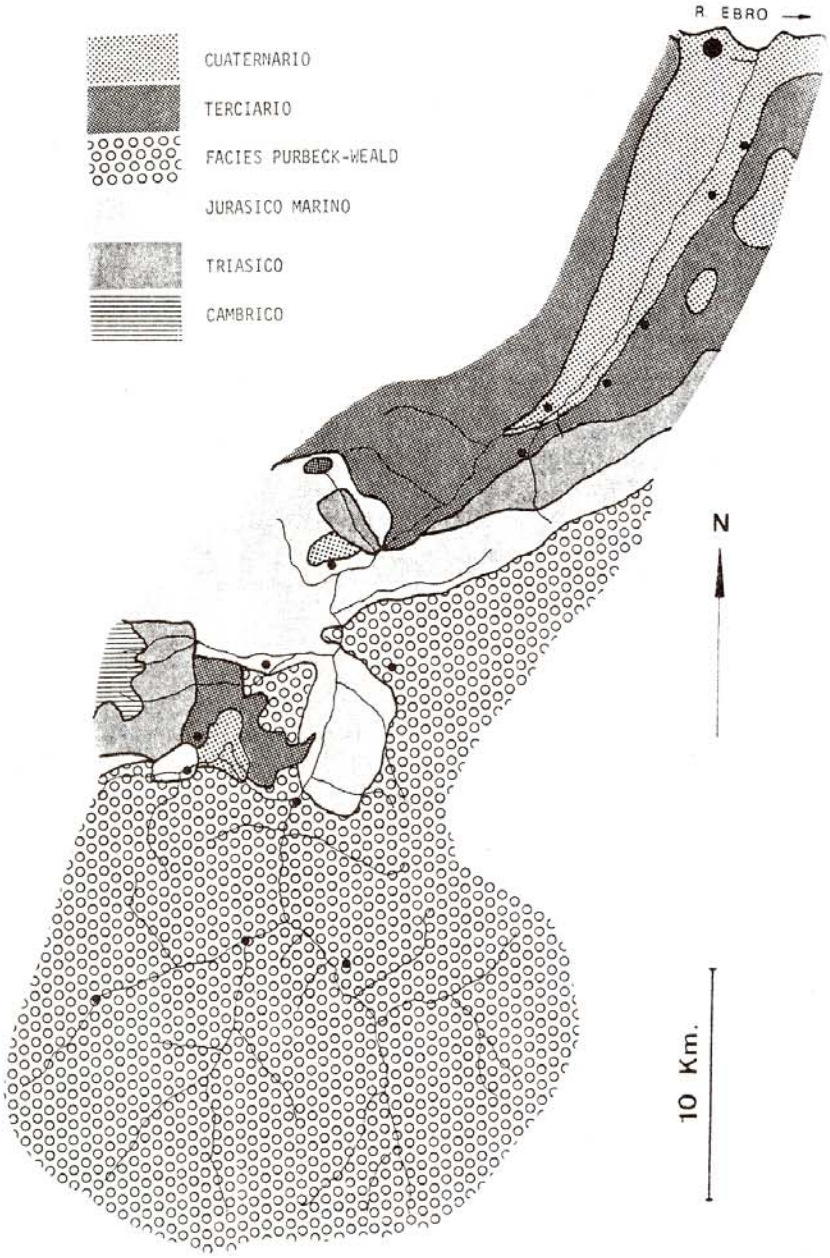

Fig. 2.- Litología de la cuenca del río Iregua.

cuenca: hayedos, pinares, melojares y quejigares, así como algunos carrascales. Los hayedos están recluidos en las hondonadas, tanto sobre sustrato silíceo (*Ilici aquifolii-Fagetum* Br.-Bl. 1967) como calizo. Los pinares de *Pinus sylvestris* se han desarrollado favorecidos por la repoblación forestal, especialmente en las zonas de Ortigosa y Villoslada de Cameros, y ocupan áreas que en otro tiempo correspondían a hayedos y melojares. El melojar (*Festuco heterophyllae-Quercetum pyrenaicae* Br.-Bl. 1967) cubre una amplia extensión de la cuenca alta ácida, y es sustituido por el quejigar (*Cephalanthero*

longifoliae-Quercetum fagineae Rivas-Martínez *in* Rivas-Goday 1959) aguas abajo de Villanueva, al dominar ya el sustrato calizo. Los carrascales de *Quercus rotundifolia* Lam. colonizan algunos vallejos laterales del piso supramediterráneo, y se encuentran todavía en un buen estado de conservación. El curso bajo del Iregua, desde Islallana hasta la desembocadura, forma parte del piso mesomediterráneo. Abundan los cultivos hortícolas y frutales, aunque en zonas no aptas para la agricultura pueden observarse diversos tipos de matorrales heliófilos, etapas degradativas de los carrascales clímax (Fernández González *et al.* 1986).

El régimen hidrológico del Iregua presenta en cabecera un seÑalado carácter pluvio-nival; los caudales máximos se alcanzan en abril (debido a las precipitaciones primaverales y a la fusión de nieve), y los estiajes son muy acentuados por la escasez de lluvias estivales y de reserva nival. Las precipitaciones otoÑales permiten una primera recuperación del caudal, pero en invierno éste no es muy elevado (influencia continental). En el curso medio, el carácter nival está debilitado, y se alcanza el máximo caudal en marzo. El régimen del curso bajo está modificado por la regulación que ejerce el embalse de González Lacasa (Ortigosa), así como por la intensidad de los riegos.

CATALOGO BRIOFLORISTICO.

Presentamos a continuaci"n un catálogo de 123 táxones de Briófitos, 40 de Hepáticas y 83 de Musgos, recolectados en una red de 60 estaciones de muestreo. Se realizaron recolecciones en todas las épocas del año, aunque los muestreos más intensos se hicieron en verano, con el mínimo nivel de agua; en esta época los briófitos quedan emergidos y se reproducen sexualmente con mayor frecuencia (Allorge 1947, Vitt & Glime 1984). En cada localidad se escogió un tramo de aproximadamente 100 m de largo, suficientemente representativo de sus características. En este espacio se recolectaban los briófitos sumergidos (muestreos de invierno y primavera), o también los situados en zonas de salpicadura hasta 20 cm por encima del nivel del agua (muestreos de verano y otoño). Una considerable proporción de los táxones del catálogo son palustres o higrófilos terrícolas, y de hecho sólo 30 táxones se han encontrado sumergidos en la época de estiaje. Sin embargo, todos pasan un cierto periodo del año completamente sumergidos.

Hemos seguido la nomenclatura de Grolle (1983) para las Hepáticas y la de Corley *et al.* (1982) para los Musgos, salvo algunas excepciones en categorías infraespecíficas. Se señalan con (*) los 33 táxones nuevos para La Rioja, de acuerdo con Fuertes y Mendiola (1984) y Martínez-Abaigar (1987). Se destaca con (**) *Bryum barnesii* Wood *in* Schimp., que es nuevo para España. Con estas adiciones, el catálogo de Briófitos de La Rioja viene a constar de 302 táxones, 70 Hepáticas y 232 Musgos. Las muestras testigo se encuentran depositadas en el herbario personal de JMA. Según los datos consultados, son nuevos para el Sistema ibérico: *Cephalozia connivens*, *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*, *J. hyalina*, *J. pumila*, *Pedinophyllum interruptum*, *Radula aquilegia*, *Orthotrichum rivulare* y *Schistidium agassizii*.

A continuación figuran las localidades de herborización, numeradas y ordenadas alfabéticamente (Fig. 3). De cada una se especifican los siguientes datos: UTM, altitud, sustrato dominante, vegetación, y las medidas de primavera de pH y temperatura (ORION SA 250), así como de conductividad en μS/cm (CRISON CDTM-523) y de anchura del curso de agua (m).

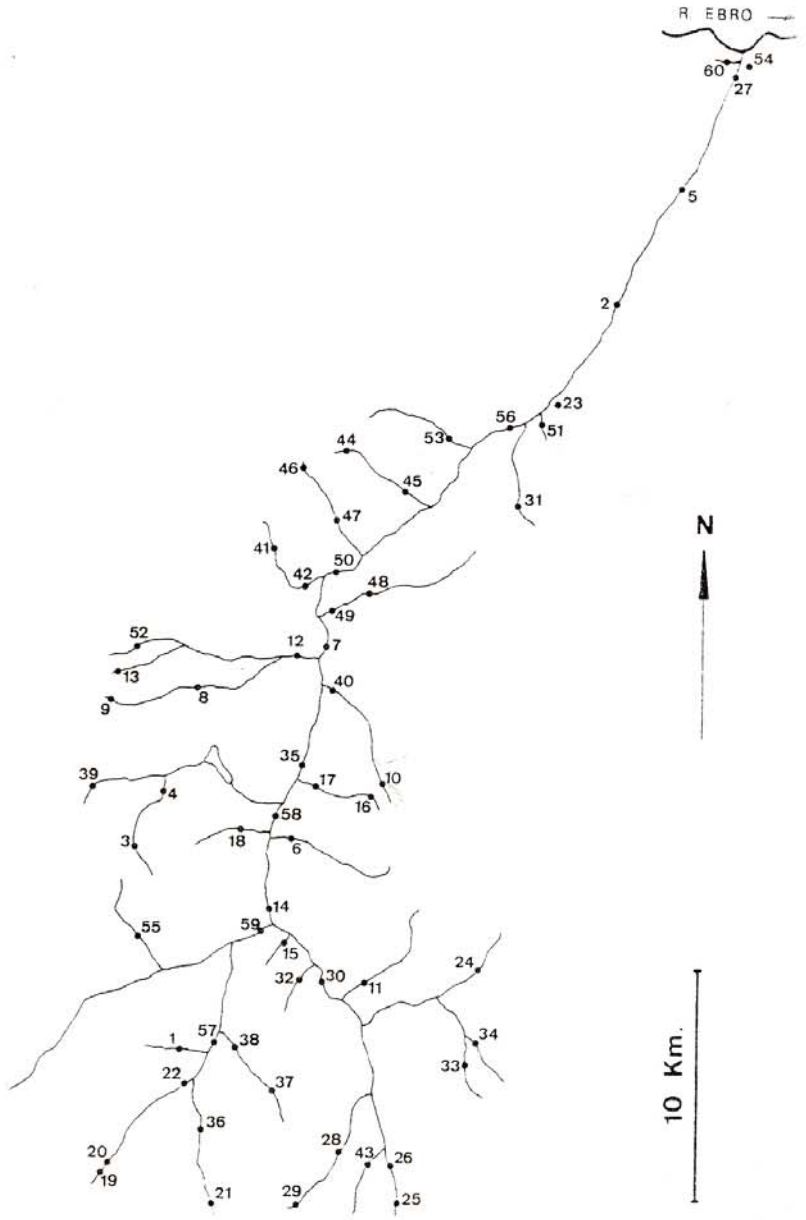

Fig. 3.- Localidades de herborización. Para mayor detalle, ver el texto.

1: Achichuelo, 30T WM2557, 1300 m, areniscas con niveles calcáreos, hayedo, 7.52, 5°C, 42, 2.3.
2: Albelda (Iregua), WM4390, 500 m, cantos rodados, chopera, 8.35, 13°C, 235, 9.2.
3: Albercos alto, WM2366, 1350 m, areniscas con niveles calcáreos, pinar-hayedo, 8.04, 4°C, 196, 1.5.
4: Albercos, fuente S. Antonio, WM2469, 1100 m, calizas y tobas, sauceda, 8.10, 5°C, 189, 2.7.
5: Alberite (Iregua), WM4695, 440 m, cantos rodados, chopera, 8.48, 13°C, 266, 34.

6: Aldea, WM2967, 950 m, areniscas con niveles calcáreos, hayedo-quejigal, 8.05, 7°C, 142, 3.0.
7: Almarza (Iregua), WM3075, 800 m, cantos rodados, saucedas, choperas y quejigal, 8.11, 7°C, 115, 19.5.
8: Argenzana Trías, WM2673, 1000 m, calizas, hayedo- marojal, 7.54, 6°C, 59, 1.4.
9: Argenzana Cámbrico, WM2272, 1400 m, esquistos, hayedo-pinar, 6.90, 4°C, 25, 0.4.
10: Canalejas, WM3369, 1300 m, calizas, hayedo, 7.72, 7°C, 295, 0.6.
11: CaÑada Ancha, WM3260, 1200 m, cuarzarenitas y areniscas, marojal, 6.76, 8°C, 39, 2.3.
12: Castejón Jurásico, WM2974, 840 m, calizas, quejigal-sauceda, 8.27, 7°C, 221, 3.0.
13: Castejón Cámbrico, WM2274, 1350 m, esquistos, hayedo, 6.82, 5°C, 19, 0.3.
14: Dos Rios (Iregua), WM2864, 1000 m, cantos rodados, chopera-sauceda, 7.35, 7°C, 52, 12.
15: Eros, WM2962, 1020 m, cuarzarenitas y areniscas, pinar con abedules y marojos, 6.67, 9°C, 24, 1.0.
16: Gallinero alto, WM3269, 1200 m, cuarzarenitas y calizas, hayedo, 8.05, 5°C, 122, 0.6.
17: Gallinero bajo, WM3069, 950 m, calizas, quejigal- carrascal, 8.61, 6°C, 336, 1.0.
18: Hoyo, WM2867, 900 m, calizas, areniscas y cuarzarenitas, marojal, 8.12, 7°C, 195, 2.3.
19: Hoyos de Iregua, sol (Iregua), WM2152, 1800 m, areniscas y cuarzarenitas, pinar aclarado con *Juniperus communis* L. subsp. *nana* Syme *in* Sowerby y *Vaccinium myrtillus* L., 6.60, 4°C, 22, 2.6.
20: Hoyos de Iregua, sombra (Iregua), WM2252, 1800 m, areniscas y cuarzarenitas, pinar denso, 6.71, 4°C, 25, 1.9.
21: Hoyo Mayor (Puente Herrada), WM2651, 1650 m, areniscas y cuarzarenitas, pinar aclarado con *Juniperus communis* subsp. *nana* y *Vaccinium myrtillus*, 6.62, 3°C, 13, 3.5.
22: Iregua, cruce Puente Herrada, WM2556, 1250 m, areniscas, pinar-hayedo, 6.93, 5°C, 32, 5.6.
23: Islallana, acequia, WM3985, 580 m, cemento, matorral con *Genista scorpius* (L.)DC., 8.23, 10°C, 280, 0.5.
24: Lavater, WM3761, 1300 m, limolitas y cuarzarenitas, hayedo-pinar, 6.68, 6°C, 38, 3.3.
25: Lavieja alto, WM3451, 1550 m, areniscas, hayedo- pinar, 7.02, 2°C, 30, 1.2.
26: Lavieja medio, WM3453, 1350 m, areniscas y limolitas, hayedo, 7.15, 2°C, 36, 3.3.
27: Logroño (Iregua), WM4700, 390 m, cantos rodados, chopera, 8.61, 15°C, 288, 33.
28: Lumbreras, Abasco, WM3253, 1450 m, areniscas y cuarzarenitas, hayedo, 7.01, 3°C, 44, 4.2.
29: Lumbreras, Haigal, WM3051, 1800 m, conglomerados cuarcíticos en grandes bloques (morrenas), brezal con *Calluna vulgaris* (L.) Hull, 6.81, 2°C, 19, 1.0.
30: Lumbreras, Lumbreras, WM3160, 1160 m, cantos rodados y cuarzarenitas, marojal, 7.25, 8°C, 47, 8.0.
31: Madre, WM3981, 1050 m, calizas, matorral con boj y *Genista scorpius*, 8.52, 12°C, 403, 0.8.
32: Monjes, WM3060, 1160 m, conglomerados cuarcíticos, pinar-marojal, 6.65, 5°C, 22, 1.9.
33: Montelacasa, WM3758, 1350 m, conglomerados cuarcíticos y cuarzarenitas, pinar-hayedo, 6.80, 5°C, 23, 1.6.
34: Piqueras, venta, WM3759, 1350 m, areniscas y conglomerados cuarcíticos, saucedas, 6.50, 6°C, 42, 3.3.
35: Pradillo (Iregua), WM3070, 870 m, cantos rodados, chopera-quejigal, 8.15, 7°C, 75, 14.
36: Puente Herrada medio, WM2654, 1400 m, areniscas, hayedo, 6.82, 3°C, 28, 6.1.
37: Rameras alto, WM2857, 1400 m, areniscas, pinar, 7.12, 6°C, 36, 3.8.
38: Rameras bajo, WM2758, 1200 m, areniscas, hayedo, 7.25, 7°C, 41, 4.9.
39: Rioseco de Ortigosa, WM2168, 1250 m, calizas y areniscas, hayedo-pinar, 7.47, 6°C, 112, 0.6.
40: Rioseco de Pinillos, WM3173, 800 m, calizas, quejigal, 8.58, 8°C, 330, 2.1.
41: San Pedro alto, WM2879, 920 m, calizas, chopera- quejigal, 7.51, 7°C, 332, 1.6.
42: San Pedro bajo, WM2977, 800 m, calizas, chopera, 8.38, 10°C, 329, 2.5.
43: Senestillos, WM3353, 1350 m, areniscas y limolitas, hayedo, 6.87, 2°C, 16, 3.5.

44: Solbes alto, WM3283, 1400 m, conglomerados cuarcíticos, hayedo, 6.90, 7°C, 28, 2.0.
45: Solbes bajo, WM3482, 820 m, conglomerados calizos, hayedo, 8.17, 7°C, 179, 2.6.
46: Tamborrios alto, WM2982, 1400 m, conglomerados cuarcíticos, brezal con *Erica arborea* L., 6.82, 6°C, 18, 0.2.
47: Tamborrios bajo, WM3081, 1050 m, conglomerados calizos, bojedal, 8.60, 11°C, 388, 2.1.
48: Tómalos, sol, WM3177, 840 m, calizas, bojedal, 8.66, 8°C, 424, 2.0.
49: Tómalos, sombra, WM3076, 800 m, calizas, chopera- sauceda densa, 8.63, 8°C, 415, 3.8.
50: Torrecilla (Iregua), WM3178, 740 m, cantos rodados, chopera, 8.20, 9°C, 220, 19.2.
51: Toseca, WM3985, 580 m, conglomerados calizos y tobas, matorral con *Genista scorpius*, 8.23, 14°C, 2120, 1.0.
52: Trampal, WM2475, 980 m, calizas, hayedo, 8.13, 7°C, 294, 2.6.
53: Urrilla, WM3684, 650 m, conglomerados calizos, carrascal-quejigal, 8.31, 9°C, 268, 2.1.
54: Varea, acequia, WN4801, 390 m, cemento, cultivos, 8.19, 12°C, 302, 0.6.
55: Viciercas, WM2362, 1250 m, areniscas y limolitas, hayedo-marojal, 7.98, 6°C, 166, 2.5.
56: Viguera (Iregua), WM3784, 620 m, cantos rodados, chopera, 8.22, 10°C, 213, 12.5.
57: Villamercedes (Iregua), WM2658, 1140 m, cantos rodados y areniscas, pinar-marojal, 7.02, 6°C, 39, 7.9.
58: Villanueva (Iregua), WM2967, 900 m, cantos rodados, sauceda-chopera y marojal, 7.64, 7°C, 62, 15.3.
59: Villoslada (Iregua), WM2863, 1000 m, cantos rodados, chopera y marojal, 8.23, 8°C, 194, 3.7.
60: Zapatero, fuente, WN4700, 390 m, tobas, chopera, 7.30, 16°C, 722, 0.4.

Hepaticas

Aneura pinguis (L.) Dum. - 6, 11, 15, 18, 22, 32, 51.

Apometzgeria pubescens (Schrank) Kuwah. - 8.

* ***Barbilophozia lycopodioides*** (Wallr.) Loeske - 21.

Calypogeia arguta Nees & Mont. - 11.

C. azurea Stotler & Crotz - 11, 19, 21.

Cephalozia bicuspidata (L.) Dum. - 11, 19.

* ***C. connivens*** (Dicks.) Lindb. - Taludes ácidos húmedos a 1800 m de altitud. **Es nueva para el Sistema Ibérico.** Distribución aproximada en España (Fig. 4 A): Asturias, Cádiz, León, Lugo, Madrid, Segovia. También localizada en el País Vasco-francés y en Portugal. 19.

Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda - Incluimos aquí también las muestras asimilables a la var. *rivularis* (Schrad.) Gott. *et al.*, que Düll (1983) sinonimiza al tipo, aunque Järvinen (1983) le confiere un claro rango varietal. 1, 3, 8, 11, 13, 19, 20, 21, 22, 25, 32, 33, 34, 36, 39, 43, 44, 45, 52, 57, 60.

Conocephalum conicum (L.) Underw. - 1, 6, 10, 18, 36, 42, 51.

Diplophyllum albicans (L.) Dum. - 11, 15, 44.

* ***Jungermannia atrovirens*** Dum. - 1.

* ***J. exsertifolia*** Steph. subsp. *cordifolia* (Dum.) Váňa - Sumergida en aguas blandas neutras (pH 6.8-7.2), sobre areniscas tabulares o cuarzarenitas, siempre por encima de 1100 m. En ninguna ocasión se ha recolectado con periantos, quizá debido a su permanente inmersión. **Es nueva para el Sistema Ibérico.**

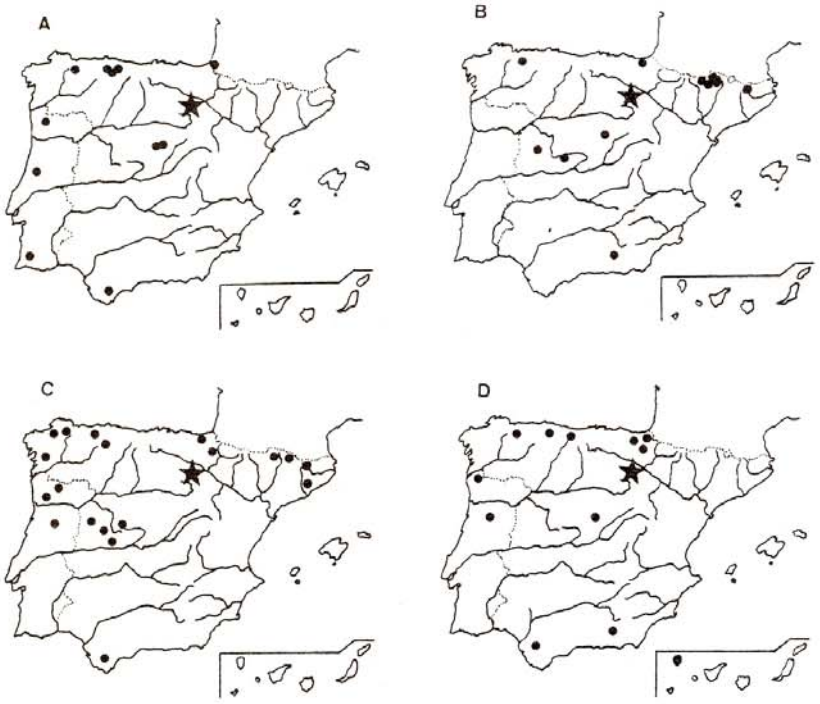

Fig. 4.- Distribución aproximada en España y la Peninsula Ibérica de *Cephalozia connivens* (A), *Jungermannia exsertifolia* ssp. *cordifolia* (B), *J. hyalina* (C) y *J. pumila* (D).

Distribución aproximada en España (Fig. 4 B): Asturias, Avila, Gerona, Granada, Guipúzcoa, Huesca, Lérida, Madrid, Salamanca. 26, 28, 29, 36, 37, 38, 43, 57.

* ***J. gracillima*** Sm. - 11.

* ***J. hyalina*** Lyell - Taludes y cuarzarenitas rezumantes, a 1800 m de altitud. **Es nueva para el Sistema Ibérico.** Distribución aproximada en España (Fig. 4 C): Asturias, Avila, Barcelona, Cáceres, Cádiz, Coruña, Gerona, Guipúzcoa, León, Lérida, Lugo, Navarra, Pontevedra, Salamanca. También localizada en Andorra y Portugal. 19.

* ***J. leiantha*** Grolle - 15.

* ***J. pumila*** With. - Areniscas y cuarzarenitas muy húmedas, en ocasiones sumergida; frecuentemente con periantos y hojas perigoniales. **Es nueva para el Sistema Ibérico.** Distribución aproximada en España (Fig. 4 D): Asturias, Cádiz, Cantabria, Granada, Madrid, Navarra, Canarias. También en Portugal. 11, 15, 32.

Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb. - 15, 21, 29, 32, 36, 44.

Lophocolea bidentata (L.) Dum. - 20, 44.

* ***Lophozia collaris*** (Nees) Dum. - 45.

* ***L. turbinata*** (Raddi) Steph. - 51, 60.

Lunularia cruciata (L.) Lindb. - 7, 8, 12, 42, 50, 51, 53, 58.

Marchantia polymorpha L. - 3, 4, 6, 8, 12, 15, 18, 19, 20, 22, 36, 38, 45, 50, 53, 57, 58, 59.

* *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dum. - 44.

Metzgeria conjugata Lindb. - 15.

M. furcata (L.) Dum. - 44.

* *Pedinophyllum interruptum* (Nees) Kaal. - Taludes calizos terrosos, en un hayedo muy sombrío con elevada humedad ambiental. **Es nueva para el Sistema Ibérico.** Distribución aproximada en España (Fig. 5 A): Alava, Asturias, Barcelona, Cantabria, Gerona, Granada, Guipúzcoa, Huesca, Lérida, Navarra, Vizcaya. 45.

Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum. - 1, 3, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 16, 18, 20, 21, 22, 31, 36, 38, 39, 41, 42, 43, 45, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 55, 59, 60.

P. epiphylla (L.) Corda - 11, 13, 15, 19, 32.

Plagiochila asplenioides (L. *emend.* Tayl.) Dum. - 45.

P. porelloides (Torrey *ex* Nees) Lindenb. - 3, 8, 12, 13, 15, 18, 21, 28, 32, 34, 37, 44.

Porella cordaeana (Hueb.) Moore - 8, 9, 12, 13, 20, 21, 24, 25, 28, 34, 44, 52.

* *Radula aquilegia* (Hook. f. & Tayl.) Gott. & *al.* - Cuarzarenitas rezumantes en arroyo. **Es nueva para el Sistema Ibérico.** Distribución en España (Fig. 5 B): Asturias, Pirineo Catalán (Lloret, com. pers.), Canarias. También en Portugal. 19.

Riccardia chamaedryfolia (With.) Grolle - 25, 32, 51.

R. multifida (L.) S. Gray - 15, 25, 32.

* *Scapania aspera* M. & H. Bern. - 17.

S. compacta (A. Roth) Dum. - 46.

S. irrigua (Nees) Nees - 19.

* *S. nemorea* (L.) Grolle - 11.

S. undulata (L.) Dum. - Incluimos aquí también los ejemplares asimilables a la var. *dentata* (Dum.) Douin. 1, 9, 11, 13, 15, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 28, 32, 33, 34, 36, 37, 43, 44, 46.

* *Southbya tophacea* (Spruce) Spruce - 45.

Musgos

Amblystegium riparium (Hedw.) B., S. & G. - 23, 50, 53, 54, 56.

A. serpens (Hedw.) B., S. & G. - 17, 23, 50, 59.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. - 15.

Barbula unguiculata Hedw. - 2.

Bartramia hallerana Hedw. - 15.

B. ithyphylla Brid. - 19.

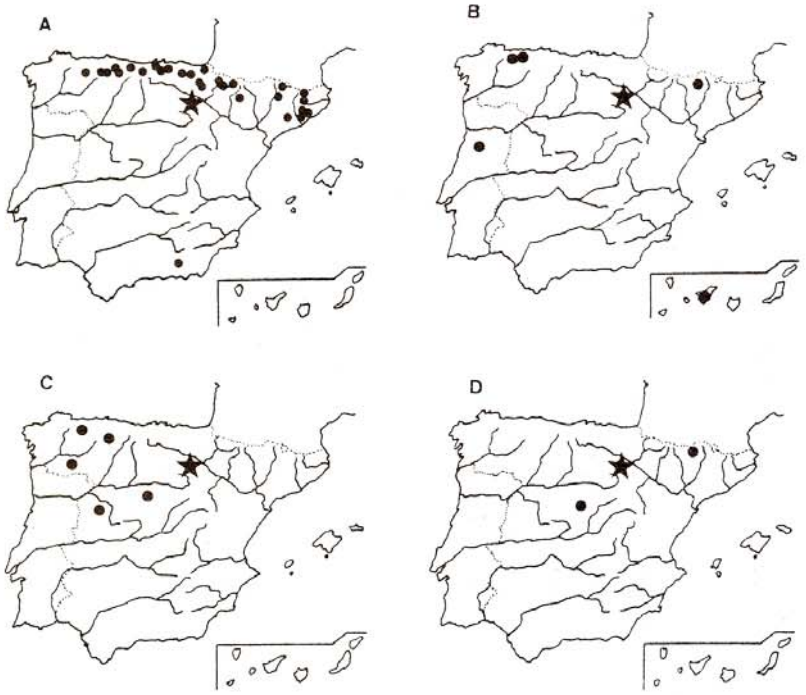

Fig. 5.- Distribución aproximada en España y la Peninsula Ibérica de *Pedinophyllum interruptum* (A), *Radula aquilegia* (B), *Orthotrichum rivulare* (C) y *Schistidium agassizii* (D).

Brachythecium plumosum (Hedw.) B., S. & G. - 1, 44.

B. rivulare B., S. & G. - 2, 7, 8, 9, 13, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 33, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 45, 50, 52, 53, 55, 56, 57, 58. En las estaciones 2, 41, 42 y 50 (pH entre 7.51 y 8.38) las muestras presentaban auriculas menos marcadas, y eran estériles o sólo mostraban arquegonios. Según Hébrard (com. pers.) podrían corresponder a *B. rutabulum* (Hedw.) B., S. & G. con desaparición rápida de los anteridios, pero la distinción entre ambas especies es difícil.

B. velutinum (Hedw.) B., S. & G. - 19, 20, 25, 26, 44.

Bryum alpinum With. - 11.

B. argenteum Hedw. - 2.

** ***B. barnesii*** Wood *in* Schimp. - Cantos rodados emergidos, salpicados por el agua, estacionalmente sumergidos. Se distingue de otras especies del "complejo *Bryum bicolor*" por los rizoides de color marrón claro o marrón rojizo, y los propágulos desarrollados de hasta 600 μm de largo, varios por axila, con escamas foliares sólo en la parte superior (Wilczek & Demaret 1976). Según Corley *et al.* (1982) es una buena especie, aunque Smith (1978) y Düll (1984) la sinonimizan con *Bryum bicolor* Dicks. Todos aconsejan un estudio más amplio del "complejo *Bryum bicolor*". **Es nueva para España y la Península Ibérica.** Su distribución conocida alcanza Alemania, Bélgica, Francia, Holanda y Gran Bretaña (Demaret, com. pers.). 2, 50, 56.

* ***B. bicolor*** Dicks. - 27.

B. capillare Hedw. - 17.

B. flaccidum Brid. - 23.

* *B. gemmiparum* De Not. - 1, 17, 22, 40, 56, 57, 58.

* *B. intermedium* (Brid.) Bland. - 43.

* *B. klinggraeffii* Schimp. - 51, 58.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn., Meyer & Schreb. 1, 2, 3, 6, 9, 10, 11, 15, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 39, 43, 47, 48, 51, 55, 57, 60.

B. pseudotriquetrum subsp. *bimum* (Brid.) Hartm. - 1.

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske - 1, 3, 7, 11, 18, 19, 26, 28, 31, 37, 38, 43.

* *Campylium chrysophyllum* (Brid.) J. Lange - 51.

* *C. stellatum* (Hedw.) J. Lange & C. Jens. - 11, 18, 25.

* *Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) P. Beauv. - 2, 7, 14, 17, 35, 40, 41, 48, 58, 59.

Cirriphyllum crassinervium (Tayl.) Loeske & Fleisch. 17, 35, 49, 58.

Cratoneuron commutatum (Hedw.) G. Roth - 3, 4, 6, 10, 16, 18, 22, 31, 37, 39, 42, 45, 47, 49, 51, 53, 55, 60.

C. commutatum var. *falcatum* (Brid.) Mönk. - 1, 3, 18, 31, 36, 48, 51.

* *C. commutatum* var. *fluctuans* (B. S. G.) Wijk & Marg. (= *C. commutatum* var. *irrigatum* (Zett.) Mönk.) - 25, 26, 38.

C. filicinum (Hedw.) Spruce - 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 10, 12, 16, 17, 18, 20, 22, 25, 27, 31, 35, 36, 38, 39, 41, 42, 43, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 52, 54, 55, 56, 58, 59, 60.

C. filicinum var. *fallax* (Brid.) G. Roth - 51.

Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt. - 11, 28.

* *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp. - En 43 presentaba propágulos en el tallo (f. *propagulifera* Correns). 6, 25, 43.

Didymodon insulanus (De Not.) M.O. Hill - 8, 17, 22, 35, 41, 50, 56.

* *D. rigidulus* Hedw. - 1, 7, 16, 17, 27, 35, 50, 56.

D. tophaceus (Brid.) Lisa - 31, 40, 47, 48, 51, 60.

* *D. vinealis* (Brid.) Zander - 18, 50.

* *Drepanocladus exannulatus* (B., S. & G.) Warnst. - 11.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. - 20, 28.

Eucladium verticillatum (Brid.) B., S. & G. - 51, 60.

Eurhynchium hians (Hedw.) Sande Lac. - 1, 2, 3, 5, 7, 8, 12, 16, 18, 20, 34, 35, 36, 37, 39, 51, 58, 59.

E. pulchellum (Hedw.) Jenn. - 13, 44.

E. speciosum (Brid.) Jur. - 5, 60.

Fissidens adianthoides Hedw. - 6, 18, 43.

F. crassipes Wils. *ex* B., S. & G. - 12, 23, 27, 31, 41, 48, 49.

F. cristatus Wils. *ex* Mitt. - 32.

F. grandifrons Brid. - 41, 45, 53.

F. rivularis (Spruce) B., S. & G. - 1, 8, 32, 38.

F. taxifolius Hedw. - 1, 9, 11, 15, 16, 19, 22, 32, 36, 37, 39, 44.

* *F. viridulus* (Sw.) Wahlenb. - 1, 3, 8, 9, 11, 12, 15, 19, 20, 21, 25, 32, 36, 39.

Fontinalis antipyretica Hedw. - 6, 8, 9, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 29, 32, 33, 34, 36, 38, 43, 44, 57.

F. squamosa Hedw. - 20, 22, 32, 33, 34, 36, 37.

Funaria hygrometrica Hedw. - 50.

Heterocladium heteropterum B., S. & G. - 44.

Hookeria lucens (Hedw.) Sm. - 15, 20, 32.

Hygrohypnum duriusculum (De Not.) Jameson - 19, 20, 21, 22, 25, 29, 36.

Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn. - 1, 3, 4, 6, 7, 14, 18, 22, 28, 30, 32, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 50, 52, 58.

Mnium spinulosum B., S. & G. - 20.

M. stellare Hedw. - 20.

Orthotrichum affine Brid. - Sobre cuarzarenitas, un sutrato poco frecuente para la especie. 50.

O. anomalum Hedw. - 6.

O. cupulatum Brid. - 6, 7, 14, 17, 18, 35, 40, 56, 58.

* *O. rivulare* Turn. - Sobre cantos rodados dentro del río, en zonas de gran caudal, sumergido estacionalmente. **Es nuevo para el Sistema Ibérico.** Distribución en España (Fig. 5 C): Asturias, León, Orense, Salamanca, Segovia. 35, 58, 59.

O. rupestre Schleich. *ex* Schwaegr. - 19, 20, 58.

Philonotis calcarea (B.& S.) Schimp. - 1, 3, 10, 11, 18, 31, 40, 48, 55.

P. fontana (Hedw.) Brid. - 19.

P. seriata Mitt. - 19, 21, 29, 36.

Plagiomnium affine (Bland.) T. Kop. - 2, 7, 18, 20, 35, 38, 39, 50.

P. undulatum (Hedw.) T. Kop. - 1, 4, 8, 9, 12, 28, 34, 43, 45, 53, 59.

Plagiothecium nemorale (Mitt.) Jaeg. - 8, 13, 44.

Pohlia proligera (Kindb. *ex* Breidl.) Lindb. *ex* H.Arn. - 18.

Polytrichum commune Hedw. - 11, 19, 20, 21.

Racomitrium aciculare (Hedw.) Brid. - Siempre sobre rocas ácidas. 8, 11, 15, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 36, 37, 38, 43, 44, 46, 57.

Rhizomnium punctatum (Hedw.) T. Kop. - 1, 9, 10, 11, 13, 15, 18, 19, 20, 21, 22, 32, 36, 39, 43, 59.

Rhynchostegiella teesdalei (B., S. & G.) Limpr. - 1, 3, 12, 38, 39.

Rhynchostegium riparioides (Hedw.) Card. - 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 45, 47, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60.

* ***Rhytidiadelphus squarrosus*** (Hedw.) Warnst. - 21, 25.

* ***Schistidium agassizii*** Sull. & Lesq. - Cuarzarenitas y areniscas rezumantes, sumergido estacionalmente, a 1200 m de altitud, en aguas blandas neutras. Bremer (1980) recoge una cita de esta especie en la sierra de Guadarrama basándose en material de Willkomm, y Casas (*Bryotheca Hispanica* no. 1067) la cita en Lérida. Nuestra recolección constituye por tanto la tercera en España, y **es novedad para el Sistema Ibérico** (Fig. 5 D). Esta especie es frecuente en Escandinavia, y se encuentra también en los Alpes, Groenlandia y Norteamérica (Bremer 1980). 11.

S. apocarpum (Hedw.) B. & S. - 1, 7, 8, 11, 18, 19, 39, 43, 50, 58, 59.

S. rivulare (Brid.) Podp. - 14, 19, 20, 21, 22, 25, 29, 30, 36, 37, 57, 58, 59.

Sphagnum flexuosum Dozy & Molk. (= *S. recurvum* P. Beauv. var. *amblyphyllum* (Russ.) Warnst.) - 19.

S. palustre L. - 11, 15, 21.

S. subnitens Russ. & Warnst. - 11.

Thamnobryum alopecurum (Hedw.) Nieuwl. - 1, 8, 11, 12, 13, 15, 20, 21, 24, 28, 29, 32, 33, 34, 36, 42, 44, 45, 52, 59.

ANALISIS DE LA RIQUEZA ESPECIFICA DE LAS LOCALIDADES

La riqueza en hepáticas es comparativamente mayor en localidades del curso alto, con sustrato ácido, y en arroyos de escaso caudal (Fig. 6). Las hidrófilas típicas desaparecen completamente del curso principal por efecto del abundante caudal, y quedan únicamente higrófilas talosas más bien terrícolas (*Lunularia cruciata*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia endiviifolia*). Incluso estas especies son eliminadas del curso bajo, a causa del severo estiaje. Los musgos siguen un patrón de riqueza bastante similar a las hepáticas. Los sustratos ácidos del curso alto, especialmente los situados en el piso oromediterráneo, son los más ricos floristicamente. Las especies hidrófilas son escasas en el curso principal del río, y desaparecen en el curso bajo. En los arroyos del curso medio la riqueza se mantiene gracias principalmente a especies terrícolas higrófilas o emergentes (*Bryum* spp., *Didymodon* spp., *Cratoneuron filicinum*...), que colonizan los sustratos calizos rezumantes y los protosuelos formados sobre cantos rodados.

En el total de especies (Fig. 6) se observa una evolución del mismo tipo que las anteriores. Por un lado se establece un marcado gradiente altitudinal, de manera que hay mayor riqueza en altitudes más elevadas, aspecto ya apuntado por Gil & Guerra (1985) en comunidades acuáticas y por Lee & La Roi (1979) en otras comunidades. En esas condiciones de baja temperatura y gran torrencialidad los briófitos compiten con éxito frente a otras plantas acuáticas (Martínez-Abaigar & Sánchez-Díaz 1988). Un segundo factor es el tipo de sustrato, que en el río Iregua está solapado con la altitud: el curso alto es casi exclusivamente ácido. En este sustrato se da una mayor riqueza, sobre todo en

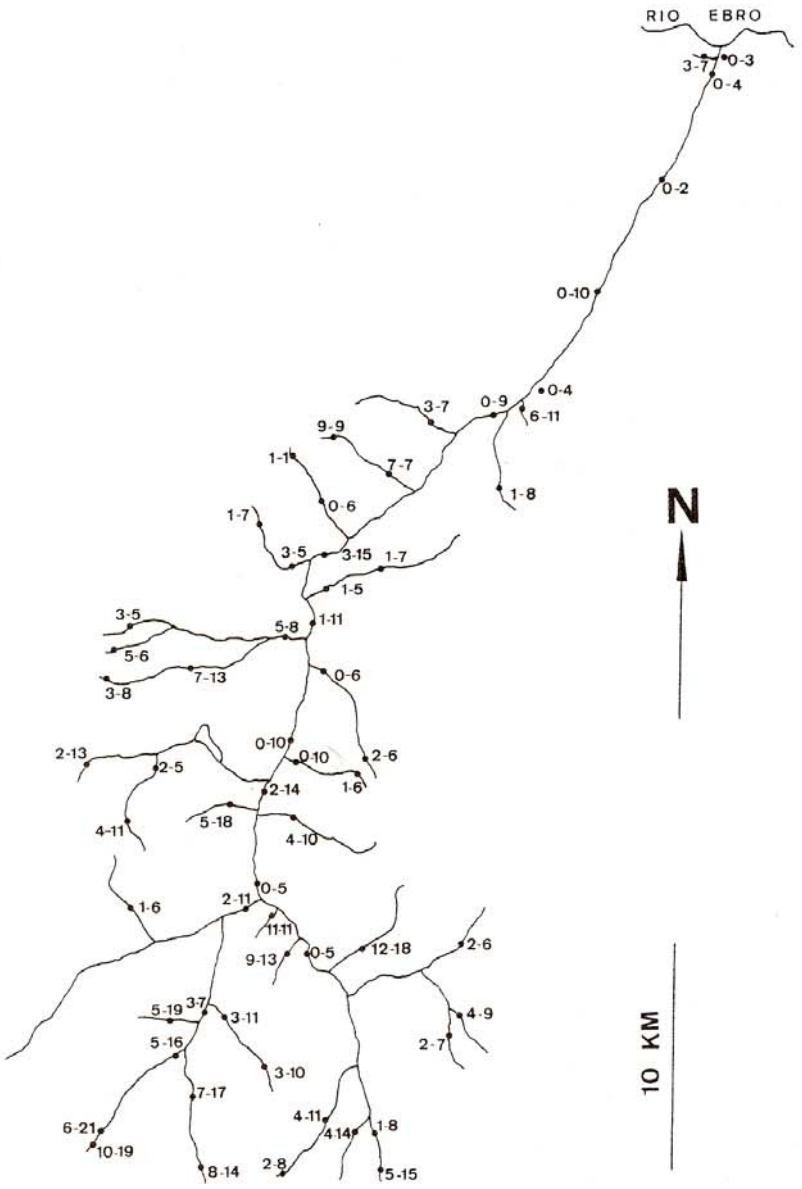

Fig. 6.- Riqueza específica de las localidades muestreadas. En cada localidad el primer número indica las Hepáticas y el segundo los Musgos.

especies hidrófilas típicas, por la mejor disponibilidad de CO_2 libre y la preferencia por medios poco mineralizados. Un tercer factor clave es el caudal, ya que la brioflora es más variada en arroyos de flujo medio o escaso que en el curso principal del río. Varias son las razones que justifican este hecho. Por un lado, el deterioro mecánico que ocasionan el agua y los materiales en suspensión. Por otra parte, el arrastre de las diásporas por la corriente, que evita su anclaje salvo en espacios (fisuras, protosuelos) o tiempos (estiaje) determinados;

el sustrato dominante, cantos rodados lisos, también dificulta dicho anclaje. Otra razón básica del descenso de riqueza en el curso principal es el acusado estiaje, especialmente en el curso bajo. A pesar de la evidente influencia de los factores altitud, sustrato y caudal, el carácter marcadamente higrófilo de gran parte de las especies recolectadas puede modificar el patrón de variación descrito, y elevar considerablemente la riqueza en localidades calizas de altitudes medias. Esta riqueza viene causada por especies terrisaxícolas mesohigrófilas, no por hidrófilas.

Por último, la contaminación no influye decisivamente en la distribución de la riqueza florística, salvo en puntos concretos de vertidos orgánicos; en estos lugares, la anoxia prolongada elimina a toda planta sumergida. La influencia de la contaminación orgánica sobre la vegetación hidrófila se intensifica durante el verano, ya que disminuyen los caudales y por tanto la capacidad de autodepuración.

AGRUPAMIENTO DE LAS LOCALIDADES MEDIANTE EL INDICE DE AFINIDAD DE JACCARD

El índice de afinidad de Jaccard está basado en la presencia-ausencia de especies en los distintos inventarios o localidades. Tiene en cuenta las especies comunes a cada par de localidades y las totales de cada una de ellas, y se calcula mediante la siguiente expresión:

$$J = C / (A + B - C)$$

donde A = número total de especies de la localidad o inventario A; B = ídem de B; C = número de especies comunes a A y B.

Hemos agrupado las localidades mediante el método de relaciones simples (Legendre & Legendre 1984), y hemos representado los resultados en forma de dendrograma (Fig. 7). Hemos reconocido tres grupos principales: el primero reúne las localidades sobre sustrato ácido de la cuenca alta del río, con aguas de pH 6.5-7.3 y conductividad baja (hasta 50 μS cm). Se corresponde con las estaciones 11, 15, 32, 9, 24, 33, 34, 28, 13, 37, 43, 38, 26, 19, 25, 21, 20, 36, 22, 57, 29, 30 y 14. Algunas de las especies diferenciales más importantes con respecto a los otros grupos son *Scapania undulata*, *Racomitrium aciculare*, *Fontinalis* spp. y *Schistidium rivulare*. Hacia la parte derecha del dendrograma se agrupan las localidades con sustrato de influencia caliza y aguas mineralizadas de pH mayor que 7,5 (18, 3, 39, 1, 8, 12, 6, 45, 53, 4, 49, 16, 41, 52, 42, 55, 10, 31, 48, 47, 60, 51), en las cuales se encuentran generalmente *Cratoneuron commutatum* var. *commutatum*, *C. filicinum*, *Pellia endiviifolia* y *Eurhynchium hians*. Un tercer grupo estaría constituido por localidades del curso principal en la parte media del río, con caudales elevados (mayores que 1,0 m^3/s en primavera) y pH 7.6 a 8.5. Forman parte de él las estaciones 50, 2, 59, 58, 7, 35 y 56, aunque aparecen incrustadas también 17 y 40, ambas calizas de escaso caudal. Como especies características destacamos *Bryum* spp., *Didymodon* spp., *Orthotrichum rivulare* y *O. cupulatum*.

Existen interconexiones entre los tres principales grupos descritos anteriormente, mediante afinidades rara vez superiores a 0,40. Algunas especies eurioicas ampliamente distribuidas son las responsables de este hecho: *Rhynchostegium riparioides*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Brachythecium rivulare* (con la salvedad precisada en el catálogo), *Marchantia polymorpha*, *Hygrohypnum luridum*, *Chiloscyphus polyanthos*, etc. Las localidades caudalosas son más afines al grupo calizo que al ácido, pues muestran valores parecidos de

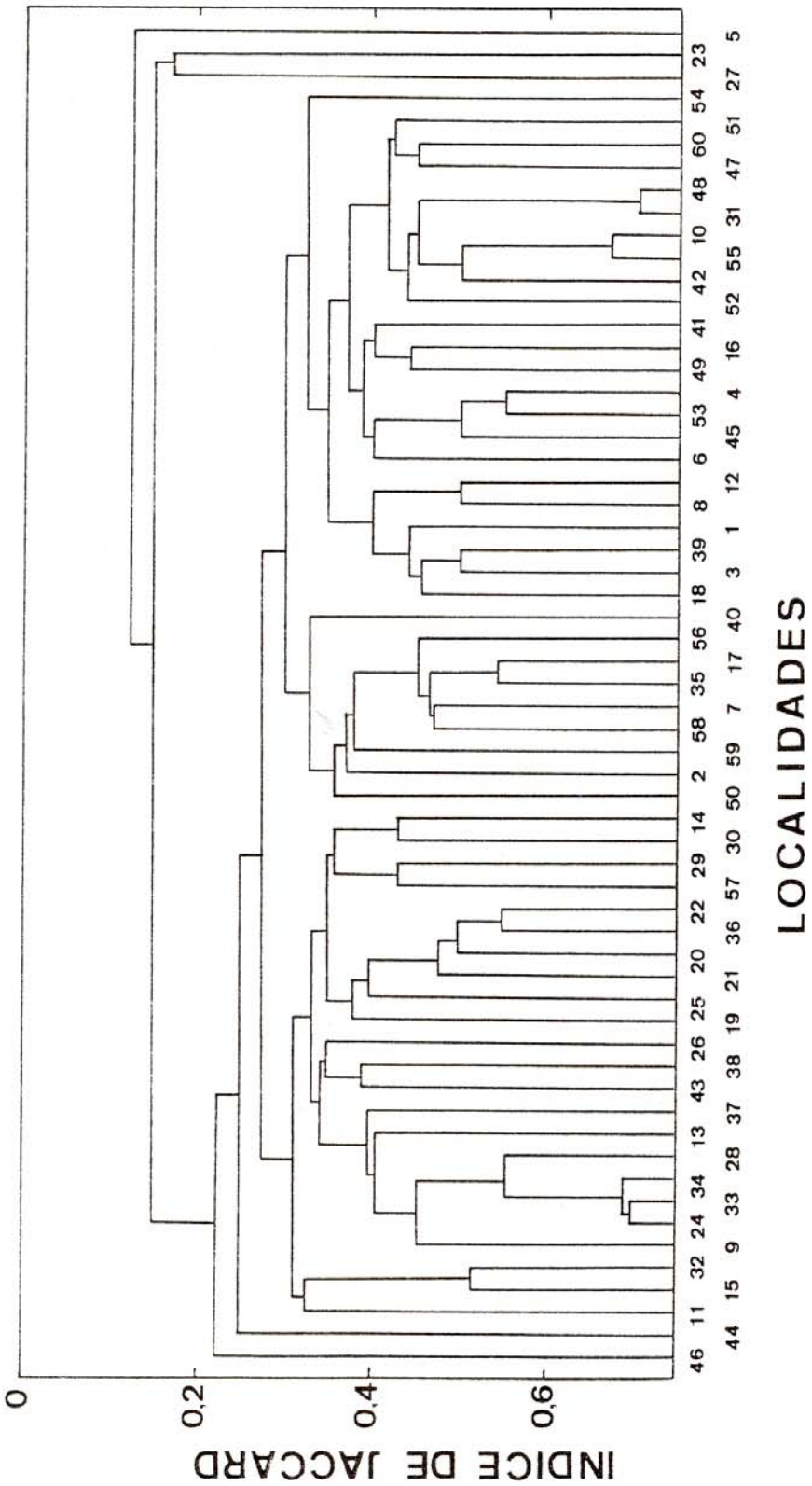

Fig. 7.- Dendrograma de las afinidades entre las localidades, según el índice de Jaccard.

pH y conductividad; *Cratoneuron filicinum* y *Cinclidotus fontinaloides* pueden servir de enlace entre ambos grupos.

El carácter cualitativo del índice de Jaccard representa una fuerte limitación para establecer el significado de los agrupamientos que define (Margalef 1983), pues no aprecia la cobertura de las especies, su vitalidad, etc., dentro de cada localidad. Es preciso, además, realizar un muestreo minucioso y homogéneo en todas las estaciones para evitar errores añadidos. Sin embargo, su utilización resulta muy cómoda, y el agrupamiento descrito coincide en general con el obtenido mediante un análisis de componentes principales de las variables físico-químicas de los arroyos (Martínez-Abaigar 1989).

TIPOS DE REPRODUCCION OBSERVADOS

De los 123 táxones del catálogo, 31 se recolectaron en alguna ocasión con esporófitos maduros, y 20 más presentaban otros signos de reproducción sexual (gametangios, hojas perigoniales o periqueciales, periantos). El 60% de estas 51 especies eran monoicas, y el 40% dioicas (Tabla 1). Sólo una hepática fue recolectada con esporófito desarrollado, quizá porque la "fructificación" en las hepáticas es más fugaz que en los musgos (Casares Gil 1919). De todas formas, es necesaria una investigación más profunda para dilucidar si los briófitos acuáticos desarrollan esporófitos con la misma frecuencia que los terrestres (Glime & Vitt 1984). Es preciso señalar que nuestras recolecciones eran más intensas en verano, lo cual ha favorecido el hallazgo de muestras con signos de reproducción sexual. De hecho, la producción de gametangios en los briófitos se estimula por los días largos y las temperaturas elevadas (Benson-Evans 1964).

Una parte de los musgos hidrófilos típicos poseen esporófitos adaptados a la vida terrestre, con pedicelos largos y peristomas funcionales; el desarrollo esporofítico se produce cuando tiene lugar la emersión, en el estiaje, y posteriormente los esporófitos son seccionados y arrastrados por la crecida de otoño. Este es el caso de *Hygrohypnum* spp., *Amblystegium riparium*, *Rhynchostegium riparioides* y *Racomitrium aciculare*. En otro grupo de especies hidrófilas, ambas generaciones poseen ciertos caracteres morfológicos que se interpretan como adaptaciones a la vida acuática. El esporófito presenta pedicelo muy corto, peristoma reducido, cápsula ovada u oblonga, etc., y el gametófito filidios biestratificados con márgenes recurvados o engrosados (*Cinclidotus fontinaloides*, *Schistidium rivulare*, *Orthotrichum rivulare*). En este caso el desarrollo esporofítico no coincide estrictamente con el periodo de bajo nivel de agua, sino que entonces maduran los gametangios y tiene lugar la fecundación (Glime 1984, Glime & Vitt 1984).

La reproducción asexual es muy frecuente y variada entre los briófitos (Schofield 1981). Hemos observado diversos tipos especializados de reproducción asexual en 19 especies del catálogo, principalmente higrófilas terrícolas (Tabla 2). Eran dioicas 17 de las 19, y en estos casos la reproducción vegetativa puede ser decisiva para el mantenimiento de la especie (During & Van Tooren 1987). Seguramente muchas más especies, entre ellas las hidrófilas, presentan métodos menos especializados, como por ejemplo la fragmentación.

El equilibrio entre las reproducciones sexual y asexual parece estar controlado por el fotoperiodo y la temperatura, y en el caso de los briófitos acuáticos también por la cantidad y variación del caudal (Proctor 1981, Glime 1984). De todas formas, una vez producidas las diásporas sexuales o asexuales,

ESPECIE	MONOICA-DIOICA	SIGNOS
Aneura pinguis	D	G
Cephalozia bicuspidata	M	P
Chiloscyphus polyanthos	M	G
Jungermannia gracillima	D	G
J. hyalina	D	G
J. leiantha	M	P
J. pumila	M	P
Marchantia polymorpha	D	G
Metzgeria conjugata	M	G
Pedinophyllum interruptum	M	G-P
Pellia endiviifolia	D	G
Plagiochila porelloides	D	P
Riccardia chamaedryfolia	M	G
R. multifida	M	G
Scapania compacta	M	E
S. nemorea	D	P
S. undulata	D	P
Amblystegium riparium	M	E
A. serpens	M	E
Bartramia hallerana	M	E
B. ithyphylla	M	E
Brachythecium velutinum	M	E
Bryum gemmiparum	D	G
B. intermedium	M	E
B. klinggraeffii	D	G
B. pseudotriquetrum	D	E
Cinclidotus fontinaloides	D	E
Cratoneuron commutatum	D	E
C. filicinum	D	E
Didymodon tophaceus	D	E
D. vinealis	D	E
Drepanocladus uncinatus	M	E
Eurhynchium pulchellum	D	E
E. speciosum	M	E
Fissidens rivularis	M	G
F. viridulus	M	E
Fontinalis antipyretica	D	G
Funaria hygrometrica	M	E
Hygrohypnum duriusculum	D	E
H. luridum	M	E
Orthotrichum affine	M	E
O. anomalum	M	E
O. cupulatum	M	E
O. rivulare	M	E
O. rupestre	M	E
Racomitrium aciculare	D	E
Rhynchostegiella teesdalei	M	E
Rhynchostegium riparioides	M	E
Schistidium agassizii	M	E
S. apocarpum	M	E
S. rivulare	M	E

Tabl. 1.- Signos de reproducción sexual observados en las especies recolectadas. G = Gametangios u hojas perigoniales o periqueciales. P = Periantos. E = Esporófito. M = Monoica. D = Dioica.

ESPECIE	R.A.	R.S.	M-D
Cephalozia bicuspidata	P	+	M
Diplophyllum albicans	P	-	D
Scapania aspera	P	-	D
S. undulata	P	+	D
Lunularia cruciata	Pc	-	D
Marchantia polymorpha	Pc	+	D
Pellia endiviifolia	T	+	D
Bryum argenteum	B	-	D
B. bicolor	B	-	D
B. gemmiparum	B	+	D
B. barnesii	B,Y	-	D
Pohlia proligera	B,Y	-	D
Bryum capillare	Y	-	D
B. intermedium	Y	+	M
B. klinggraeffii	Y	+	D
Bryum flaccidum	Yf	-	D
Dichodontium pellucidum	Pt	-	D
Didymodon rigidulus	Ya	-	D
Fissidens grandifrons	H	-	D

Tabl. 2.- Tipos especializados de reproducción asexual (R.A.) observados en las especies recolectadas. Se señala también si la especie es monoica (M) o dioica (D), así como la presencia de signos de reproducción sexual (R.S.). B = Bulbillos axilares. H = "Ramitas" sobre los caulidios ("Hijos"). P = Propágulos. Pc = Propágulos en conceptáculos. Pt = Propágulos en el caulidio. T = Talos dicotómicos. Y = Yemas rizoidales. Ya = Yemas en rizoides axilares. Yf = Yemas filamentosas.

entran habitualmente en la deriva del agua, y sólo difícilmente logran su establecimiento (Glime *et al.* 1979).

ANALISIS DE LA FRECUENCIA DE LAS ESPECIES

Al representar la frecuencia de las especies frente al número de especies que poseen cada frecuencia observada, se obtiene una curva de tipo hiperbólico (Fig. 8). Es decir, unas pocas especies se han encontrado en un alto número de localidades, mientras que muchas especies sólo han aparecido en una o dos. Esta distribución, repetidamente descrita en la ordenación de individuos en especies, y que también puede aplicarse a diversos aspectos del entorno social, representa el conjunto de relaciones interespecíficas dentro de un ecosistema (Margalef 1982). Un sistema complejo precisa una cierta cantidad de diversidad, que se autorregula internamente.

Este tipo de distribución puede asimismo relacionarse con la sintaxonomía de los briófitos acuáticos. Si situamos sobre la gráfica (Fig. 8) las especies características de las principales categorías sintaxonómicas de la vegetación briofítica hidrófila o higrófila, se observa que las características de categorías de rango elevado son más frecuentes que las de asociación. Así, *Rhynchostegium riparioides*, característica de Clase, tiene la máxima frecuencia por su carácter eurioico. Especies como *Scapania undulata*, *Racomitrium*

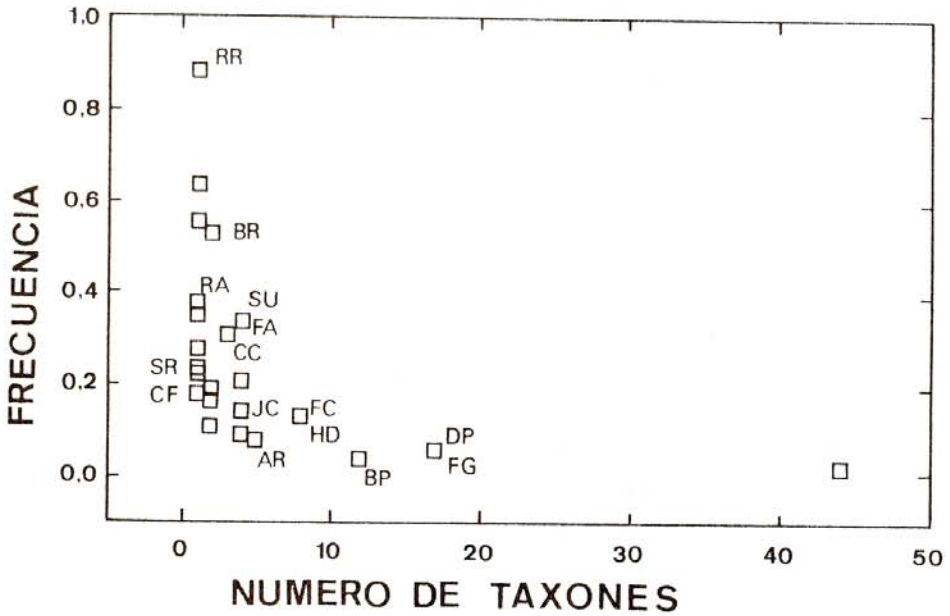

Fig. 8.- Distribución de frecuencias de las especies recolectadas. AR = *Amblystegium riparium*. BP = *Brachythecium plumosum*. BR = *Brachythecium rivulare*. CF = *Cinclidotus fontinaloides*. CC = *Cratoneuron commutatum*. DP = *Dichodontium pellucidum*. FC = *Fissidens crassipes*. FG = *Fissidens grandifrons*. FA = *Fontinalis antipyretica*. HD = *Hygrohypnum duriusculum*. JC = *Jungermannia cordifolia*. RA = *Racomitrium aciculare*. RR = *Rhynchostegium riparioides*. SU = *Scapania undulata*. SR = *Schistidium rivulare*.

aciculare, *Brachythecium rivulare*, *Fontinalis antipyretica* y *Cratoneuron commutatum*, que dan nombre a Alianzas, también tienen frecuencias altas. Algunas características de Orden (*Brachythecium plumosum*, *Amblystegium riparium* y quizá *Hygrohypnum duriusculum* según Gil & Guerra 1985), son sin embargo más raras. Por fin, las características de asociaciones son asimismo poco frecuentes, ya que reflejan condiciones ecológicas más estrictas y definen ambientes más puntuales. Algunas de estas especies son *Schistidium rivulare*, *Fissidens grandifrons*, *Dichodontium pellucidum*, *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*, etc.

Ciertas especies higrófilas calcícolas preferentes, pero presentes ocasionalmente sobre sustratos silíceos, alcanzan frecuencias altas (*Cratoneuron filicinum*, *Pellia endiviifolia*), así como otras indiferentes (*Thamnobryum alopecurum*, *Hygrohypnum luridum*) o higrohidrófilas (*Bryum pseudotriquetrum*, *Chiloscyphus polyanthos*). Las recolecciones efectuadas en protosuelos y taludes húmedos o rezumantes, pero no estrictamente acuáticos, justifican estas elevadas frecuencias.

ASPECTOS EVOLUTIVOS

El catálogo brioflorístico puede utilizarse para realizar un acercamiento al modo de ocupación de los nichos ecológicos en el proceso evolutivo de los briófitos. Si representamos según el método de Willis (ver García-Valdecasas 1987) el número de géneros con una especie, con dos, con tres, etc., de un determinado grupo biológico en una cierta área geográfica, se obtiene una curva de tipo hiperbólico (Fig. 9). Los 123 táxones de nuestro catálogo están incluidos en 62 géneros de 38 familias. Mientras que de casi 40 géneros hemos recolectado tan sólo una especie, son pocos los que muestran una diversificación considerable: *Bryum*, *Jungermannia*, *Fissidens*, *Scapania*, *Cratoneuron*, etc. La mayor parte de las especies recolectadas de estos géneros son higrófilas. A partir de estos datos, y a pesar de la interferencia de las especies higrófilas, parece evidente que los briófitos han colonizado el hábitat acuático en varias líneas independientes a partir de antepasados terrestres (Vitt & Glime 1984).

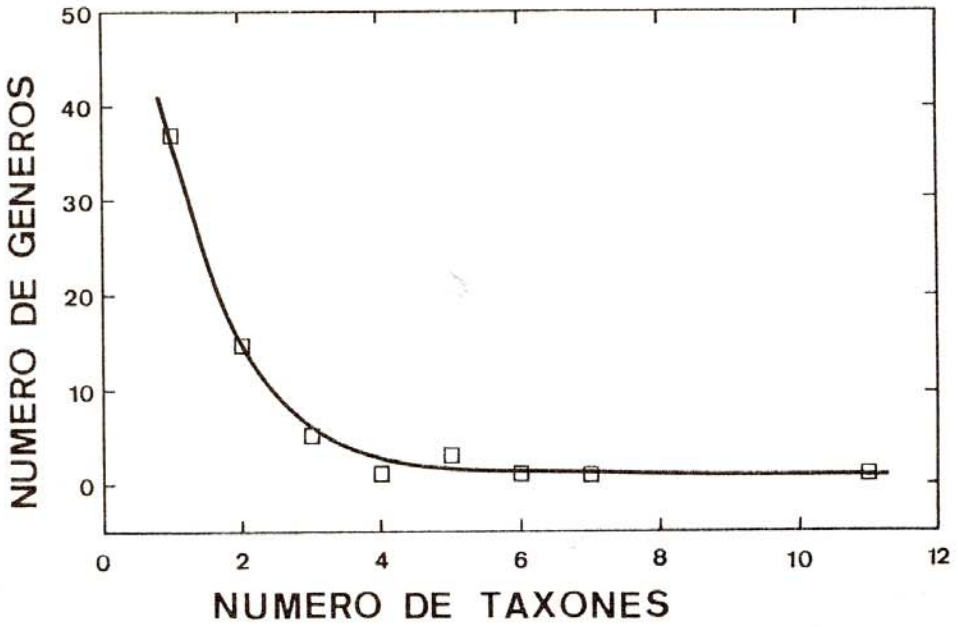

Fig. 9.- Número de géneros con 1, 2, 3, etc., especies o categorías taxonómicas infraespecíficas.

AGRADECIMIENTOS - A los Prof. H. Bischler, B. Bremer, V. Canalís, C. Casas, H. Crum, A. de Miguel, F. Demaret, J.A. Gil, J.P. Hébrard, I. Järvinen, R. Schumacker, A.J.E. Smith, J. Váňa, E. Walsemann y E. Watson, por la amable revisión de muestras y sus aportaciones ecológicas y corológicas. Asimismo al Instituto de Estudios Riojanos, del cual fue becario JMA.

BIBLIOGRAFIA

ALLORGE P., 1947 - Essai de Bryogéographie de la Péninsule Ibérique. Paris: Lechevalier. 114 p., 15 fig., 8 pl. phot., 2 cartes.

BENSON-EVANS K., 1964 - Physiology of the reproduction of bryophytes. *Bryologist* 67: 431-445.

BREMER B., 1980 - A taxonomic revision of *Schistidium* (Grimmiaceae, Bryophyta) 1. *Lindbergia* 6: 1-16.

CASARES GIL A., 1919 - Flora Ibérica. Briófitas (1a. Parte). Hepáticas. Madrid: Mus. Nac. Ci. Nat. 775 p., 399 fig.

CASAS SICART C., 1981 - The Mosses of Spain. An annotated check-list. *Treb. Inst. Bot. Barcelona* 7: 1-57.

CORLEY M.F.V., CRUNDWELL A.C., DÜLL R., HILL M.O. & SMITH A.J.E., 1982 - Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.* "1981" 1982, 11: 609-689.

DÜLL R., 1983 - Distribution of the European and Macaronesian Liverworts (Hepaticophytina). *Bryol. Beitr.* 2: 1-115.

DÜLL R., 1984 - Distribution of the European and Macaronesian Mosses (Bryophytina). Part I. *Bryol. Beitr.* 4: 1-113.

DURING H.J. & VAN TOOREN B.F., 1987 - Recent developments in bryophyte population ecology. *Trends Ecol. Evol.* 2: 89-93.

FERNANDEZ GONZALEZ F., LOIDI J. & MOLINA A., 1986 - Contribución al estudio de los matorrales Aragoneses: los salviares Riojano-Estelleses. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42: 451-459.

FUERTES E. & MENDIOLA M.A., 1984 - Hepáticas de La Rioja. *Anales Biol. Univ. Murcia (Secc. Esp.)* 2: 283-288.

GARCIA-VALDECASAS A., 1987 - Nota sobre la diversidad taxonómica de la Flora Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44: 176-177.

GIL J.A. & GUERRA J., 1985 - Estudio briosociológico de las Sierras de la Demanda y Urbión (España). *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 6: 219-258.

GLIME J.M., NISSILA P.C., TRYNOSKI S.E. & FORNWALL M.D., 1979 - A model for attachment of aquatic bryophytes. *J. Bryol.* 10: 313-320.

GLIME J.M., 1984 - Physio-ecological factors relating to reproduction and phenology in *Fontinalis dalecarlica*. *Bryologist* 87: 17-23.

GLIME J.M., & VITT D.H., 1984 - The physiological adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia* 10: 41-52.

GROLLE R., 1983 - Hepatics of Europe including the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.* 12: 403-459.

JÄRVINEN I., 1983 - Taxonomy and distribution of the European taxa of the genus *Chiloscyphus* (Hepaticae, Geocalycaceae). *Ann. Bot. Fenn.* 20: 87-99.

LEE T.D. & LA ROI G.H., 1979 - Bryophyte and understory vascular plant beta-diversity in relation to moisture and elevation gradients. *Vegetatio* 40: 29-38.

LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1984 - Ecologie numérique, Tome 2. La structure des données écologiques. Paris: Masson. 302 p.

MARGALEF R., 1982 - Ecología. Barcelona: Omega. 951 p., 530 fig., 173 tabl.

MARGALEF R., 1983 - Limnología. Barcelona: Omega. 1010 p., 442 fig., 154 tabl.

MARTINEZ-ABAIGAR J., 1987 - Aproximación al catálogo de Musgos de La Rioja. *Actas IV Simp. Nac. Bot. Criptog.*: 527-536.

MARTINEZ-ABAIGAR J. & SANCHEZ-DIAZ M., 1988 - Ecofisiología de Briófitos Acuáticos. *En:* Inst. Est. Altoaragoneses e Inst. Pirenaico Ecol. (eds.), Volumen Homenaje a Pedro Montserrat. Jaca y Huesca. Pp. 955-963.

MARTINEZ-ABAIGAR J., 1989 - Briófitos acuáticos del río Iregua (La Rioja). Estudio florístico, ecológico y ecofisiológico. Respuestas a la contaminación orgánica. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra. 458 p., 35 tabl., 95 fig.

PROCTOR M.C.F., 1981 - Physiological ecology of Bryophytes. *Advances Bryol.* 1: 79-166.

RIVAS-MARTINEZ S., 1987 - Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. Madrid: Ministerio Agricultura, Pesca y Alimentación, Icona. 268 p.

SCHOFIELD W.B., 1981 - Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. *Bryologist* 84: 149-165.

SMITH A.J.E., 1978 - The Moss Flora of Britain and Ireland. Cambridge: Cambridge University Press. 706 p., 333 fig.

VITT D.H. & GLIME J.M., 1984 - The structural adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia* 10: 95-110.

WILCZEK R. & DEMARET F., 1976 - Les espèces belges du "complexe *Bryum bicolor*" (Musci). *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 46: 511-541.