

Revisión de la sintaxonomía de los hayedos del occidente de la Cordillera Cantábrica (Noroeste Ibérico) mediante análisis multivariante

Manuel Antonio Rodríguez Gutián (*), Javier Amigo Vázquez (), Carlos Real (***)** & **Rosa Romero Franco (*)**

Resumen: Rodríguez Gutián, M.A., Amigo Vázquez, J., Real, C. & Romero Franco, R. *Revisión de la sintaxonomía de los hayedos del occidente de la Cordillera Cantábrica (NO Ibérico) mediante análisis multivariante.* Lazaroa 30: 191-218 (2009).

Se realiza una revisión de la sintaxonomía de los hayedos existentes en el extremo occidental de la Cordillera Cantábrica (NW Ibérico) basada en la ordenación obtenida al aplicar un análisis NMDS a un conjunto de 47 inventarios florísticos. Los principales factores ambientales que explican la ordenación obtenida son el pH del horizonte edáfico superficial y la altitud. La interpretación fitosociológica de las tendencias ecológicas observadas sustentan la existencia de dos tipos de hayedos en el área de estudio: acidófilos, incluibles en la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*, y neutro-basófilos asentados sobre suelos derivados de rocas carbonatadas pertenecientes a una nueva asociación: *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*. Sobre esta última comunidad se realizan consideraciones acerca de sus similitudes y diferencias florísticas y sucesionales con otros hayedos neutro-basófilos cantábricos así como su ubicación en el esquema sintaxonómico vigente.

Palabras clave: *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*, *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*, *Epipactido helleborines-Fagenion*, *Fagellalia sylvaticae*, análisis NMDS, NO España.

Abstract: Rodríguez Gutián, M.A., Amigo Vázquez, J., Real, C. & Romero Franco, R. *Review of the syntaxonomy of the beech forests of the western Cantabrian mountains (NW Spain) by multivariate methods.* Lazaroa 30: 191-218 (2009).

This paper deals with a revision of the phytosociological status of the beech forests of the western part of the Cantabrian Range (NW Iberian Peninsula) using multivariate methods. For this purpose we apply a NMDS analysis to a dataset containing floristic data derived from 47 inventory plots. The ordination obtained shows that floristic composition is mainly related to pH in water of the A horizon and altitude. These results enable us to organize the following two associations of beech forests in the study area: acidophilous beech forests growing on strongly acidic siliceous soils (ass. *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*) and neutro-basophilous beech forests growing on low acidic to neutral limestone soils included in the new association *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*. In each case, floristic variability, sucesional aspects and syntaxonomical status are discussed.

Key words: *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*, *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*, *Epipactido helleborines-Fagenion*, *Fagellalia sylvaticae*, NMDS analysis, NW Spain.

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

En las montañas del extremo occidental de la Cordillera Cantábrica (sierras de Ancares y O Courel y montañas de O Cebreiro, Lugo-León) se encuentran los

hayedos más occidentales, junto con los presentes en la cabecera del río Eo (Lugo), del continente europeo. Desde hace casi medio siglo, estos bosques han sido objeto de trabajos específicos centrados en su caracterización florística a través del empleo de metodologías

* Departamento de Producción Vexetal. Escola Politécnica Superior. Universidade de Santiago de Compostela. Campus Universitario s/n. E-27002 Lugo.. E-mail: manuelantonio.rodriguez@usc.es.

** Departamento de Botánica. Facultade de Farmacia. Universidade de Santiago de Compostela. E-15785 Santiago de Compostela.

*** Departamento de Bioloxía Celular e Ecoloxía. Escola Politécnica Superior. Universidade de Santiago de Compostela. Campus Universitario s/n. E-27002 Lugo.

fitosociológicas que han desembocado en propuestas interpretativas no siempre coincidentes. Así, BELLOT (1968), que consideraba que la totalidad de los hayedos presentes en estas montañas se situaban “siempre en asomos calizos” propuso su desglose en dos categorías a partir de un pequeño conjunto de seis inventarios florísticos en los que el haya muestra una cobertura muy variable (desde el índice + hasta 4): unos pertenecientes a la asociación acidófila *Blechno-Fagetum ibericum* Tx. 1958 (alianza *Luzulo-Fagion*) y otros, de carácter meso-eutrofo, incluibles en la asociación *Melico-Fagetum cantabricum* Rivas-Mart. 1964 (subalianza *Eu-Fagion* Tx. et Diemont 1936 em. Tx 1954, alianza *Asperulo-Fagion* Knapp. 1942).

Años más tarde, LOSA (1978) realizó un nuevo estudio en diversas localidades de la comarca de O Cebreiro (Fonteformosa, Liñares, Lagúa de Tablas, Fontevedra y A Pintinidoira) en las que recopiló 50 inventarios. Nuevamente, la información utilizada fué poco homogénea, ya que en más de la mitad de estos inventarios *Fagus sylvatica* no llegaba a superar el 50% de cobertura e, incluso, estaba ausente en uno de ellos. Del análisis de estos datos, el citado autor concluye que existe una causa edáfica que influye en la composición florística de estos bosques, pues unos se desarrollan sobre sustratos calizos y otros, a diferencia de lo postulado por BELLOT (op. cit.), lo hacen sobre roquedos ácidos de tipo metamórfico. Paradójicamente, desde el punto de vista fitosociológico, llega a proponer la existencia de cinco asociaciones vegetales diferentes: cuatro de hayedos (*Luzulo niveae-Fagetum* (Susplugas) Br.-Bl. 1952, *Melico-Fagetum cantabricum* Rivas-Mart. 1964, *Galio rotundifoliae-Fagetum* Rivas-Mart. 1962 y *Saxifrago spathularis-Fagetum* (Tx. 1958) Rivas-Mart. 1974) y, además, una asociación de roble-dal (*Blechno-Quercetum roboris* Tx. & Oberd. 1958).

Posteriormente, IZCO & al. (1986) vuelven a tratar este tema haciendo mención, a partir de la ubicación de los bosques por ellos estudiados sobre la cartografía de suelos publicada por GUITIÁN OJEA & al. (1982), de la diversidad de situaciones lito-edáficas en las que crecen los hayedos del área comentada. Los inventarios compilados en este caso son mucho más homogéneos que los precedentes en cuanto a la cobertura alcanzada por el haya en el dosel que, como corresponde a un hayedo, es claramente la especie arbórea dominante. El resultado de su análisis lleva a los autores comentados a rechazar la inclusión de estos bosques en la asociación basófila orocantábrica *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae* (= *Melico-Fagetum cantabricum*), basándose

en la ausencia en sus inventarios de especies características de esta comunidad, tales como *Carex sylvatica*, *Saxifraga hirsuta*, *Corydalis bulbosa* (= *Corydalis cava*) o *Scilla lilio-hyacinthus*. Como alternativa, y a pesar de reconocer que presentan combinaciones florísticas dispares que atribuyen a factores edáficos, proponen su reunión en una única comunidad nueva para la ciencia, descrita bajo el nombre de *Luzulo henriquesii-Fagetum sylvaticae* subas. *mercurialetosum perennis*. Esta misma solución fue seguida por SILVA-PANDO (1990) al interpretar sus inventarios de hayedos procedentes de la vertiente gallega de la Sierra de Ancares, siempre sobre sustratos silíceos.

En 1991, con motivo de la publicación de una revisión sintaxonómica de los hayedos del SO europeo, RIVAS-MARTÍNEZ & al. propusieron la reinterpretación de los existentes en el extremo occidental de la Cordillera Cantábrica reuniéndolos en una nueva asociación, endémica de las montañas naviano-ancarenses, que denominaron *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*. Dichos autores establecen que estos hayedos se desarrollan en “suelos mesotrofós desarrollados sobre pizarras ricas o calizas prietas”, cuya “textura franca y riqueza en calcio” habrían “favorecido su supervivencia en un entorno dominado por suelos más pobres y arenosos”. Desde entonces, esta propuesta ha sido utilizada en los sucesivos estudios de vegetación y esquemas sintaxonómicos manejados en el ámbito noroccidental ibérico hasta la actualidad (SILVA-PANDO & al. 1992; GIMÉNEZ DE AZCÁRATE 1993a, 1993b; IZCO & al. 1999, RODRÍGUEZ GUITIÁN & al. 2000, RIVAS-MARTÍNEZ & al. 2001, DÍAZ GONZÁLEZ & VÁZQUEZ 2004, ROMERO RODRÍGUEZ & ROMERO CUENCA 2004).

Llama la atención en todo este proceso el hecho de que la mayor parte de estas propuestas han sido argumentadas aduciendo factores lito-edáficos como causa de las particularidades florísticas que en cada caso se han descrito llegando, en ocasiones, a precisar aspectos difíciles de establecer sin la aplicación de técnicas edafológicas específicas. De todos los casos comentados, solamente SILVA-PANDO (1990) y SILVA-PANDO & al. (1992) aportan información acerca de cuatro perfiles de suelos formados bajo los hayedos de estas montañas, pero sin llegar a realizar un estudio detallado de su influencia en la flora de estos bosques. Desde otros ámbitos científicos (edafología, ciencias forestales, ecología, etc.) se observa, igualmente, una falta de atención hacia el conocimiento de las características de los suelos bajo hayedos en su extremo noroccidental ibérico de distribución, pues poca información se puede

recabar a mayores de la contenida en los trabajos de GANDULLO GUTIÉRREZ & al. (1983, 2004), que en ningún caso alcanza a los bosques aquí comentados.

A raíz del inicio de nuestros estudios sobre la caracterización ecológica de los hayedos del extremo occidental de las montañas cantábricas hace ya casi diez años, hemos ido obteniendo información acerca de las condiciones edafológicas (tipología edáfica, características físico-químicas, estado nutricional, etc.) en las que crecen los hayedos de este ámbito geográfico. Nuestros resultados muestran que los bosques de *Fagus sylvatica* de este territorio crecen en una amplia variedad de suelos desarrollados tanto sobre afloramientos de materiales carbonatados (calizas, dolomías) o silíceos (cuarcitas, pizarras, esquistos, areniscas), como sobre sedimentos de génesis diversa (glaciares, periglaciares) en los que se entremezclan dichas litologías (RODRÍGUEZ GUITIÁN, & al., 2001; MERINO & al., 2007). Pareja a esta diversidad edafológica, hemos reconocido la existencia de variaciones florísticas análogas a las descritas recientemente en los bosques de haya existentes en la cabecera del Río Narcea y el Alto Sil (Asturias-

León) (RODRÍGUEZ GUITIÁN & AMIGO VÁZQUEZ, 2009a), lo que pone de manifiesto la importancia que una correcta diagnosis de la génesis y características físico-químicas de los suelos tiene sobre una adecuada interpretación de la identidad fitosociológica de las comunidades vegetales (Figura 1). Todo ello nos ha llevado a plantear una revisión de la diversidad fitocenótica de los hayedos del límite galaco-astur-leonés a través de la complementación de la información florística con datos ambientales lito-edáficos y topográficos.

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

El área de estudio comprende el conjunto montañoso que configura la última prolongación hacia el oeste de la Cordillera Cantábrica (sierras de Ancares y Courel y Montes do Cebreiro), integradas en los dos subsectores más occidentales (Ancarés y Caurelian) que forman parte del Sector Altonarceense-Ancarés según la tipología de unidades corológicas del NW ibérico establecida por RODRÍGUEZ GUITIÁN & RAMIL-REGO, 2008; Figura 2). Bioclimáticamente hablando, los hayedos aquí tratados se extienden principalmente por territorios supratemplados (900-1500 m) con un cierto grado de continentalidad (bioclima oceánico semihiperoceánico) y ombrotípos hiperhúmedos (RODRÍGUEZ GUITIÁN & RAMIL-REGO, 2007).

En esencia, la metodología seguida ha consistido en la recogida de información florística en un total de 47 localidades mediante el empleo de la metodología fitosociológica sigmatista de Zurich-Montpellier (BRAUN-BRANQUET, 1979). En cada sitio de inventario se han tomado, además, datos acerca de las características topográficas de cada localidad (altitud, pendiente en °, orientación de la vertiente y posición topográfica) así como muestras edáficas del horizonte superficial del suelo para la determinación posterior de su valor de pH en H₂O en el laboratorio. Algunas de las localidades inventariadas, cuya existencia había sido dada a conocer en un trabajo anterior (RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2000), han sido revisitadas teniendo en cuenta la fenología de las especies presentes. Como complemento a toda esta información, se ha realizado un reconocimiento de las etapas de sustitución presentes en el entorno de cada uno de los bosques estudiados.

La información florística recogida ha sido tratada mediante un análisis escalar multidimensional no métrico de ordenación (*Non-metric multidimensional scaling* abreviadamente en inglés, NMDS; KRUSKAL,



Figura 1.— A pesar de su escasa potencia, la intercalación de estratos carbonatados en las litologías silíceas predominantes en el área de estudio provoca marcados cambios en la composición florística dentro de una misma masa de hayedo, determinando la distribución de las asociaciones presentes. Aspecto interior del Faial do Tarín (Fonteformosa, Pedrafita do Cebreiro, Lugo) en el que se observa el contacto entre un hayedo calcícola (*Neotto-Fagetum*), en primer plano, y otro silícola (*Omphalodo nitidae-Fagetum*), hacia el fondo.

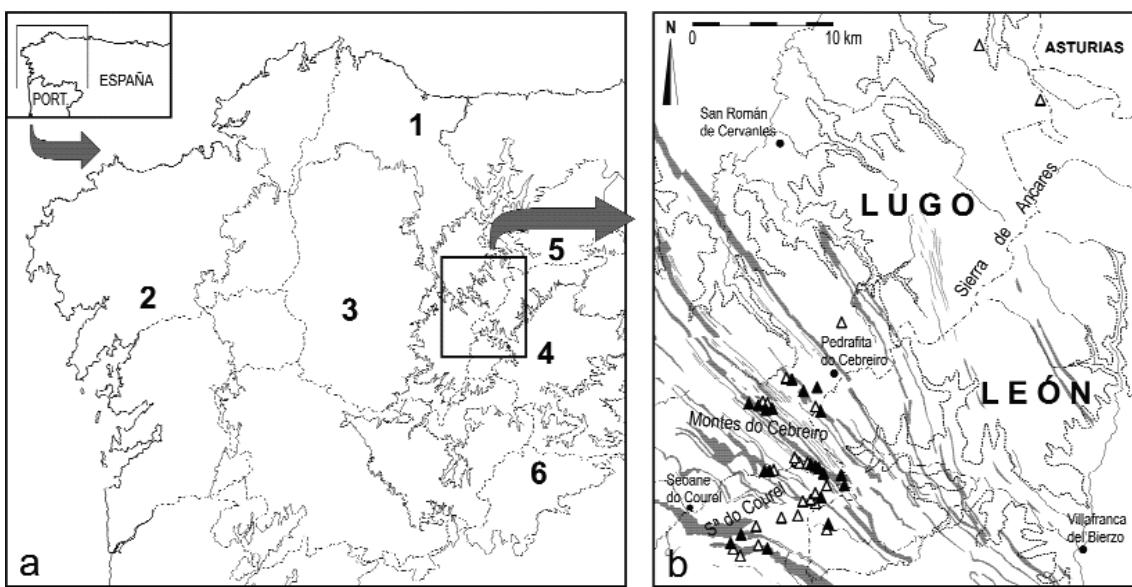


Figura 2.—Contextualización biogeográfica del área de estudio (a) y localización de los hayedos estudiados (b). En gris se señala la distribución de los afloramientos de rocas carbonatadas. Unidades biogeográficas: 1: Sector Cantábrico occidental; 2: Sector Galaico-Portugués; 3: Sector Galaico interior; 4: Sector Berciano-Valdeorres; 5: Sector Altonarceense-Ancarés; 6: Sector Galaico-Duriense. Tipos de hayedos: △: *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*; ▲: *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*.

1964a, 1964b) con la finalidad de establecer las relaciones existentes entre la variabilidad florística de los hayedos estudiados y los parámetros ambientales en los que crecen dichos bosques. Igualmente, se ha tratado de determinar el parecido florístico de los bosques estudiados con las comunidades de hayedos previamente

descritas en el ámbito biogeográfico comentado. Para ello, se han incluido los inventarios tipo de quince comunidades de hayedos presentes a lo largo de las montañas de la Cordillera Cantábrica, cuya denominación fitosociológica y acrónimos se muestran en la Tabla 1. Dado que la realización de un análisis NMDS exige la

Tabla 1
Caracterización ecológica de los sintaxones de hayedos mencionados en el texto
(A: acidófilo; N-B: neutro-basófilo; N-A: neutro-acidófilo; M: mesófilo; X: xerófilo; X-T: xero-termófilo;
Q: quionófilo; U: umbrófilo; H: heliófilo.).

Acrónimo	Sintaxon	Ecología		
B-Ffs	<i>Blechno spicant-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>fagetosum sylvaticae</i>	A	M	U
B-Fsl	<i>Blechno spicant-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>scilletosum lilio-hyacinthi</i>	A	M	U
B-Fca	<i>Blechno spicant-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>coryletosum avellanae</i>	A	M	U
B-Fps	<i>Blechno spicant-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>pinetosum sylvestris</i>	A	M	U
C-Ffs	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>fagetosum sylvaticae</i>	N-B	M	U
C-Fps	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>pimpinelletosum siifoliae</i>	N-B	X	H
C-Fit	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>isopyretosum thalictroidis</i>	N-B	M	U
C-Fcb	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>caricetosum brevicolis</i>	N-B	Q	U
C-Fcd	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>caricetosum digitatae</i>	N-A	M	U
C-Fsal	<i>Carici sylvaricaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>seslerietosum albicanis</i>	N-A	X	U
C-Fsar	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>seslerietosum argenteae</i>	N-A	X	U
C-Fvm	<i>Carici sylvaticaef-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>veronicetosum montanae</i>	N-B	M	U
E-Ffs	<i>Epipactido helleborines-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>fagetosum sylvaticae</i>	N-B	X-T	H
E-Fle	<i>Epipactido helleborines-Fagetum sylvaticae</i> subas. <i>laserpitietosum eliasii</i>	N-B	X	H
O-F	<i>Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae</i>	A	M	U

fijación a priori de la cantidad de dimensiones que tendrá la ordenación final, para establecer el número de ejes explicativos se repitió el análisis utilizando de 1 a 6 dimensiones. Los resultados mostraron que la disminución de stress fué muy pequeña a partir de 4 dimensiones, por lo que el análisis definitivo se realizó con 3. Para relacionar la ordenación obtenida con los datos ambientales se utilizó la rotación de Procrusteo (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998).

En la nomenclatura botánica se han seguido principalmente las propuestas de Flora Iberica (CASTROVIEJO & al., 1986-2008) para las familias publicadas y Flora Europaea (TUTIN & al., 1964-1980) en el resto. En determinados casos, la publicación reciente de revisiones o trabajos taxonómicas específicos no contemplados en las obras anteriormente citadas nos han llevado a desechar la existencia de determinados taxones que habían sido tradicionalmente presentes en los bosques estudiados. Así, siguiendo a AIZPURA & al. (1998) consideramos incluidos en el taxón *Doronicum carpetanum* subsp. *pubescens* todas las referencias publicadas por diversos autores que han tratado los hayedos aquí estudiados bajo las denominaciones *Doronicum austriacum*, *D. carpetanum* y *Doronicum* sp. De manera análoga, realizadas las correspondientes observaciones sobre las características de los tricomas foliares en numerosas muestras de hiedra, consideramos que la especie de este género presente en estos bosques debe incluirse en *Hedera hibernica* y no de *H. helix*, en concordancia con lo observado por SAHUQUILLO & al. (2001) en el extremo noroccidental Ibérico. No obstante, nuestro desconocimiento del rango taxonómico al que se deben llevar las poblaciones de hiedra presentes en los hayedos del resto de las montañas orocantábricas en aplicación de estos criterios nos ha llevado a mantener la denominación original de *H. helix* utilizada por múltiples autores en ese ámbito geográfico. Por último, se han seguido los criterios de GARCÍA-SUÁREZ & al. (1997) en la nomenclatura del género *Avenella*.

Para la discusión sintaxonómica se han tenido en cuenta numerosos trabajos previos sobre tipología de hayedos del ámbito orocantábrico y cántabro-atlántico oriental (IZCO & al., 1986, PÉREZ CARRO, 1986, FERNÁNDEZ PRIETO & VÁZQUEZ, 1987, PÉREZ CARRO & DÍAZ GONZÁLEZ, (1987), DÍAZ GONZÁLEZ & FERNÁNDEZ PRIETO, 1994, HERRERA GALLÁSTEGUI, 1995, LOIDI ARREGUI, 1983, LOIDI ARREGUI & al., 1997, GUNNEMANN & al. 2001, RODRÍGUEZ GUITIÁN & AMIGO VÁZQUEZ, 2009a, RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2000; etc.), así como los grupos de especies características y diferen-

ciales propuestos para diferentes unidades sintaxonómicas por RIVAS-MARTÍNEZ & al. (1991, 2002).

RESULTADOS

ORDENACIÓN RESULTANTE DEL ANÁLISIS NMDS

En un primer análisis de la solución original producida por el análisis NMDS se observó que existía cierta correlación entre el eje 1 y la variable altitud así como entre el valor de pH en agua del horizonte superficial de los suelos y el eje 2. Dado que uno de los objetivos principales de este trabajo es determinar las causas ambientales de variación florística en los hayedos estudiados, se utilizó la rotación de Procusteo (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998) para maximizar la relación entre los ejes de ordenación I y II y las dos primeras variables anteriormente comentadas (altitud y pH), obteniéndose las representaciones gráficas que se muestran en la Figura 3. La distribución de las muestras con respecto al eje 3 obedece de manera evidente a causas biogeográficas (reparto geográfico de diversos grupos de especies en los inventarios considerados), pues las muestras de bosques estudiados aparecen próximas a los inventarios tipo de hayedos acidófilos (B-Fps, B-Fsl, y en menor medida B-Fca y B-Ffs, ver abreviaturas en Tabla 1), con las que mantienen un considerable conjunto de especies comunes, mientras que se hallan mucho más separadas de los inventarios tipo de hayedos calcífilos (diversas subasociaciones de C-F y E-F), de procedencia centro-oriental cantábrica.

En el diagrama de ordenación obtenido, las muestras se disponen configurando una estructura a modo de banda orientada diagonalmente con respecto a los ejes 1 y 2, sin que se aprecien cesuras significativas que permitan diferenciar grupos de muestras claramente independientes. Esto es lógico si se tiene en cuenta que los bosques estudiados se distribuyen de manera prácticamente continua a lo largo de los gradientes ambientales comentados (altitud y valores de pH en agua del horizonte superficial). La mayor concentración de puntos existente hacia el cuadrante superior izquierdo del diagrama es consecuencia del mayor esfuerzo de muestreo llevado a cabo en los hayedos que crecen sobre afloramientos calizos, pues según la información de que disponemos, aproximadamente un 70 % de los bosques de haya existentes en estas montañas crecen sobre sustratos ácidos.

En consecuencia, la disposición de las muestras refleja la existencia de un gradiente florístico cuyos ex-

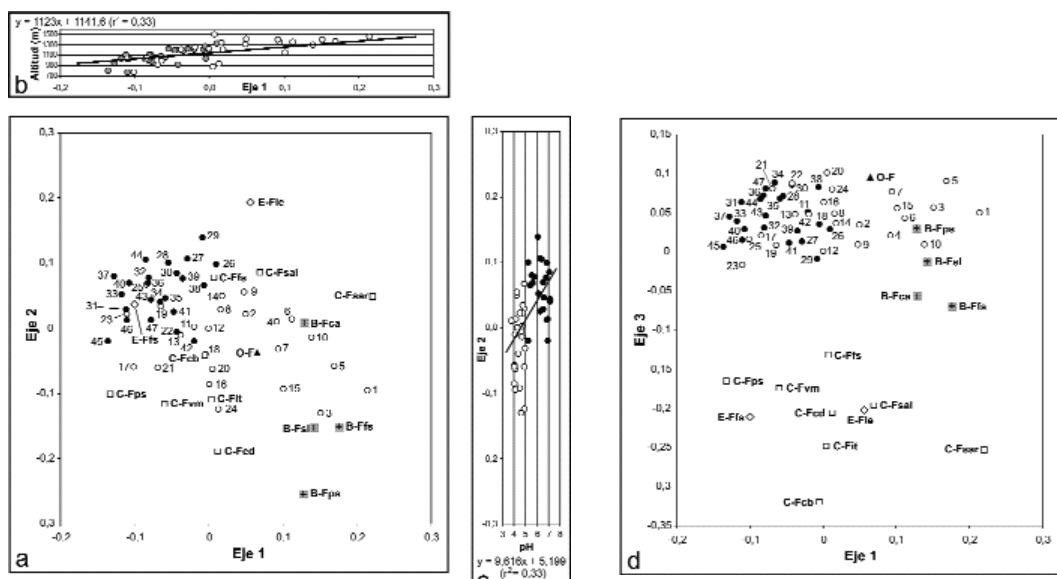


Figura 3.— Representación gráfica de la ordenación obtenida en el análisis NMDS realizado a los hayedos estudiados. En la parte superior se representa (a) la posición de las muestras con relación a los dos primeros ejes explicativos, (b) la distribución de los valores de altitud de los inventarios con relación al eje I y (c) la distribución de los valores de pH con relación al eje II. En la parte inferior (d) se representa la posición de los inventarios con relación a los ejes explicativos 1 y 3. Se han diferenciado las muestras de hayedos estudiados en función de su adscripción fitosociológica: círculos blancos, *Omphalodo nitidae-Fagetum*; círculos grises, *Neottio nidivis-Fagetum*. Los acrónimos de los inventarios tipo se corresponden con los mostrados en la Tabla 1 y la numeración de los inventarios se corresponde con la de las tablas 2 y 3.

tremos se encuentran en bosques localizados en dos situaciones ecológicas bien distintas: posiciones elevadas (en su mayor parte, por encima de los 1.300 m) sobre suelos de pH ácido o fuertemente ácido ($\text{pH} < 4,5$), en el caso de las muestras situadas hacia el extremo inferior derecho de la Figura 3a, y bosques situados sobre suelos con pH superior a 5,0 situados dentro de la franja más baja de distribución de los hayedos estudiados (entre los 770 y 1.200 m), para el caso de las muestras colocadas en el extremo superior izquierdo de dicho diagrama. Los inventarios que establecen la transición entre los extremos mencionados representan combinaciones intermedias de los parámetros ambientales comentados. A juzgar por la disposición de los puntos en la representación gráfica obtenida, son escasos los hayedos muestreados sobre suelos fuertemente ácidos en áreas más bajas (cuadrante inferior derecho) así como los situados en suelos sobre pH elevado en las altitudes superiores (cuadrante superior derecho). Estas dos últimas particularidades no son achacables a un muestreo desigual del territorio prospectado, si no a la peculiar distribución de los afloramientos de rocas carbonatadas en el área de estudio, más abundantes dentro del intervalo de comprendido entre los 770 y 1.200 m de altitud,

y al hecho de que los hayedos son más escasos por debajo de los 1.000 m.

SIMILITUD DE LOS HAYEDOS ESTUDIADOS CON COMUNIDADES PREVIAMENTE DESCRIPTAS

La observación de la situación de las muestras de hayedos estudiados con respecto a la de los inventarios tipo utilizados también permite realizar algunas consideraciones de carácter orientativo acerca de las relaciones florísticas existentes entre los hayedos estudiados y los descritos con anterioridad en el extremo occidental de las montañas orocantábricas (Figura 3b). Así, los inventarios tipo correspondientes a bosques desarrollados sobre suelos derivados de roquedos carbonatados (*C-Fcb*, *C-Fcd*, *C-Ffs*, *C-Fit*, *C-Fps*, *C-Fsal*, *C-Fsar*, *C-Fvm*, *E-Ffs*, *E-Fle*) se sitúan hacia la parte negativa de los ejes 2 y 3, en posiciones alejadas de la nube de puntos configurada por los inventarios propios y los inventarios tipo de las diversas subasociaciones de hayedos acidófilos orocantábricos. De estos últimos, los inventarios que más se alejan de las muestras de bosques estudiados son aquellas que representan situaciones ecológicas que, bien por causas ambientales o bioge-

gráficas, se caracterizan por la presencia de especies ausentes dentro del ámbito geográfico aquí tratado (tipos B-Ffs, B-Fsl y B-Fca). Por otra parte, es interesante destacar la situación del inventario tipo de la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae* (O-F), que se muestra claramente más afín a los hayedos acidófilos muestreados que a los situados sobre roquedos carbonatados, contraviniendo la descripción ecológica que en su día realizaron RIVAS-MARTÍNEZ & al. (1991) para la asociación comentada.

Por otra parte, es interesante resaltar que la situación de las muestras de inventarios tipo de hayedos orocantábricos calcífilos (parte inferior de la Figura 3) parece indicar la existencia de un gradiente de xerofilia/mesofilia dentro de este grupo de muestras. De hecho, si se atiende a la caracterización ecológica realizada por diferentes autores para las distintas subsociaciones consideradas (PÉREZ CARRO & DÍAZ, 1987; RIVAS-MARTÍNEZ & al., 1991; DÍAZ GONZÁLEZ & FERNÁNDEZ PRIETO, 1994), podría deducirse una tendencia ambiental hacia la mayor xericidad (climática y edáfica) hacia el extremo negativo del eje 1, situación en la que se encuentran los inventarios E-Ffs y C-Fps, frente al carácter más mesófilo de los situados en la parte central de dicho eje y al extremo de oceaneidad climática que vendría a representar el inventario tipo C-Fsar, tomado en los Picos de Europa. La transposición de dicho gradiente al caso de los bosques estudiados parece coherente con el hecho de que la mayor parte de los hayedos calcícolas caurelianos crecen sobre suelos menos evolucionados y con mayor contenido en elementos gruesos y afloramientos rocosos que los acidófilos (RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2001).

DISCUSIÓN

CAUSAS AMBIENTALES DE LA VARIBILIDAD FLORÍSTICA DE LOS HAYEDOS ESTUDIADOS.

Es un hecho conocido que el valor del pH del suelo y la altitud influyen decisivamente en la composición florística de los hayedos europeos. Ambas variables resumen la influencia de grupos complejos de factores edáficos y climáticos, respectivamente (COMPS & al., 1980a, 1980b, 1986; BECKER, 1981; ELLENBERG, 1988; RIVAS-MARTÍNEZ & al., 1991; OBERDORFER, 1992; DIEKMANN & al., 1999; LAWESSON, 2000; PIZZEGHELLO & al., 2001; CECCHINI & al., 2002; WILLNER, 2002; LEUSCHNER & al., 2006; TZONEV & al., 2006; etc.).

En el caso ibérico, se ha reconocido la influencia de los factores litológicos y edáficos sobre la flora presente en los hayedos (TÜXEN & OBERDORFER 1958; RIVAS-MARTÍNEZ 1962, 1964; RIVAS-MARTÍNEZ & al. 1991, etc.), pero sin apenas aportar datos analíticos de sus suelos (MONTSERRAT-RECODER 1968; BÁSCONES 1978; GANDULLO GUTIÉRREZ & al. 1983, 2004). En cambio, la influencia de la altitud ha pasado desapercibida, probablemente porque numerosos autores han dado por supuesto que los hayedos sólo crecen en áreas de termotipo supratemplado (=montano), piso bioclimático no apto para los taxones de carácter termófilo. Sin embargo, este planteamiento no es congruente con la información disponible sobre la distribución y ecología de los hayedos en áreas meso y termotempladas de la vertiente N de la Cornisa Cantábrica, territorios en los que la flora de los hayedos existentes se enriquece en plantas termófilas, como *Rubia peregrina*, *Laurus nobilis*, *Arbutus unedo*, *Ruscus aculeatus* o *Tamus communis* (LOIDI ARREGUI, 1983; HERRERA GALLASTEGUI, 1995; LOIDI ARREGUI & al., 1997; RODRÍGUEZ GUITIÁN, 2006; RODRÍGUEZ GUITIÁN, & al. 2003).

A la vista de los datos ambientales correspondientes con las localidades aquí estudiadas, y teniendo en cuenta la distribución de los pisos bioclimáticos establecida por RODRÍGUEZ GUITIÁN & RAMIL-REGO (2007) para el territorio gallego, se concluye que si bien los hayedos analizados se distribuyen de manera mayoritaria por el termotipo supratemplado, sus representaciones más bajas (<900 m) se encuentran dentro del termotipo mesotemplado superior. De la misma manera, se constata que estos hayedos ocupan una amplia variedad de situaciones topo-edáficas que, en términos de pH comprende desde suelos calificables como muy ácidos hasta otros próximos a la basicidad. Dado que la variación observada en estos factores coincide, a grandes rasgos, con lo descrito en otras áreas del N ibérico y en el resto de Europa en las que este tipo de bosques están presentes, cabe pensar en la existencia de combinaciones florísticas variadas en respuesta a la diversidad de biotopos ocupados por estos bosques.

ESPECIES ASOCIADAS A LOS GRADIENTES AMBIENTALES.

Como paso previo a la interpretación fitosociológica de los hayedos estudiados, se ha analizado el comportamiento de su flora en función de los parámetros edáficos y topográficos que muestran correlación con la ordenación florística obtenida. En concreto, se ha analizado la distribución de plantas vasculares repre-

sentativas de los extremos de los gradientes ambientales detectados, es decir: especies oligotrofias (características del orden *Quercetalia roboris* en sentido fitosociológico) frente a especies meso-eutrofias (características del orden *Fagetalia sylvaticae*) y de especies termófilas frente al resto.

El resultado de la ordenación florística de las muestras aplicando estos criterios se presenta en las tablas 2 y 3. En la Tabla 2 se muestra un primer conjunto de bosques (inventarios 1 a 25) desarrollados sobre suelos pobres en nutrientes ($\text{pH} = 3,81\text{-}4,97$) provenientes directamente de la alteración “*in situ*” de rocas metamórficas silíceas o bien de depósitos glaciares o periglaciares derivados de éstas o constituidos por mezclas de rocas silíceas y calizas, pero en los que la proporción de materiales carbonatados es minoritaria. Su composición florística muestra una gran abundancia de especies acidófilas (*Ceratocapnos clavulata*, *Avenella flexuosa*, *Dryopteris dilatata*, *Holcus mollis*, *Lathyrus linifolius*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula henriquesii*, *Poa chaixii*, *Polygonatum verticillatum*, *Saxifraga spathularis*, *Teucrium scorodonia*, *Vaccinium myrtillus*, etc.) y otras que se pueden considerar indiferentes a la naturaleza química del suelo (*Ajuga reptans*, *Anemone nemorosa*, *Corylus avellana*, *Crepis lampsanoides*, *Doronicum carpetanum* subsp. *pubescens*, *Dryopteris affinis*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia amygdaloides*, *Euphorbia hyberna*, *Hedera hibernica*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Ilex aquifolium*, *Lilium martagon*, *Melittis melissophyllum*, *Oxalis acetosella*, *Poa nemoralis*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum aculeatum*, *Sorbus aucuparia*, *Stellaria holostea*, etc.). Dentro de este grupo de bosques se observa la presencia de especies meso-eutrofias (*Daphne laureola*, *Euphorbia dulcis*, *Galium odoratum*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia* y *Primula acaulis*) que, cuya abundancia y cobertura tiende a incrementarse con el valor del pH del horizonte superficial de los suelos (de izquierda a derecha en la Tabla 2). Un pequeño conjunto de inventarios de este grupo (3 muestras), situado en el límite inferior de su distribución altitudinal (775-1050 m), se caracteriza por incluir especies termófilas (*Tamus communis*, *Ruscus aculeatus*). Los inventarios representativos de hayedos acidófilos (B-Ffs, B-Fca, B-Fsl, B-Fps) y, especialmente el O-F, son los que muestran una mayor afinidad florística con este conjunto de inventarios.

La aparición conjunta de especies oligotrofias y meso-eutrofias que caracteriza a la mayoría de los hayedos integrados en este primer grupo parece responder

a su ubicación en proximidades de cursos de agua, partes bajas de laderas y vaguadas, enclaves topográficos favorables para la acumulación de bases y materia orgánica procedentes del lavado y arrastre desde los suelos circundantes, cuyo efecto positivo en el aspecto nutricional de los suelos oligotroficos es bien conocido (DUCHAUFOUR, 1987). No obstante, existen casos en los que esta mezcla de especies puede deberse a la existencia de pequeñas fracciones de materiales carbonatados en los coluviones y sedimentos glaciares a partir de los que se desarrollan los suelos, lo que contribuiría a elevar en cierta medida su contenido en bases a pesar de que los valores de pH se sigan manteniendo en niveles fuertemente ácidos.

En la Tabla 3 se muestra un segundo conjunto de inventarios (inv. 26-47) obtenidos en hayedos que crecen sobre suelos derivados directamente de rocas carbonatadas y algunas muestras que lo hacen sobre sedimentos en los que la proporción de fragmentos carbonatados es todavía elevada ($\text{pH}=5,21\text{-}7,16$). Estos hayedos se caracterizan por el predominio en su sotobosque de especies que muestran preferencia por suelos ricos en bases, como *Euphorbia dulcis*, *Festuca altissima*, *Fraxinus excelsior*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Primula acaulis*, *Prunus avium*, *Ranunculus tuberosus*, *Sanicula europaea* o *Veronica montana*, o que son indiferentes desde este punto de vista (*Ajuga reptans*, *Anemone nemorosa*, *Crepis lampsanoides*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia amygdaloides*, *Euphorbia hyberna*, *Hedera hibernica*, *Ilex aquifolium*, *Lilium martagon*, *Melittis melissophyllum*, *Oxalis acetosella*, *Poa nemoralis*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum aculeatum*, *Sorbus aucuparia* o *Stellaria holostea*).

Por lo general, en este grupo de inventarios se observa la ausencia o escasa presencia de especies oligotrofias (*Avenella flexuosa*, *Dryopteris dilatata*, *Galium rotundifolium*, *Holcus mollis*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula sylvatica* subsp. *henriquesii*, *Polygonatum verticillatum*, *Quercus pyrenaica*, *Saxifraga spathularis*, *Vaccinium myrtillus* o *Viola riviniana*); cuando éstas aparecen, lo hacen en hayedos situados en la proximidad de comunidades vegetales de carácter silicícola. Una parte de estos hayedos (5 inv.), situada dentro del rango inferior de altitudes muestreadas (770-1.040 m), se diferencia por incluir especies de carácter termófilo (*Ruscus aculeatus*, *Phyllitis scolopendrium*, *Tamus communis*).

Tabla 2
Hayedos acidófilos courchiano-ancareses
Omphalodes nitidae-Fagum sylvaticae (Ilici-Fagion, Quercetalia roboris, Quero-Fagetea)
inv. 1-22; variante típica; inv. 23-25; variante termófila

	1450	1415	1400	1390	1370	1350	1335	1310	1290	1250	1225	1215	1145	1065	1055	1030	985	960	925	920	1040	775	1050		
Altitud (m)	N	NE	N	N	N	NNE	NE	N	NNE	NE	NE	N	NNE	N	NNE	N	NNE	N	NNE	NNW	NE	NNE	NNE		
Orientación	30	24	34	30	38	28	30	30	21	32	32	36	21	22	32	34	32	32	30	38	46	42	44	36	
Pendiente (°)	18	19	13	21	20	24	16	14	18	10	20	20	16	28	20	14	23	21	19	15	22	26	24	18	26
Altura E ₁ (m)	100	100	90	100	100	100	100	100	95	100	100	100	100	95	100	95	100	100	100	100	100	100	100	100	
Coberatura E ₁ (>1,5 m) (%)	90	45	90	80	85	65	40	80	95	15	65	60	90	80	35	60	20	40	90	80	40	70	60	80	100
Coberatura E ₂ (<1,5 m) (%)	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	
Área (m ²)	29	35	21	41	25	40	36	42	31	28	43	36	32	25	35	38	21	34	37	24	30	36	44	18	29
Nº de taxones	4,11	4,49	4,62	3,81	4,07	4,17	4,97	4,89	4,28	4,70	4,71	4,30	4,10	4,28	4,52	4,07	4,03	4,35	4,76	4,13	4,91	4,66	4,76	4,91	4,94
pH Hor. A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Nº de orden																									
Características de asociación y alianza																									
<i>Ficus sylvatica</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
<i>Daphne laureola</i>	.	1	.	.	.	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Primula acaulis</i>	.	1	.	.	.	+	.	3	+	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	
<i>Corylus avellana</i>	.	1	1	1	1	+	.	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Mercurialis perennis</i>	.	2	+	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Polystichum setiferum</i>	.	+	.	.	.	+	+	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	3	2	
<i>Melica uniflora</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Erophelia dulcis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Saxifraga spathularis</i>	+	2	+	3	1	1	4	+	2	+	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Luzula henriquesii</i>	.	+	2	1	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Gaultheria odoratum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Omphalodes nitida</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Avenella flexuosa</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Dryopteris dilatata</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Lilium martagon</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Milium effusum</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Holcus mollis</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Paris quadrifolia</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Conopodium majus</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Helleborus foetidus</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Ranunculus tuberosus</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Prunus avium</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Diferenciales de variante termófila	
<i>Tamus communis</i>	
<i>Ruscus aculeatus</i>	

Nº de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Características de <i>Quercetalia roboreis</i>																									
<i>Viola riviniana</i>	r
<i>Lonicera periclymenum</i>
<i>Polygonatum verticillatum</i>	1	+
<i>Ceratocapsus claviflora</i>
<i>Teucrium scorodonia</i>
<i>Blechnum spicant</i>
<i>Quercus pyrenaica</i>
<i>Physospermum cornubiense</i>
Características de <i>Querceto-Fagetea</i>																									
<i>Ilex aquifolium</i>	1	2	2	2	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	1	2	1	2	4	+	+	+	+	+	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2	+	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1
<i>Anemone nemorosa</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	r	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Oxalis acetosella</i>	1	+	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dryopteris affinis</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stellaria holostea</i>	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polypodium vulgare</i>
<i>Hedera hibernica</i>
<i>Euphorbia amygdaloides</i>
<i>Crepis tampsanoides</i>
<i>Sanicula europaea</i>	.	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Euphorbia hyberna</i>
<i>Ajuga reptans</i>
<i>Doronicum pubescens</i>	2
<i>Melittis melissophyllum</i>
<i>Polyistichum aculeatum</i>
<i>Poa chaixii</i>	1
<i>Poa nemoralis</i>
<i>Corydalis cava</i>
<i>Aquilegia vulgaris</i>
<i>Taxus baccata</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i>

Nº de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Compañeras																									
<i>Rubus</i> sp.	·	r	·	r	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	r	·	+	+	+	·	r	
<i>Pteridium aquilinum</i>	+	+	·	r	·	1	1	1	1	·	·	·	·	·	·	·	+	r	+	·	·	·	·	r	
<i>Athyrium filix-femina</i>	2	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Geranium robertianum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Erythronium dens-canis</i>	1	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Angelica major</i>	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Vicia sepium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Ranunculus platanifolius</i>	·	+	·	·	·	·	·	·	·	1	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Hieracium gr. murorum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Valeriana montana</i>	1	·	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Heracleum sphondylium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Narcissus asturiensis</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Allium victorialis</i>	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Lamium maculatum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Agrostis capillaris</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	1	

Además: Características de *Quercetalia roboris*: *Gymnocarpium dryopteris*; + en 1; *Lathyrus linifolius*; + en 1; *Quercus petraea*; 1 en 15 y 1 en 20; *Quercus × andegavensis*; 1 en 16; *Quercus × rosacea*; 1 en 10; *Quercus × trabutii*; 1 en 16. Características de *Querceto-Fagetea*: *Betula pubescens*; 1 en 5; *Carex syriaca*; + en 10; *Conopodium pyrenaeum*; + en 10; *Epilobium montanum*; + en 22; *Fragaria excelsior*; r en 21 y en 23; *Mohringia trinervia*; + en 8 y + en 10; *Scleropodium alpestre*; + en 23; *Ulmus glabra*; + en 23; *Veronica morsia*; r en 4 y + en 13. Compañeras: *Aconitum vulparia* subsp. *neapolitanum*; + en 7; *Adenostyles alliacea* subsp. *hybrida*; 1 en 1 y + en 23; *Asplenium trichomanes*; r en 16 y + en 23; *Cardamine hirsuta*; + en 4; *Carex pilulifera*; + en 2 y r en 18; *Chrysosplenium oppositifolium*; r en 2; *Cystopteris fragilis*; + en 19; *Crataegus monogyna*; + en 2; *Erica arborea*; + en 11 y + en 23; *Frangula agrestis*; + en 19; *Genista florida*; r en 11; *Hieracium umbellatum*; r en 12; *Lastrea limbosperma*; + en 15; *Luzula* sp.; + en 23; *Malus sylvestris*; 1 en 25; *Mecanopsis cambrica*; 1 en 4; *Monotropa hypopitys*; + en 13; *Myoxothis lamottiana*; r en 4 y r en 23; *Pimpinella major*; + en 19; *Polygonatum odoratum*; 1 en 6 y + en 16; *Sambucus nigra*; 1 en 22; *Silene dioica*; + en 4 y r en 8; *Umbilicus rupestris*; + en 14 y r en 22; *Urtica dioica*; + en 4 y r en 22; *Valeriana pyrenaica*; + en 22.

Localidades: para cada una de ellas se indican las coordenadas de las cuadrículas UTM de 1x1 km (todas en el huso 29T): 1: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Fontefornosa, Faiad de Os Allois (660/4722); 2: Leon, Barjas, Busmair, parte alta del Monte A Morteira (661/4720); 3: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, San Pedro de Riocereixa, O Rechouso (658/4721); 4: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Fontefornosa, Ríocereixa, extremo superior de la Devesa do Faro (659/4721); 5: Lugo, Folgoso do Courel, parte superior de la Devesa de Romor (656/4720); 8: Lugo, Folgoso do Courel, Céramo, Taras da Triegua (655/4719); 6: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Fontefornosa, Faiad das Freitas (660/4722); 7: Lugo, Folgoso do Courel, Romeo, parte inferior del Faiad do Tarín (660/4723); 10: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Riocereixa, Monte das Azureiras (659/4722); 11: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Brañas da Serra, Faiad da Fonseca (661/4723); 12: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Brimbeira, O Faiad (657/4729); 13: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, vaguada central del Faiad de Liñares (657/4729); 14: León, Barjas, Busmair, parte baja del Monte A Morteira (661/4720); 15: Lugo, Nava de Suarna, Braña de Pandozarco, Monte Sancedelo (676/4751); 16: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Zanfoga, parte central del Monte Grande (659/4725); 17: Lugo, Cervantes, A Pintindoiara, Faiad da Vaiña (662/4735); 18: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Zanfoga, parte central del Monte Grande (659/4725); 19: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Moreda, parte inferior de la Devesa da Rogueira (654/4719); 21: Lugo, Nava de Suarna, Murias, Val de Bregu (672/4754); 22: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Zanfoga, extremo N del Monte Grande (659/4725); 23: León, Vega de Alcárce, entre A Cernada y Penasara (660/4729); 24: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, O Sistío, Faiad de Enriba (657/4725); 25: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Lagia de Tablas, parte N del Monte Suapena (658/4730).

INTERPRETACIÓN FITOSOCIOLOGICA DE LOS HAYEDOS DEL EXTREMO OCCIDENTAL DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA.

Los resultados presentados en los apartados anteriores ayudan a precisar de manera significativa los marcos ambiental y conceptual dentro de los que se debe realizar la interpretación fitosociológica de los hayedos estudiados, puesto que explican con mayor claridad las relaciones existentes entre la composición florística de estos bosques y las situaciones topo-edáficas en los que crecen, así como los vínculos florísticos que presentan con respecto a bosques de haya previamente descritos en su entorno biogeográfico.

De esta forma, resulta evidente la existencia de un grupo de hayedos acidófilos, mayoritarios desde el punto de vista geográfico dentro del área de estudio, cuya composición florística global (Tablas 2 y 4) muestra un gran parecido con la establecida en su día por IZCO & al. (1986) para la comunidad descrita como *Luzulo henriquesii-Fagetum mercurialetosum*, denominación considerada en la actualidad como basónimo de la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae* (RIVAS-MARTÍNEZ & al. 1991). No obstante, creemos que a la vista de la información edáfica aquí aportada es obligado admitir una evidente vinculación de esta comunidad de hayedo con las situaciones de mayor pobreza edáfica y calificarla de marcadamente silicícola o acidófila, sobre todo si se compara con el otro grupo de bosques muestrado. Posiblemente, la inexistencia de datos analíticos que apoyaran la caracterización ecológica que en su día se realizó de la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*, unida a una incompleta exploración de la diversidad de situaciones ecológicas en las que crecen los hayedos en el territorio aquí tratado, han dado pie a la descripción de un sintaxon basado en una combinación florística que no se corresponde con las situaciones ambientales que le habían sido atribuidas (“suelos mesotrofos desarrollados sobre pizarras ricas o calizas prietas”) (RIVAS-MARTÍNEZ & al., 1991).

Entendida de esta manera la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*, cabría diferenciar en ella, además del aspecto típico de la comunidad y más ampliamente extendido, un aspecto termófilo (variante de *Tamus communis*), caracterizado por la presencia de plantas como *Tamus communis* y *Ruscus aculeatus* (Figura 4).

Esta asociación de hayedos estaría actualmente presente, además de en las montañas de O Courel y O Cebreiro, en la vertiente occidental de la Serra dos Ancares (Val de Rao, Navia de Suarna), el concejo asturiano de



Figura 4. —Hayedos acidófilos coureliano-ancareses (*Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*). Arriba: aspecto de la variante típica, con abundancia de *Luzula henriquesii*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, etc. (Faial dos Allois, Fonteformosa, Pedrafita do Cebreiro, Lugo); abajo: vista interior a inicios de primavera de la variante termófila de estos hayedos (Faial de Enriba, O Sisto, Pedrafita do Cebreiro, Lugo).

Ibias (proximidades de Vilares de Arriba) y el valle leonés de Fornela, territorios que forman parte de los subsectores Coureliano y Ancarés, a su vez integrados en el Sector Altonarceense-Ancarés, según la tipología biogeográfica establecida para el extremo noroccidental ibérico por RODRÍGUEZ GUITIÁN & RAMIL-REGO (2008) (Figura 2).

Con respecto a los hayedos desarrollados sobre suelos de pH ligeramente ácido a neutro (5,21-7,14), en

ellos se observa una combinación florística peculiar en la que destaca la elevada frecuencia de aparición que se registra en especies como *Neottia nidus-avis*, *Ornithogalum pyrenaicum*, *Corydalis cava*, *Primula acaulis*, *Helleborus foetidus*, *Hyacinthoides non-scripta* o *Polystichum setiferum* (Tabla 3, invs. 26-47; Figura 5) dentro de un fondo florístico caracterizado por el dominio de especies meso-eutrofias típicas de los bosques del orden *Fagetalia sylvaticae* (*Acer pseudoplatanus*, *Daphne laureola*, *Euphorbia dulcis*, *Festuca altissima*, *Fraxinus excelsior*, *Galium odoratum*, *Lilium martagon*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Prunus avium*, *Ranunculus tuberosus*, *Sanicula europaea*). Como puede apreciarse en la Tabla 4, las cuatro primeras plantas citadas están ausentes o son raras en los hayedos calcífilos orocantábricos más próximos al área de estudio (asociaciones *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae* y *Epipactido helleborinum-Fagetum sylvaticae*). Contrariamente, en los hayedos calcífilos aquí estudiados están ausentes diversas especies frecuentes de los hayedos orocantábricos de las citadas asociaciones, como *Astrantia major*, *Carex sylvatica*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Saxifraga hirsuta* o *Primula veris* subsp. *columnae*. Por todo ello, pensamos que los hayedos meso-eutrofios existentes en las montañas de O Cebreiro-O Courel deben ser considerados como una nueva unidad sintaxonómica elemental para la que proponemos la denominación de *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae ass. nova hoc loco (holotypus inv. 31, Tabla 3)*. La variabilidad florística interna de esta nueva asociación incluye dos variantes: típica y termófila o de *Ruscus aculeatus*, así como sendas facies de contacto con comunidades silicícolas caracterizadas por la presencia ocasional de especies acidófilas, como *Avenella flexuosa*, *Dryopteris dilatata*, *Galium rotundifolium*, *Holcus mollis*, *Luzula sylvatica* subsp. *henriquesii*, *Saxifraga spathularis* o *Vaccinium myrtillus*.

Teniendo en cuenta que los inventarios pertenecientes a esta asociación aquí presentados son un buen reflejo de su distribución geográfica, todo parece indicar que se trata de una comunidad endémica del Subsector Caurelano, unidad biogeográfica que reúne las áreas meso-supratempladas del extremo más occidental de las montañas de la Cordillera Cantábrica (RODRÍGUEZ GUITIÁN & RAMIL-REGO 2008).

La aplicación de la interpretación fitosociológica expuesta a la información florística preexistente sobre los hayedos aquí tratados (ver Tabla 4, columna O-F*) se deduce que, tanto por la presencia de las especies ca-



Figura 5.— Arriba: vista prevernal del interior de un hayedo calcícola caurelano (*Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*), con gran abundancia de *Mercurialis perennis*, *Corydalis cava* y *Daphne laureola* (Faial de La Cernada, Vega de Valcárce, León). Abajo: *Neottia nidus-avis* (izq.) y *Ornithogalum pyrenaicum* (der.), dos de las especies diferenciales de estos hayedos calcícolas fotografiadas en el Faial de Liñares (Pedrafita do Cebreiro,

racterísticas y diferenciales de dicho sintaxon como por la ausencia de diferenciales de la *Neottio-Fagetum*, ésta correspondía esencialmente a bosques pertenecientes a la *Omphalodo nitidae-Fagetum*. De todas formas, uno de los inventarios tomado por GIMÉNEZ DE AZCÁRATE (1993a) y varios de los aportados por IZCO & al. (1986) y RODRÍGUEZ GUITIÁN & al. (2000) serían incluibles en la nueva asociación descrita en este trabajo, pues en ellos aparecen taxones como *Ornithogalum pyrenaicum* o *Neottia nidus-avis* y son raros o están ausentes los características y diferenciales de la asociación *Omphalo-*

lodo nitidae-Fagetum. Con relación a los inventarios de hayedos tomados en varios valles leoneses y en la localidad lucense de Lagúa de Tablas por ROMERO RODRÍGUEZ & ROMERO CUENCA (1996, 1997), opinamos que se trata de información difícil de interpretar, pues en ellos se cita la presencia de taxones que no alcanzan el extremo occidental de la Cordillera Cantábrica (caso de *Hepatica nobilis*, *Primula veris* o *Scilla lilio-hyacinthus*), o bien, si están presentes no han sido identificados como integrantes de la flora de los hayedos aquí tratados en los casi 70 inventarios publicados hasta la realización del presente trabajo (caso de *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis* o *Viburnum opulus*).

La diferenciación florística de los hayedos de la asociación *Neottio-Fagetum* frente a otros bosques de haya orocantábricos se basa en la presencia de *Ornithogalum pyrenaicum*, especie ausente en todos los bosques de este tipo descritos hasta el momento en este ámbito biogeográfico. Además, con respecto a los hayedos de carácter acidófilo (*Blechno-Fagetum* y *Omphalodo-Fagetum*), los hayedos de la *Neottio-Fagetum* se caracterizan por la presencia de plantas como *Neottia nidus-avis*, *Phyllitis scolopendrium*, *Laserpitium latifolium* (cuyas poblaciones de todo el ámbito territorial estudiado se corresponden con la *subsp. merinoi*) o *Actaea spicata*. Por último, su discriminación frente a las dos otras asociaciones de bosques neutro-basófilas orocantábricas (*Carici-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum*) se establece, principalmente, por la ausencia en la *Neottio-Fagetum* de plantas como *Buxus sempervirens*, *Carex sylvatica*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Emerus major*, *Epipactis helleborine*, *E. microphylla*, *Helleborus viridis* subsp. *occidentalis*, *Juniperus communis*, *Lamium galeobdolon*, *Quercus faginea*, *Ribes alpinum*, *Saxifraga hirsuta* o *Viburnum lantana*, entre otras (Tabla 4).

ASPECTOS SINDINÁMICOS

Según los datos bibliográficos existentes (GUITIÁN RIVERA, 1984; IZCO & al., 1986; SILVA-PANDO, 1990; RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2005) y nuestras observaciones de campo, los hayedos de la asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum* están relacionados, desde el punto de vista dinámico, con bosques seriales de serbales y sauces cabrunos (*Sorbo aucupariae-Salicetum capraeae*), abedulares (*Holco mollis-Betuletum celtibericae* var. de *Acer pseudoplatanus*), brezales (*Pterosparto-Ericetum aragonensis*, comunidad de *Erica arborea*, *Halimio alyssoidis-Ulicetum gallii*), piornales

(*Cytiso scopariae-Genistetum polygaliphyllae*), pastizales de *Cynosurion* y cervunales de *Violion caninae* (Tabla 5). Aunque las comunidades de sustitución vinculadas a esta asociación de hayedos muestran algunas diferencias con respecto a las reconocidas dentro del dominio territorial de los hayedos de la *Blechno-Fagetum* orocantábrica (DÍAZ GONZÁLEZ & FERNÁNDEZ PRIETO, 1994), se reconoce una gran similitud entre los tipos de vegetación serial representados (alianzas, órdenes y clases) en ambos casos, como corresponde a tipos de bosques que pertenecen a la misma alianza fitosociológica.

En el caso de los hayedos de la *Neottio nidi-avis-Fagetum* se observan unas etapas de seriales bien diferentes, viéndose estos bosques sustituidos, en caso de deforestación, por microbosques de avellano, espinales, escobonales dominados por *Cytisus scoparius* y, en situaciones de mayor alteración de la cubierta vegetal, por lastonares de *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupstre*, pastizales de *Brometalia erecti* y comunidades psicro-xerófilas de *Festuco-Ononidetea striati* (GUITIÁN & al., 1988; AMIGO & al., 1993; GIMÉNEZ DE AZCÁRATE & al., 1996; RODRÍGUEZ GUITIÁN & AMIGO VÁZQUEZ, 2009b; RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2009). Aún faltando algunos tipos de vegetación que acompañan a los restantes hayedos calcícolas orocantábricos entre sus etapas seriales, como los espinales de *Berberidion* o los aulagares de *Genistion occidentalis*, resulta evidente la mayor cercanía de la serie de vegetación encabezada por estos hayedos a las de los otros hayedos neutro-basófilos orocantábricos que a las de los acidófilos (Tabla 5).

POSICIÓN SINTAXONÓMICA

Diversos autores han justificado la inclusión de los hayedos acidófilos aquí tratados, (asociación *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*) dentro de la alianza *Ilici-Fagion*, perteneciente al Orden *Quercetalia roboris* de la Clase *Querco-Fagetea*, debido a la constancia con que en ellos aparecen especies como *Luzula sylvatica* subsp. *henriquesi* o *Saxifraga spathularis* (IZCO & al., 1986; RIVAS-MARTÍNEZ & al., 1991, 2002) a pesar de que en ellos se observa una particular mezcla con taxones de aptitudes meso-eutrofias. Como apoyo a estos argumentos florísticos, diferentes autores han utilizado la analogía existente entre las etapas de sustitución de estos hayedos y las del resto de los hayedos acidófilos orocantábricos para apoyar su ubicación en la alianza *Ilici-Fagion* (IZCO & al., 1986; SILVA-PANDO, 1990).

Tabla 3

Hayedos neutro-basófilos couronianos
Neotto nidi-avis-Fagetum sylvaticae ass. nova hoc loco
 var. típica, facies típica (invs. 26-37); var. típica, facies de contacto con bosques acidófilos (invs. 38-42);
 var. termófila, facies típica (inv. 43); var. termófila, facies de contacto con bosques acidófilos (invs. 44-47)

	(Epipactido heberoniano-Fagetalia sylvaticae, Querco-Fagetea)											
Altitud (m)	1325	1220	1220	1210	1200	1100	1100	1080	1070	1000	940	1270
Orientación	NNE	ENE	ENE	NE	NE	NNW	NNW	NNE	NNE	NNE	ENE	1190
Pendiente (%)	36	32	26	22	30	32	30	40	42	40	24	120
Altura E ₁ (m)	20	30	18	28	17	18	22	22	18	19	16	12
Cobertura E ₁ (>1,5 m) (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Cobertura E ₂ (<1,5 m) (%)	80	75	80	85	40	85	50	60	65	50	70	80
Área (m ²)	400	300	200	300	300	300	300	300	300	300	300	300
Nº de taxones	39	34	21	24	30	38	35	27	29	34	24	26
pH Hor. A	6,91	6,30	5,24	6,08	7,07	6,55	5,76	6,17	7,16	6,62	5,55	5,45
Número de orden	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
Características y diferenciales de asociación												
<i>Fagus sylvatica</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Daphne laureola</i>	1	1	1	+	1	1	1	1	+	1	1	+
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	+	1	1	1	2	1	1	1	+	1	1	+
<i>Mercenaria perennis</i>	3	4	2	4	·	3	2	2	2	1	3	2
<i>Polystichum setiferum</i>	1	1	+	1	1	1	+	+	+	1	2	2
<i>Neotto nidi-avis</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+
<i>Primula acaulis</i>	+	·	r	·	1	1	1	+	1	+	1	1
<i>Melica uniflora</i>	+	1	·	·	+	1	1	1	+	1	1	+
<i>Gaultheria odoratissima</i>	1	2	1	1	1	·	1	1	1	1	1	1
<i>Corylus avellana</i>	·	·	·	1	1	·	1	3	2	1	1	+
<i>Helleborus foetidus</i>	+	1	·	+	1	·	r	+	2	1	1	2
<i>Sanicula europaea</i>	1	·	1	+	1	·	1	+	1	·	1	·
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	·	2	·	1	·	1	+	1	+	1	·	·
<i>Lilium martagon</i>	+	+	+	2	·	·	1	+	1	·	1	·
<i>Corydalis cava</i>	2	+	+	2	·	·	+	·	1	2	·	1
Diferenciales de variante termófila												
<i>Ruscus aculeatus</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·
<i>Tamus communis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	1
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	+	·
<i>Asplenium onopteris</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	+	·
Diferenciales de facies de contacto con bosques acidófilos												
<i>Luzula henryi</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2
<i>Galium rotundifolium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·
<i>Saxifraga spathularis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	+	·
<i>Holcus mollis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	+	·
<i>Avenella flexuosa</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·
<i>Vaccinium myrtillus</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·
<i>Dryopteris dilatata</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·

Número de orden	Características de alianza y orden	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Euphorbia dulcis</i>	+	
<i>Milium effusum</i>	1	
<i>Ranunculus tuberosus</i>	
<i>Prunus avium</i>	
<i>Fraxinus excelsior</i>	
<i>Festuca altissima</i>	
Características de <i>Querco-Fagetea</i>																							
<i>Hedera hibernica</i>	
<i>Polyodium vulgare</i>	
<i>Ilex aquifolium</i>	
<i>Viola riviniana</i>	
<i>Anemone nemorosa</i>	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	
<i>Lonicera periclymenum</i>	
<i>Sorbus aucuparia</i>	
<i>Crepis lampsonoides</i>	
<i>Poa nemoralis</i>	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	
<i>Euphorbia hibernica</i>	
<i>Melittis melissophyllum</i>	
<i>Oxalis acetosella</i>	
<i>Ajuga reptans</i>	
<i>Polygonatum verticillatum</i>	
<i>Stellaria holostea</i>	
<i>Polystichum aculeatum</i>	2	
<i>Quercus pyrenaica</i>	
<i>Tectaria scorodonia</i>	
<i>Aquilegia vulgaris</i>	
Compañeras	
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	
<i>Asplenium trichomanes</i>	
<i>Crataegus monogyna</i>	
<i>Rubus sp.</i>	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	
<i>Erythronium dens-canis</i>	
<i>Geranium robertianum</i>	1	
<i>Heracleum sphondylium</i>	
<i>Vicia sepium</i>	
<i>Narcissus asturiensis</i>	
<i>Rosa sp.</i>	
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	
<i>Ranunculus platanifolius</i>	
<i>Polygonatum odoratum</i>	

Número de orden	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Omphalodes nitida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Urtica dioica</i>	r	r	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Aconitum neapolitanum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Allium victorialis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Umbilicus rupestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Arabis alpina</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Mecanopsis cambrica</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Adenias: Características de *Fagopyrum sylvaticae*; *Actaea spicata* + en 38; *Allium ursinum* 3 en 29 y + en 38; *Moehringia trinervia* + en 44; *Paris quadrifolia* 1 en 39 y + en 44; *Potentilla sterilis* + en 35 y + en 47; *Sorbus aria* 1 en 38; *Veronica montana* + en 44. Características de *Quercus-Fagetea*: *Betula pubescens* 1 en 40; *Ceratocapsos claviculata* r en 29; *Dryopteris affinis* + en 46; *Lathyrus linifolius* r en 31 y + en 42; *Quercus x rosacea* en 42 y 1 en 47; *Hieracium umbellatum* + en 42; *Hieracium gr. murorum* + en 31 y + en 34; *Luzula forsteri* + en 45; *Mycelis muralis* + en 39 y + en 44; *Physospermum cornubiense* r en 41; *Poa chaixii* r en 26; *Taxis baccata* 1 en 27; *Angelica major* r en 27; *Companheras*: *Alliaria petiolata* + en 27; *Cystopteris fragilis* 1 en 26; *Dactylorhiza sp.* + en 47; *Doronicum plantagineum* + en 45; *Epilobium sp.* r en 45; *Erica arborea* + en 42; *Fragaria vesca* + en 41; *Gallium aparine* + en 37 y + en 44; *Iris latifolia* + en 31; *Lasérpitium latifolium* r en 30 y + en 42; *Lasérpitium nestleri* r en 43; *Lithodora diffusa* + en 42; *Monotropa hypopitys* + en 39; *Narcissus triandrus* + en 45; *Fenuglottis sempervirens* r en 27; *Pimpinella major* + en 36 y + en 41; *Polyptodium cambricum* 1 en 33; *Pritzelago alpina* subsp. *auersvaldii* r en 30; *Sambucus nigra* r en 34 y + en 45; *Valeriana montana* r en 38; *Valeriana pyrenaica* r en 27.

Localidades (se indican entre paréntesis las coordenadas de las cuadrículas UTM de 1x1 km, todas en el huso 29T): 26: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Fonteformosa, extremo superior del Faial do Tarín (660/4722); 27: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Bráñas da Serra, Monte Capeiro (662/4723); 28: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Faial de Liñares, al N N de la vaguada central (657/4729); 29: León, Barjas, Busmaior, parte baja del Monte A Morteira (661/4720); 30: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, extremo W del Faial de Brimbeira (656/4729); 31 y 32: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Monte Os Feixearinhos, en frente a Vega de Bráñas (661/4724); 33: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, entre Barzamaior y Lagüia de Tablas (659/4730); 34: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Bráñas da Serra, entre Monte Grande y O Pícon (661/4724); 35: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Bráñas da Serra, entre Monte Grande y O Pícon (660/4725); 36: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Zanfoga, extremo S del Monte Grande (660/4725); 37: León, Vega de Vaicárce, Outeiro, por debajo del pueblo (662/4724); 38: Lugo, Folgoso do Courel, Céramo, Taras da Tríega (657/4719); 39: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Entre Fontevedra y O Cebreiro (660/4730); 40: León, Vega de Valcárce, entre A Cernada y Penasara (661/4729); 41: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, Hospital, Monte O Lindereón (656/4729); 42: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, parte S del Monte Supena (658/4730); 44: Lugo, Folgoso do Courel, entre Moreda y la Devesa da Rogueira, Carrozo da Muña (655/4720); 45: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, O Sistio, extremo W del Faial de Embaixo (657/4725); 46: Lugo, Pedrafita do Cebreiro, O Sistio, extremo E del Faial de Embaixo (657/4725); 47: Lugo, Folgoso do Courel, parte inferior de la Devesa da Rogueira (654/4719).

Otra situación se plantea para la ubicación sintaxónica de la nueva asociación de hayedos aquí descrita (*Neottio nidus-avis-Fagetum sylvaticae*). Aunque en un primer análisis pudiera pensarse igualmente en la posibilidad de su inclusión en la alianza *Ilici-Fagion*, fundamentada en la presencia puntual de especies características de dicho sintaxon, como *Luzula henriquesii* o *Saxifraga spathularis*, este razonamiento no parece ser suficiente, pues estas especies también pueden encontrarse en diferentes subasociaciones de los hayedos de la *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae* e, incluso, de la *Epipactido helleborines-Fagetum*, asociaciones ambas pertenecientes al orden *Fagetalia sylvaticae* (Tabla 4). Además, el marcado peso que adquieren en la fisionomía de esta comunidad las especies características del citado orden, unido a la similitud comentada que presentan sus etapas de sustitución con respecto a las del resto de hayedos calcícolas orocantábricos (Tabla 5), obligan a plantear otra alternativa. Sin embargo, la ausencia en estos bosques de las diferenciales de la alianza (*Fagion sylvaticae*) y de las subalianzas ibéricas (*Scillo-Fagenion* y *Epipactido-Fagenion*) de dicho orden (RIVAS-MARTÍNEZ & al., 1991; RIVAS-MARTÍNEZ & al., 2002) dificultan su adscripción a alguna de dichas unidades. Esta carencia de plantas características de sintaxones de rango superior al de asociación coincide con lo observado en otras comunidades vegetales calcícolas que tienen su extremo occidental de distribución en el oriente gallego, en las que igualmente faltan numerosas especies características de alianza u orden frecuentes en el resto de la Cornisa Cantábrica (IZCO & GUITIÁN RIVERA, 1982; GUITIÁN & al., 1988; AMIGO & al., 1993; GIMÉNEZ DE AZCÁRATE & al., 1996; RODRÍGUEZ GUITIÁN & AMIGO VÁZQUEZ, 2009b; RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2009). Posiblemente, dicho fenómeno se deba a un efecto de aislamiento geográfico ocasionado por la considerable distancia que separa los estrechos y discontinuos afloramientos de rocas carbonatadas del límite galaico-leonés de las calizas masivas presentes en la parte centro oriental de las montañas orocantábricas, lo que habría impedido la colonización de estos enclaves calcáreos por numerosas plantas habituales en estos medios en otras áreas del N de la Península Ibérica.

Para tratar de clarificar esta cuestión se ha analizado en detalle la Tabla 4, en la que figura de manera sintética la información que hemos podido recopilar sobre hayedos del ámbito orocantábrico (424 inventarios en total), a la que se ha unido la de las dos asociaciones aquí estudiadas (47 inv.). En sombreado gris se han re-

saltado las especies de dicha tabla que muestran un comportamiento semejante en las asociaciones *Neottio-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum*. Los resultados de este análisis muestran:

- la presencia, aunque puntual, en *Neottio-Fagetum* de *Sorbus aria*, especie característica de *Quercetalia pubescens* frecuente en *Epipactido-Fagenion*.
- la ausencia/presencia puntual en *Neottio-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum* de determinadas especies de *Fagetalia sylvaticae* y *Fagion sylvaticae* frecuentes en *Carici-Fagetum*, como *Cardamine impatiens*, *Conopodium majus*, *Doronicum pardalianches*, *Epilobium montanum*, *Lathyrus hispanicus*, *Lysimachia nemorum*, *Moehringia trinervia*, *Saxifraga hirsuta*, *Scrophularia alpestris* o *Veronica montana*.
- la ausencia/presencia puntual en *Neottio-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum* de determinadas especies características de *Quercetalia roboris* y *Querco-Fagetea* relativamente frecuentes en *Carici-Fagetum*, como *Avenella flexuosa*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris affinis* s.l., *D. dilatata*, *Festuca heterophylla*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Physospermum cornubiense*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Solidago virgaurea* o *Vaccinium myrtillus*.
- la ausencia/presencia puntual en *Neottio-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum* de determinadas compañeras higro-esciófilas (*Athyrium filix-femina*, *Cardamine hirsuta*, *Cystopteris fragilis*, *Lastrea limbosperma*, *Valeriana montana*) y escio-nitrófilas (*Alliaria petiolata*, *Lamium maculatum*, *Silene dioica*) frecuentes en hayedos orocantábricos umbrófilos.
- la presencia en *Neottio-Fagetum* de algunas plantas helio-xerófilas (*Laserpitium latifolium*, *Ruscus aculeatus*) compartidas con *Epipactido-Fagetum*.
- la presencia en *Neottio-Fagetum* de especies que alcanzan su máximo de frecuencia de aparición, dentro de los hayedos calcícolas, en esta asociación y en *Epipactido-Fagetum*, como *Helleborus foetidus*, *Melittis melissophyllum* y *Tamus communis*. Estas tres especies forman parte de grupo de características de los hayedos termófilos centroeuropeos meridionales de la alianza *Cephalanthero-Fagion* (WILLNER 2002), vicariantes de los ibéricos incluidos en la subalianza *Epipactido-Fagenion*.
- la presencia en *Neottio-Fagetum* y *Epipactido-Fagetum* de determinadas compañeras propias de ambientes rupícolas edafoxerófilos, escasamente representadas en los hayedos umbrófilos, como *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum* o *Arabis alpina*.

En conjunto, las tendencias comentadas sugieren que los hayedos de la *Neottio-Fagetum* se desarrollan en un ambiente edafoclimático de cierta xericidad si se compara con las situaciones en las que crecen la mayor parte de los hayedos cantábricos pertenecientes a la asociación *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae*, afectados de manera recurrente por las brumas de procedencia cantábrica durante la época estival. Esta posibilidad se encuentra apoyada, en lo ecológico, por una apreciable reducción de las precipitaciones y la nubosidad durante el verano en el extremo occidental de la Cordillera Cantábrica, fenómeno que se ve reforzado por el carácter poco evolucionado y con menor capacidad de retención hídrica de los suelos calizos sobre los que se desarrollan estos hayedos, aspecto que ya ha sido resaltado en trabajos previos (RODRÍGUEZ GUITIÁN & al., 2000; MERINO & al., 2007). Además, todo ello guarda coherencia con la ordenación estadística presentada en el apartado de resultados, en la que los hayedos calcícolas estudiados tendían a colocarse paralelos a las muestras de hayedos orocantábricos de ten-

dencias helio-xerófilas.

Consecuentemente, desde una perspectiva sinfito-sociológica, creemos razonable interpretar que los hayedos calcícolas caurelianos son más próximos a los helio-xerófilos de la alianza *Epipactido-Fagenion*, distribuidos por las vertientes meridionales de la Cordillera Cantábrica, Montañas Vascas y Pirineos, que a los de la subalianza *Scillo-Fagenion*, en general de carácter higro-umbrófilo y de distribución mayoritaria a lo largo de las vertientes orientadas al N de esos mismos alineamientos montañosos. Admitida esta propuesta, los hayedos meso-eutrofós presentes en las montañas del límite galaico-leonés constituirían la representación más occidental de la subalianza *Epipactido helleborines-Fagenion sylvaticae* dentro de la Península Ibérica.

Acorde con estos razonamientos, el esquema sintaxónico en el que se encuadran las comunidades de hayedos citadas en este trabajo es el siguiente:

QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. & Vlieger en Vlieger 1937

Fagetalia sylvaticae Pawłowski in Pawłowski, Sokołowski & Wallisch 1928

Fagion sylvaticae Luquet 1926

Scillo lilio-hyacinthi-Fagenion sylvaticae Oberdorfer ex Rivas-Martínez

Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae (Rivas-Martínez 1965) C. Navarro 1982

subas. *fagetosum sylvaticae*

subas. *pimpinellatosum siifoliae*

subas. *isopyretosum thalictroidis*

subas. *seslerietosum argenteae*

subas. *caricetosum digitatae*

subas. *veronicetosum montanae*

subas. *seslerietosum albicans*

subas. *caricetosum brevicollis*

Epipactido helleborines-Fagenion sylvaticae Rivas-Martínez, T.E. Díaz, F. Prieto, Loidi & Peñas in Rivas-Martínez, Báscones,

T.E. Díaz, Fernández-González & Loidi 1991

Epipactido helleborines-Fagetum sylvaticae (Rivas-Martínez 1962) Rivas-Martínez ex J.F. Pérez & T.E. Díaz 1987

subas. *fagetosum sylvaticae*

subas. *laserpitietosum eliasii*

Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae M.A. Rodríguez, Amigo, Real, R. Romero ass. nova hoc loco

variante típica

facies típica

facies de contacto con comunidades acidófilas

variante termófila

facies típica

facies de contacto con comunidades acidófilas

Quercetalia roboris Tüxen 1931

Ilici-Fagion Br.-Bl. 1967

Ilici-Fagion (Br.-Bl. 1967) Rivas-Martínez 1973

Blechno-Fagetum sylvaticae (Tüxen & Oberdorfer 1958) Rivas-Martínez 1963

subas. *fagetosum sylvaticae*

subas. *scilletosum lilio-hyacinthi*

subas. *coryletosum avellanae*

subas. *pinetosum sylvestris*

Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae (Izco, Amigo & J. Gutián 1986) Rivas-Martínez, Báscones, T.E. Díaz, Fernández-González & Loidi 1991

variante típica

Tabla 4
Tabla sintética comparativa de los hayedos orocantábricos.
(se han excluido las compañeras presentes en menos de 5 columnas)

Subalianza	Asociación	<i>Ilici-Fagion</i>					<i>Scillo-Fagetion</i>					<i>Epipacido-Fagetion</i>					
		O-F*	B-Fis	B-Fsl	B-Fca	B-Fps	C-Fis	C-Fps	C-Fit	C-Fsar	C-Fed	C-Fsal	C-Fym	C-Fcb	N-F	E-Fis	E-Fle
Nº inventarios	67	25	30	138	8	1	125	18	10	13	1	6	1	22	41	24	539
Promedio/ nº taxones	23	35	16	20	30	22	24	16	17	22	29	33	27	36	26	23	--
Diferenciales de asociaciones																	
<i>Primula acaulis</i>	III	V	+ I	+	III	2	I	+	II	I	IV						
<i>Omphalodes nitida</i>	III	III	IV	III	II	1	+	II	II	1	IV						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	II	II	IV	III	II	1	+	II	II	1	IV						
<i>Avenella flexuosa</i>	II	II	III	III	II	+	II	II	II	II	IV						
<i>Blechnum spicant</i>	I	II	II	III	II	+	II	II	II	II	IV						
<i>Dryopteris dilatata</i>	II	II	III	IV	III	-	II	II	+	II	IV						
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	I	+	I	I	-	-	I	+	+	+	+						
<i>Dryopteris expansa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Helleborus occidentalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Melica uniflora</i>	III	IV	I	I	III	-	III	IV	+	II	+						
<i>Saxifraga hirsuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Carex sylvatica</i>	I	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Lamium galeobdolon</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Neottia nidus-avis</i>	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	II	III	I	I	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Corydalis cava</i>	I	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Melittis melissophyllum</i>	II	II	II	II	II	-	-	-	-	-	-						
<i>Helleborus foetidus</i>	II	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Viburnum lantana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Epipactis helleborine</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Cephalanthera damasonium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Monotropa hypopitys</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Ribes alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Quercus faginea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Cephalanthera longifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Epipactis microphylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
Diferenciales de subasociaciones																	
<i>Daphne laureola</i>	IV	IV	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Gaultheria odoratissima</i>	IV	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Crepis lampañoides</i>	III	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Paris quadrifolia</i>	I	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Festuca diffusa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Allium victorialis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Corylus avellana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Pimpinella saxifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Isopyrum thalictroides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Sesleria argentea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						

Carex digitata	+	5
Carex caudata	+	1
Sesleria albicans	+	2
Veronica montana	+	11
Hedychrichion cantabricum	+	3
Carex brevicollis	+	5
Bartsia sempervirens	+	5
Laserpitium eliasii	+	1
Tanacetum corymbosum	+	1
Laserpitium latifolium	+	7
Polyistachys x illyricum	+	6
Características de Scillo-Fagion	+	11
Scilla filo-hyacinthus	+	1
Características de Epipactido-Fagion	+	10
Sorbus aria	+	2
Primula elatior	+	16
Primula elatior	+	13
Lathyrus niger	+	11
Características de Fagion sylvaticae	+	11
Serpyllaria alpestris	+	4
Pulmonaria affinis	+	1
Primula elatior	+	5
Lathyrus niger	+	1
Características de Fagellata sylvatica	+	1
Ranunculus tuberosus	+	10
Euphorbia dulcis	+	1
Mercurialis perennis	+	10
Lilium martagon	+	8
Mohringia trinervia	+	6
Sanicula europaea	+	6
Milium effusum	+	5
Potentilla sterilis	+	4
Comandra myrsinites	+	2
Lysimachia nemorum	+	13
Actaea spicata	+	8
Pulmonaria longifolia	+	5
Allium ursinum	+	1
Phyllitis scolopendrium	+	2
Urtica glabra	+	1
Hordeolum europaeus	+	1
Cardamine impatiens	+	5
Ephedrum montanum	+	4
Prunus avium	+	1
Polygonatum multiflorum	+	1
Doronicum pardalianches	+	1
Lathyrus hispanicus	+	1
Stachys sylvatica	+	1
Características de Ilici-Fagion	+	1
Luzula hennigaei	+	1
Saxifraga spathularis	+	1
Características de Quercetalia roboris	+	1
Luzula forsteri	+	10

Además: Características de *Epinactido-Fagetum*: en C-Fs: *Acer opalus*; I; en E-Fs: *Acer monspessulanum*; I; *Quercus pubescens*; +; *Sorbus terminalis*; I; en P-Fs: *Sorbus terminalis*; +; *Buxioides purpureoacaulica*; +; Características de *Fagetum sylvaticae*: en O-F: *Quercus x andegevensis*; I; en C-Fd: *Hypericum androsaemum*; +; en E-Fs: *Hypericum androsaemum*; +; Características de *Fageto-Carpinetum*: en O-F: *Carpinus betulus*; I; en C-Fs: *Fraxinus excelsior*; I; en E-Fs: *Fraxinus excelsior*; +; en P-Fs: *Fraxinus excelsior*; +; Características de *Hederae*: en O-F: *Hedera helix*; IV; en O-Fs: *Hedera helix*; IV; en E-Fs: *Hedera helix*; +; en P-Fs: *Castanea sativa*; I; *Quercus x allioniana*; +; en N-F: *Hedera helix*; +; en E-Fs: *Castanea sativa*; I; en O-Fs: *Castanea sativa*; I; *Quercus x allioniana*; +; en N-F: *Hedera helix*; +; en P-Fs: *Castanea sativa*; I; *Quercus x allioniana*; +; en E-Fs: *Castanea sativa*; I; *Quercus x allioniana*; +; Significado de los acónitos como en la Tabla I, salvo la columna O-F* en la que se muestran los valores de frecuencia correspondientes a los inventarios publicados bajo la denominación de *Omphalodo-Fagetum* con anterioridad a la elaboración del presente trabajo. En sombreado se

destacan las especies cuya frecuencia procedencia de la información:

Tabla 5
Comparación de las comunidades integrantes de las series de vegetación de los tipos de hayedos reconocidos en la Cordillera Cantábrica.

Comunidades seriales	Tipo de hayedo				
	O-F	B-F	C-F	N-F	E-F
Prebosques de serbales, sauces y abedules (<i>Betulion fontqueri-celtibericae</i>)					
<i>Sorbo aucupariae-Salicetum capreae</i>	●	●?			
<i>Holco mollis-Betuletum celtibericae</i>	●				
<i>Salici atrocinereae-Betuletum celtibericae</i>		●?			
Avellanadas (<i>Corylo-Populion tremulae</i>)					
<i>Laserpitio eliasii-Coryletum avellanae</i>					●
Com. de <i>Corylus avellana</i>		1	1		
Espinales					
Comunidades de <i>Berberidion</i>			●		
Comunidades de <i>Pruno-Rubion ulmifoliae</i>		●	●		●
Piornales y escobonales (<i>Genistion polygaliphyliae</i>)					
<i>Cytiso scopariae-Genistetum polygaliphyliae</i>	●	●			
<i>Cytiso cantabricae-Genistetum polygaliphyliae</i>		●			
<i>Genistetum obtusirameo-polygaliphyliae</i>	●?	●			
Comunidad de <i>Cytisus scoparius</i>					●
Brezales (<i>Daboecion cantabricae</i>)					
<i>Pterosparto cantabrici-Ericetum aragonensis</i>	●	●			
<i>Halimio alyssoidis-Ulicetum gallii</i>	●	●			
Comunidad de <i>Erica arborea</i>	●				
<i>Daboecio cantabricae-Ulicetum cantabrici</i>		●	●		
<i>Erici tetralicis-Ulicetum gallii</i>			●		
Aulagares					
<i>Lithodoro diffusae-Genistetum occidentalis</i>			●		●
<i>Lithodoro diffusae-Genistetum legionensis</i>			●		●
<i>Helictotricho cantabrici-Genistetum occidentalis</i>			●		
<i>Arctostaphylo crassifoliae-Genistetum occidentalis</i>					●
Pastizales					
Prados de <i>Cynosurion cristati</i>	●	●			
Prados de <i>Arrhenatherion</i>			●	●	
Cervunales de <i>Violion-caninae</i>	●	●			
Pastizales de <i>Bromion erecti</i>			●	●	
Pastizales crioturbados de <i>Festuco-Ononidetea</i>	●	●	●	●	●

Tipos de hayedo: O-F: *Omphalodo nitidae-Fagetum sylvaticae*; B-F: *Blechno spicant-Fagetum sylvaticae*; C-F: *Carici sylvaticae-Fagetum sylvaticae*; N-F: *Neottio nidi-avis-Fagetum sylvaticae*; E-F: *Epipactido helleborines-Fagetum sylvaticae*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios realizados por dos revisores anónimos para mejorar el manuscrito original. Igualmente, expresan su gratitud a José Manuel Blanco López, Manuel Fontao Alvarado, Miguel Ángel Negral Fernández, Gabriel Lijó Pose, Ruth María Barros Camba y Manuel Rodríguez Ro-

mero, por la ayuda prestada por durante la realización de los trabajos de campo, y a Ruth María Barros Camba, María Jesús Vázquez Celeiro y Susana Dopico Fernández el tratamiento y análisis de las muestras edáficas en el laboratorio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aizpuru, I., Aseginolaza, C., Garin, F. & Vivant, J. —1998— Contribuciones al conocimiento de la flora del País Vasco, III — Munibe 50: 7-19.
- Amigo, J., Giménez de Azcarate, J. & Izco, J. —1993— Las comunidades de la clase Ononido-Rosmarinetea Br.-Bl. 1974 en su límite noroccidental ibérico (Galicia-NO de España) — Bot. Compl.: 18: 213-229.
- Báscones, J.C. —1978— Relaciones suelo-vegetación en la Navarra húmeda del noroeste. Estudio florístico-ecológico — Mem. Doc. (inéd.), Univ. Navarra. 336 pp.
- Becker, M. —1981— 3. Écologie du hêtre et de la hêtraie — In: Teissier du Cros, E. (Coord.). Le Hêtre. Pp. 69-153. Dép. Rec. For. INRA. Paris.
- Bellot, F. —1968— La vegetación de Galicia — An. Inst. Cavañilles 24: 3-306.
- Braun-Blanquet, J. —1967— Vegetationsskizzen aus dem Basenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. I — Vegetatio 14(1-4): 1-126.
- Braun-Blanquet J. —1979— Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales.— Ed. Blume. Barcelona. 820 pp.
- Carballo González, J.M. & Díaz González, T.E. (1992); Flora, vegetación y fauna del Puerto de San Isidro — In: Puertos del Rasón y San Isidro. Colección Aulas de la Naturaleza, 3: 59-127. Cons. Educ. Cult. Dep. Juv. Princ. Asturias. Avilés.
- Castroviejo, S. (Coord.) —1986-2008— Flora Iberica, Vols. I-VIII, X, XIV y XXI. — Real Jardín Botánico. C.S.I.C. Madrid.
- Cecchini, G., Carnicelli, S., Mirabella, A. Mantelli, A. & Sanesi, G. —2002— Soil conditions under *Fagus sylvatica* CONECOFOR stand in Central Italy: an integrated assessment through combined solid phase and solution studies — J. Limnol. 61(suppl. 1): 36-45.
- Comps B., Letouzey, J. & Timbal, J. —1980a— Essai de synthèse phytosociologique sur les hêtraies collineennes calcicoles du domaine atlantique français — Doc. Phytosoc. 5: 177-191.
- Comps B., Letouzey, J. & Timbal, J. —1980b— Essai de synthèse phytosociologique sur les hêtraies collineennes du domaine atlantique français. II.- Les hêtraies sur sols acides et neutres — Doc. Phytosoc. 5: 409-443.
- Comps B., Letouzey, J. & Timbal, J. —1986— Etude synsystématique des hêtraies pyrénées et des régions limitrophes (Espagne et Piémont aquitain) — Phytocoenologia 14(2): 145-236.
- Díaz González, T.E. & Fernández Prieto J.A. —1994— La vegetación de Asturias — Itineraria Geobot. 8: 243-528.
- Díaz González T.E. & Vázquez A. —2004— Guía de los bosques de Asturias — Ed. Trea, S.L. Gijón. 287 pp.
- Diekmann, M., Eilertsen, O., Fremstad, E., Lawesson, J.E. & Aude, E. —1999— Beech forest communities in the Nordic countries- a multivariate analysis — Plant Ecology 140: 203-220.
- Duchaufour, P. —1987— Manual de Edafología — Masson, S.A. Barcelona. 214 pp.
- Ellenberg, H. —1988— Vegetation ecology of Central Europe. 4th Edition — Cambridge Univ. Press. Cambridge. 731 pp.
- Fernández Prieto, J.A. —1981— Estudio de la flora y vegetación del Concejo de Somiedo — Mem. Doc. (inéd.). Fac. Ci. Univ. Oviedo. 423 pp.
- Fernández Prieto, J.A. & Vázquez, V.M. —1987— Datos sobre los bosques asturianos orocantábricos occidentales — Laza-roa 7: 363-382.
- Gandullo Gutiérrez, J.M., Sánchez Palomares, O. & Gómez Alonso, S. —1983— Estudio ecológico de las tierras altas de Asturias y Cantabria — I.N.I.A. Mº Agric., Pesca y Alim. Madrid. 219 pp.
- Gandullo Gutiérrez, J.M., Blanco Andray, A., Sánchez Palomares, O., Rubio Sánchez, A., Elena Roselló, R. & Gómez Sanz, V. —2004— Las estaciones ecológicas de los hayedos españoles — Monografías I.N.I.A.: Serie Forestal nº 8. Mº Educ. Ci. Madrid. 299 pp.
- García-Mijangos, I. —1997— Flora y vegetación de los Montes Obarenes (Burgos) — Guineana 3: 3-458.
- García-Suárez, R., Alonso-Blanco, C., Fernández-Carvajal, M.C., Fernández-Prieto, J.A., Roca, A. & Giráldez, R. —1997— Diversity and systematics of *Deschampsia* sensu lato (Poaceae), inferred from karyotypes, protein electrophoresis, total genomic DNA hybridization and chloroplast DNA análisis — P1. Syst. Evol. 205: 99-110.
- Giménez de Azcárate, J. —1993a— Estudio fitosociológico de la vegetación de los afloramientos calizos de Galicia — Mem. Doc. (inéd.). Univ. Santiago de Compostela. 310 pp.
- Giménez de Azcárate, J. —1993b— La vegetación de la montaña caliza del oriente gallego — In: Pérez Alberti, A. Guitián Rivera, L. & Ramil Rego, P. (Eds.). La evolución del paisaje en las montañas del entorno de los Caminos Jacobeos. Pp. 133-152. Cons. Rel. Inst. Port. Gob. Xunta de Galicia. Santiago de Compostela.
- Giménez de Azcárate, J. Romero Buján, M.I. & Amigo Vázquez, J. —1996— Los espinales de la *Pruno-Rubion ulmifoliae* en Galicia — Lazaroa, 16: 89-104.
- Guitián Ojea, F., Carballas, T. & Muñoz Taboada, M. —1982— Suelos naturales de la Provincia de Lugo — C.I.S.C. Santiago de Compostela. 151 pp.
- Guitián Rivera, J. —1984— Estudio de la vegetación herbácea de la Sierra del Caurel (Lugo) — Mem. Doc. (inéd.). Univ. Santiago de Compostela — 330 pp.
- Guitián, J. Izco, J. & Amigo, J. —1988— El mesobromion cantábrico y su diferenciación occidental — Doc. Phytosoc. 11: 275 - 282.
- Gunnemann, H., Mayor López, M., Fernández Fernández, A. & Carlón Ruiz, L. —2001— Aspectos ecológicos y corológicos de los hayedos cantábricos — Bol. Cien. Nat. R.I.D.E.A. 47: 313-329.
- Herrera Gallástegui, M. —1995— Estudio de la vegetación vascular de la cuenca del Río Asón — Guineana 1: 3- 435.
- Izco, J., Amigo, J. & Guitián, J. —1986— Identificación y descripción de los bosques montanos del extremo occidental de la Cordillera Cantábrica — Trab. Comp. Biol. 13: 183-202.
- Izco, J. & Guitián Rivera, J. —1982— Los prados de siega con *Malva moschata* (*Arrhenatherion elatioris*) en Galicia — Pastos 12(2): 255-264.
- Izco, J., Amigo, J. & García-San León, D. —1999— Análisis y clasificación de la vegetación leñosa de Galicia (España) — Lazaroa 20: 29-47.
- Kruskal, J.B. —1964a— Multidimensional scaling by optimizing

- goodness of fit to a nonmetric hypothesis — *Psychometrika* 29: 1-27.
- Kruskal, J.B. —1964b— Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method — *Psychometrika* 29: 115-129.
- Lawesson, J.E. —2000— Danish deciduous forest types — *Plant Ecol.* 151: 199-221.
- Legendre, P. & Legendre, L. —1998— Numerical ecology. Developments in environmental modelling 20. 2^a Ed. Elsevier. Ámsterdam. 853 pp.
- Leuschner, Ch., Meier, I. & Hertel, D. —2006— On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types — *Ann. For. Sci.* 63: 355-368.
- Loidi Arregui, J. —1983— Estudio de la flora y vegetación de la cuenca de los ríos Deva y Urola en la provincia de Guipúzcoa — Ser. Tesis Doc. Publ. Univ. Compl. Madrid. Madrid. 298 pp.
- Loidi Arregui, J., Biurrun Galarraga, I. & Herrera Gallástegui, M. —1997— La vegetación del centro-norte de España — *Itinera Geobot.* 9: 161-618.
- López Pacheco, M.J. —1988— Flora y vegetación de las cuencas media y alta del Río Curueño (León) — Inst. Fray Bernardino de Sahún. Diput. León. León. 384 pp.
- Losa, J.M. —1978— Las formaciones arbóreas de la comarca de El Cebriero (Lugo) — Publ. Dep. Bot. 1: 1-36.
- Martínez García, G & Mayor López, M. —1974— Estudio fitosociológico y fitotopográfico de las vertientes septentrional y meridional del Puerto de Ventana — *Rev. Fac. Ciencias Oviedo* 15(1): 55-109.
- Merino, A., Real, C., Álvarez-González, J.G. & Rodríguez-Gutián, M.A. —2007— Forest structure and C stocks in natural *Fagus sylvatica* forest in southern Europe: the effects of past management — *For. Ecol. Manag.* 250(3): 206-214.
- Montserrat-Recoder, P. —1968— Los hayedos navarros — *Coll. Bot.* 7: 845-893.
- Navarro, F. —1974— La vegetación de la Sierra del Aramo y sus estribaciones (Asturias) — *Rev. Fac. Ciencias XV-1:* 111-243.
- Oberforfer, W. —1992— Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche. A. Textband — Gustav Fischer Velag. Jena. 282 pp.
- Onaindía Olalde, M. —1986— Ecología vegetal de las Encartaciones y Macizo del Gorbea-Vizcaya — Serv. Ed. Univ. País Vasco. 271 pp.
- Pérez Carro, F.J. —1986— Aportaciones al estudio de los hayedos de la Cordillera Cantábrica — Inst. Fray Bernardino de Sahún. Diput. León. León. 204 pp.
- Pérez Carro, F.J. & Díaz González, T.E. —1987— Aportaciones al conocimiento de los hayedos basófilos cantábricos — *Lazaroa* 7: 175-196.
- Pérez García, M.A. —1983— Flora y vegetación de la Comarca de Omaña — Mem. Doc. (inéd.) Fac. Biol. Univ. León — 410 pp.
- Pérez Morales, C. —1988— Flora y vegetación de la cuenca alta del Río Bernesga (León) — Inst. Fray Bernardino de Sahún. Diput. León. León. 384 pp.
- Pizzeghello, D., Nicolini, G. & Nardi, S. —2001— Hormone-like activity of humic substances in *Fagus sylvatica* forests — *New Phytol.*, 151: 647-657.
- Rivas-Martínez, S. —1962— Contribución al estudio fitosociológico de los hayedos españoles — *An. Inst. Bot. Cavanilles* 20: 99-128.
- Rivas-Martínez, S. —1964— Esquema de la vegetación potencial y su correspondencia con los suelos en la España Peninsular — *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 22: 343-404.
- Rivas-Martínez, S., Izco, J. & Costa, M. —1971— Sobre flora y vegetación del macizo de Peña Ubiña — *Trab. Dep. Bot. Fisiol. Veg.* 3: 47-123.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández Prieto, J.A., Loidi, J. & Penas, A. —1984a— La vegetación de la alta montaña cantábrica. Los Picos de Europa — Ed. Leonesas. León. 300 pp.
- Rivas-Martínez, S., Sancho, L.G., Cantó, P., Loidi, J. & Sánchez Mata, D. —1984b— Datos sobre la vegetación del valle del río Bidassoa (España) — *Lazaroa* 6: 127-150
- Rivas-Martínez, S., Báscones, J.C., Díaz, T.E., Fernández González, F. & Loidi, J. —1991— Sintaxonomía de los hayedos del suroeste de Europa — *Itinera Geobot.*, 5: 457-480.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández-González, F., Izco, J., Loidi, J., Lousá, M. & Penas, A. —2002— Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001 — *Itinera Geobot.*, 15, 2 vol.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F., Loidi, J., Lousá, M. & Penas, A. —2001— Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level — *Itinera Geobot.* 14: 5-341.
- Rodríguez Guitián, M.A. —2006— Acerca de la identidad fitosociológica de los hayedos silícolas sublitorales del centro de la Cornisa Cantábrica — *Lazaroa* 27: 59-78.
- Rodríguez Guitián, M.A. & Ramil-Rego, P. —2007— Revisión de las clasificaciones climáticas aplicadas al territorio gallego desde una perspectiva biogeográfica. — *Rec. Rur.* 1(3): 31-53.
- Rodríguez Guitián, M.A. & Ramil-Rego, P. —2008— Fitogeografía de Galicia: análisis histórico y nueva propuesta corológica — *Rec. Rur.* 1(4): 19-50.
- Rodríguez Guitián, M.A. & Amigo Vázquez, J. —2009a— Caracterización florística de los hayedos calcícolas del Distrito Altonarceense (Cordillera Cantábrica occidental) — Actas del VIII Coloquio Internacional de Botánica Pirenaico-Cantábrica: 541-560. Serv. Publ. Univ. León. León.
- Rodríguez Guitián, M.A. & Amigo Vázquez, J. —2009b— Datos florísticos y ecológicos sobre los espinales y aulagares del extremo occidental de la Cordillera Cantábrica — Actas del VIII Coloquio Internacional de Botánica Pirenaico-Cantábrica. Pp: 579-594. Serv. Publ. Univ. León. León.
- Rodríguez Guitián M.A., Amigo Vázquez J. & Romero Franco R. —2000— Aportaciones sobre la interpretación, ecología y distribución de los bosques supratemplados naviano-ancareses — *Lazaroa* 21: 45-65.
- Rodríguez Guitián, M.A., Fontao, M., Negral, M. & Merino, A. —2001— Estado nutricional de los hayedos de la Sierra del Cauvel (Lugo-León) y su relación con las propiedades de los suelos — *Revista del I.N.I.A. Ser. Inv. Rec. For.* 10(2): 253-270.
- Rodríguez Guitián, M.A., Real, C., Amigo, J. & Romero, R. —2003— The Galician-Asturian beechwoods (*Saxifrago spathularidis-Fagetum sylvaticae*): description, ecology and differentiation from other Cantabrian woodland types — *Acta Bot. Gallica* 150(3): 285-305.
- Rodríguez Guitián M.A., Real C., Blanco López J.M. & Ferreiro

- da Costa J. —2005—Caracterización fitosociológica de la orla forestal de los hayedos silicícolas naviano-ancarenses (*Sorbo aucupariae-Salicetum capreae*) — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 141-2: 69-74.
- Rodríguez Guitián, M.A., Amigo, J. & Izco, J. —2009—Pastizales calcífolios de lastón (*Brometalia erecti*) en el occidente de la Cordillera Cantábrica — Actas del VIII Coloquio Internacional de Botánica Pirenaico-Cantábrica. Pp: 595-616. Serv. Publ. Univ. León. León.
- Romero Rodríguez, C.M. —1983— Flora y vegetación de la cuenca alta del Río Luna (León) — Monografías ICONA, 29. Mº Agric., Pesca y Alimentación. Madrid. 273 pp.
- Romero Rodríguez, C.M. & Romero Cuenca, G.M. —1996— IV-Vegetación. — In: Mapa Forestal de España. E. 1:200.000. Hoja 3-3. Ponferrada: 79-158 — DGCN. Mº Med. Amb. Madrid.
- Romero Rodríguez, C.M. & Romero Cuenca, G.M. —1997— Hayedos residuales en el noroeste de León — Boletín Informativo C.O.I.T.F. 33: 3-9.
- Romero Rodríguez, C.M. & Romero Cuenca, G. M. —2004— El paisaje forestal en los valles de Añares y Fornela — Inst. Estud. Bercianos. Ponferrada. 101 pp.
- Sahuquillo, E., Cajade, D. & Fraga, M. —2001— Taxonomic re-vision of *Hedera L.* species from the NW Iberian Peninsula — Bol. Soc. Brot. 70: 89-100.
- Silva-Pando, F. J. —1990— La Flora y vegetación de la Sierra de Añares: base para la planificación y ordenación forestal — Mem. Doc. (inéd.). Univ. Complutense. Madrid. 532 pp.
- Silva-Pando, F.J., Díaz-Maroto Hidalgo, I.J., Prunell Tuduri, A., Alonso Santos, M. —1992— Caracterización ecológica y estructural de los hayedos en Galicia (N.O. de la Península Ibérica) — In: Elena Roselló, R. Actas del Congreso Internacional del Haya. Vol. I. Pp. 155-166. Pamplona.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (Eds.) —1964-1980— Flora Europaea, Vols. 1-5 — Cambridge University Press. Cambridge.
- Tüxen, R. & Oberdorfer, E. —1958— Die Pflanzenwelt Spaniens. II Teil. Eurosirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 32: 1-328.
- Tzanev, R., Dimitrov, M., Chytrý, S. & Chytrý, M. —2006— Beech forest communities in Bulgaria — Phytocoenologia 36(2): 247-279.
- Willner, W. —2002— Syntaxonomical revision of the beech forests of southern Central Europe — Phytocoenologia 32 (3): 337-453.

Recibido: 26 agosto 2008

Aceptado: 23 diciembre 2008