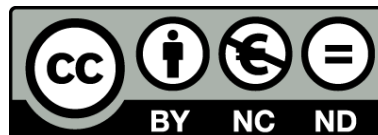




UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Patrons estructurals, ecològics i biogeogràfics en vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes

Aaron Pérez Haase



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial – SenseObraDerivada 3.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial – SinObraDerivada 3.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs 3.0. Spain License.**

Patrons estructurals, ecològics i biogeogràfics
en vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes

Aaron Pérez Haase
Barcelona, novembre de 2015

Patrons estructurals, ecològics i biogeogràfics
en vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes

Aaron Pérez Haase



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Departament de Biologia Vegetal

Programa de Doctorat, Biologia Vegetal

Patrons estructurals, ecològics i biogeogràfics en vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes

Memòria presentada per Aaron Pérez Haase per optar al
grau de doctor per la Universitat de Barcelona

Director de la tesi

Dr. Josep Maria Ninot i Sugrañes
Professor Titular de Biologia Vegetal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Barcelona, novembre de 2015

Agraïments

D'una manera o d'una altra, molta gent ha col·laborat al llarg dels anys a fer aquest treball possible¹ (segur que m'he descuidat algú: sentiu-vos també inclosos, si-us-plau):

Amèlia Mañà, Josep M. Ninot, Efreem Batriu, José M. Blanco, Empar Carrillo, Mireia Bartrons, Albert Ferré, Artur Lluent, Arnau Mercadé, Estela Illa, Alba Anadón, Albert Petit, Albert Romero, Marc Terradas, Oriol Grau, Miquel de Cáceres, Luca Bragazza, Rodolfo Iturraspe, Laura van Waveren, Martin Baumann, Joan Pérez, Cristina O'Callaghan, Ester Gaya, Rosalia Haase, Helena Ruiz, Jeremy Bruhl, Jesús Vilellas, Jordina, Martí Orta, Moisès Guardiola, Montserrat Brugués, Neus Gómez, Rafael Quadrada, Cèsar Pedrocchi, Robin Corria, Tina Chappuis, Borja Jiménez, Meritxell Arqué, Cristina Rosique, John McInnes, Roland Kaiser, Eulàlia Pladevall, Sara Orgué, Susanna Vintro, Virgínia, Josep Mañà...

A tots vosaltres, moltes gràcies per l'ajuda

¹ Vaig gaudir de la beca FI de la Generalitat de Catalunya

Taula de continguts

Capítol I. Introducció general i objectius	1
Introducció general.....	3
Hidrologia	4
Torba i torberes	5
Gradients ecològics	6
Flora i vegetació.....	7
Les molleres i les torberes d'esfagnes en el paisatge.....	8
Terminologia.....	9
Antecedents sobre l'estudi de les torberes.....	10
Recerca realitzada i localitats d'estudi	11
Objectius	15
Capítol II. Determinants ambientals de la distribució de plantes vasculares i de briòfits a les molleres i a les torberes d'esfagnes pirinenques.....	17
Introducció.....	19
Mètodes.....	21
Situació dels sistemes estudiats	21
Mostreig ambiental	22
Anàlisis estadístiques.....	24
Resultats	26
Comunitats vegetals	26
Ordenacions.....	29
Discussió.....	35
Comunitats vegetals	35
Determinants ecològics de la composició florística de les molleres	37
Els determinants ecològics de les plantes vasculares i dels briòfits.....	39
Estructura espacial de la vegetació de molleres	40
Observacions finals.....	40
Annex	43

Capítol III. El sistema de molleres de la bassa Nera (Vall d’Aran), un exemple de diversitat i singularitat d’espècies mantinguda pels gradients ambientals i per processos de successió vegetal.....	47
Introducció.....	49
Mètodes.....	50
Llocs d’estudi.....	50
Mostreig de camp.....	53
Anàlisis estadístiques.....	55
Resultats.....	55
Discussió.....	61
Annex.....	65
Capítol IV. Vegetació de torberes minerotròfiques i gradients ambientals a la Terra del Foc (Argentina).....	67
Introducció.....	69
Mètodes.....	71
Localitats d’estudi.....	71
Mostreig de camp.....	72
Química de les aigües i dels sòls.....	74
Anàlisis estadístiques.....	74
Resultats.....	76
Unitats de vegetació i localitats.....	76
Diferenciació ecològica a escala regional.....	79
Variació ecològica a escala de detall.....	83
Discussió.....	84
Característiques dels hàbitats.....	84
Flora i vegetació: la singularitat dels coixinets d’esfagnes.....	85
El gradient latitudinal o macroclimàtic.....	86
Gradients a escala de detall.....	87
Observacions finals.....	88
Annex.....	91

Capítol V. Diversificació florística i biogeogràfica de la vegetació d'aiguamolls de muntanya a la meitat septentrional de la península Ibèrica i als Pirineus	95
Introducció	97
Mètodes	99
Àrea d'estudi	100
Gestió dels inventaris i anàlisis estadístiques.....	101
Resultats	107
Estratificació	107
Singularització de la vegetació higròfila de muntanya	107
Vegetació higròfila de muntanya	111
Molleres i torberes d'esfagnes	114
Discussió.....	120
Classificació de la vegetació higròfila	120
Classificació de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes.....	121
Principals gradients ambientals.....	123
Biogeografia: distribucions.....	125
Síntesi i observacions finals	126
Annex	129
Capítol VI. Diversitat de comunitats vegetals a les molleres de la Vall d'Aran (Pirineus centrals).....	135
Introducció.....	137
Mètodes.....	138
Resultats i discussió	140
Consideracions finals	185
Annex	189
Capítol VII. Conclusions generals	191
Capítol VIII. Bibliografia.....	197

CAPÍTOL I

INTRODUCCIÓ GENERAL I OBJECTIUS

Introducció general

Aquest treball tracta de la diversitat de la vegetació de les molleres i de les torberes d'esfagnes a la península Ibèrica i a la Terra del Foc. Del capítol II al VI presentem diferents estudis sobre patrons estructurals, ecològics i biogeogràfics en aquesta vegetació. Fem èmfasi especialment en l'arranjament de la flora i les comunitats vegetals al llarg de gradients ecològics, que estudiem a diferents escales, des de la de detall fins a la regional.

Les molleres i les torberes d'esfagnes són hàbitats de sòls xops, almenys temporalment, ocupats per vegetació pradenca, per masses de briòfits o per boscos esclarissats (Rydin & Jeglum 2006). Com la resta d'aiguamolls, poden estar negats d'aigua o presentar el nivell freàtic per sota el nivell del terra, però sempre molt a prop de la superfície. Són hàbitats que presenten un òptim de distribució en regions boreals i temperades fredes i atlàntiques. Així, són els tipus d'aiguamoll predominants al nord d'Europa, abraçant les àrees atlàntiques de Gran Bretanya, Irlanda, la península Escandinava, etc. A més a més s'estenen àmpliament per les regions boreals d'Euràsia, d'Amèrica del Nord i d'Amèrica del Sud, on ocupen grans superfícies (Gore 1983c; Joosten & Clarke 2002; Fraser & Keddy 2009). Pel que fa a la seva distribució altitudinal, a les regions boreals i temperades atlàntiques, són predominants a les grans planes, sobretot a cotes baixes (des d'arran de mar) i intermèdies (fins a uns 1.000 m d'altitud). No obstant, també són un tipus de vegetació característica de les muntanyes del centre i sud d'Europa. Aquí, però, la seva posició altitudinal és més elevada, seguint un patró biogeogràfic comú amb altres tipus de vegetació d'alta muntanya (Körner 2003). Així, se situen aproximadament entre els 1.000 i els 2.500 m d'alçada (Casanovas 1991; Bragazza & Gerdol 1999; Hájková & Hájek 2004b; Sekulová et al. 2012). A la península Ibèrica, les molleres i les torberes d'esfagnes solen ocupar petites superfícies a les muntanyes, tot i que es poden presentar a cotes baixes al litoral atlàntic. Concretament, als Pirineus, sistema Ibèric, sistema Central i serralada Cantàbrica són freqüents entre els 1.500 i els 2.500 m, coincidint aproximadament amb l'estatge subalpí (Rivas-Martínez 1963; Rivas-Martínez et al. 1984; Casanovas 1991; Rivas-Martínez 2011). No obstant, en països de forta influència oceànica, des de Galícia al país Basc, també es presenten entre els 200 i els 1.000 m amb certa freqüència (Fernández Prieto et al. 1987; Martínez Cortizas & García-Rodeja Gayoso 2001; Heras et al. 2010). A la Terra del Foc argentina, en canvi, sota clima boreal, prosperen especialment a cotes baixes.

Hidrologia

Les molleres i les torberes d'esfagnes es distingeixen pel tipus de règim hidrològic que presenten (Moore & Bellamy 1974; Rydin & Jeglum 2006). Les aigües que alimenten les primeres s'han enriquit en minerals en contactar amb horitzons minerals del sòl (Ivanov 1981). Per tant, les molleres són minerotròfiques per l'alimentació d'aigua que reben i geogèniques per les condicions en les que neixen i prosperen (Rydin & Jeglum 2006). En canvi, les torberes d'esfagnes s'alimenten exclusivament d'aigua de pluja, de neu i per deposició atmosfèrica de petites partícules. Són, per tant, ombrotròfiques, i com que es desenvolupen a partir de l'aigua de precipitació són ombrogèniques (Taula 1.1). Aquestes diferències no només afecten quan i com entra i surt l'aigua de l'aiguamoll, sinó que determinen les condicions de fertilitat, d'acidesa i d'oligotròfia dels hàbitats. D'altra banda, els esfagnes poden dominar també sota condicions minerotròfiques però en aquest treball els considerem molleres (riques en esfagnes) i no pas torberes d'esfagnes. Com a norma general, les molleres ombrotròfiques són menys fèrtils i més oligotròfiques i àcides que les minerotròfiques. D'entre les formacions geogèniques podem distingir-ne quatre tipus bàsics (Sjörs 1948; Damman & French 1987): topogèniques – amb aigües estagnants; nivell freàtic pla –, soligèniques – amb circulació d'aigua; nivell freàtic inclinat – i limnogèniques – sotmeses a influència permanent d'estanys o rierols d'aigües lentes (Figures 1.1–1.3). Les torberes geogèniques més freqüents i extenses són les topogèniques i les soligèniques. Les primeres estan relacionades amb àrees planes o amb cubetes, com els circs glacials, mentre que les segones estan vinculades amb fonts, surgències i rierols de vessant. Per tant, el moviment i el recanvi de l'aigua és més gran en les molleres soligèniques que no pas en les topogèniques (Wheeler & Proctor 2000). En conseqüència, les característiques físico-químiques d'aquests hàbitats (entrada de nutrients, oxigenació, etc.) són diferents. Les molleres limnogèniques tenen típicament un nivell freàtic molt estable al llarg de l'estiu (Damman & French 1987) perquè es mouen amunt i avall acompanyant el moviment estacional de l'aigua dels estanys.

Evidentment, hi ha casos intermedis entre hàbitats geogènics i ombrogènics. Així, les torberes d'esfagnes ombrogèniques, que poden arribar a ocupar superfícies molt extenses a les regions boreals i atlàntiques, es presenten en forma de coixinets de pocs metres quadrats formats per molsa a les àrees marginals de la seva distribució, com els Pirineus. Quan els coixinets són baixos, com és el cas de la majoria d'ells, reben influència geogènica en transportar amunt per capil·laritat aigua rica en minerals (Damman 1986; Casanovas 1991), de manera que es poden considerar torberes mixtes pel que fa al seu règim hidrològic.

Des d'una perspectiva biogeogràfica, les torberes ombrotròfiques es poden presentar només en climes amb pluges freqüents durant el període de desenvolupament vegetatiu. Així, a latituds altes (extratropicals), són abundants en climes boreals i temperats de forta influència

oceànica. En canvi, quan l'evapotranspiració potencial supera la precipitació ja no és possible el creixement sense entrada d'aigua geogènica (Vitt 2009; Grootjans et al. 2010). Per aquest motiu, cap al sud d'Europa i en àrees continentals, les torberes ombrotròfiques es localitzen a les muntanyes. Igualment, a la Terra del Foc desapareixen de les àrees estepàries, amb poca precipitació estival i vents forts que incrementen l'evaporació.

Torba i torberes

En sòls entollats l'oxigen es difon unes mil vegades més lentament que en l'aire, i ràpidament s'esgota per respiració de la matèria orgànica. En condicions d'anòxia les restes vegetals es poden anar acumulant al sòl, ja que s'hi dipositen més ràpid que no es respiren. Quan aquestes acumulacions superen el 30% de la massa seca del sòl i fan un gruix superior als 30 cm ens hi referim com a torba (Joosten & Clarke 2002). Aquelles àrees en les que hi ha torba perquè s'hi està formant o perquè s'hi va formar, les anomenem torberes. Per tant, en tots els casos en què l'horitzó híctic, o torbós, del sòls no arribi almenys als 30 cm no els podem anomenar torberes. Entre geobotànics i ecòlegs s'ha emprat sovint torbera com a sinònim de mollera, però creiem que està bé reservar el terme torbera pels casos en què hi hagi un horitzó de torba ben constituït. De tal manera que les molleres poden ser torberes o no, però estan constituïdes per una vegetació potencialment formadora de torba (Joosten & Clarke 2002). El que anomenem torbera d'esfagnes conté, per definició, torba. Hi ha, no obstant, molleres riques en esfagnes que poden, o no, ser torberes.

Taula 1.1. Principals característiques i terminologia referides a les molleres i a les torberes d'esfagnes.

	Mollera	Torbera d'esfagnes
Tipus hidrològic	Variable però sempre geogènic	Ombrogènic
Tipus d'alimentació d'aigua	Minerotròfica	Ombrotròfica
pH	Variable (5–8)	Molt àcid (3,5–5)
Fertilitat	Baixa	Molt baixa
Profunditat del nivell freàtic	Molt variable	Variable (sovint força profunda)
Contingut catiònic	Molt variable	Molt baix
Acumulació de torba	Molt variable (sòl torbós o no)	Elevada (sòl sempre torbós)
Tipus de torbera	Torbera baixa o minerotròfica	Torbera alta o ombrotròfica
Tipus fisiognòmic	Prats baixos	Catifes o coixinets d'esfagnes
Coberta arbòria	A vegades present	A vegades present
Tipus de vegetació ¹	<i>Scheuchzeria palustris</i> - <i>Cariceta fuscae</i>	<i>Oxycocco palustris</i> - <i>Sphagnetes magellanici</i>
Correspondència en anglès	<i>Suo</i> o <i>Fen</i> ²	<i>Raised bog</i> o simplement <i>Bog</i> ³

¹A la zona holàrtica. ²*Fen* és un cas concret de *Suo* (vegeu més avall). ³Existeixen molts altres termes per fer referència a tipologies concretes, entre ells *Sphagnum hummock*.

Gradients ecològics

En relació a les molles i les torberes d'esfagnes, hi ha un cert acord en destacar com a gradients determinants d'importància general la profunditat del nivell freàtic i el gradient pobre-ric (*poor-rich gradient*) (Bragazza & Gerdol 1999; Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Rydin & Jeglum 2006; Vitt 2006). Pel que fa al gradient de profunditat del nivell freàtic, es fàcil observar una clara zonació d'espècies i comunitats vegetals que van canviant progressivament des de les àrees inundades fins als prats o boscos del marge de la zona humida. A més a més, com que l'estrès abiòtic per anòxia és més gran a les àrees inundades, el nombre d'espècies que hi creixen és més petit. No obstant, la profunditat del nivell freàtic és oscil·lant al llarg del període de creixement vegetatiu, i això contribueix a que les relacions entre distribucions d'espècies i el gradient de la profunditat del nivell freàtic a vegades siguin poc clares (Wheeler & Proctor 2000). Mesurar correctament l'oscil·lació del nivell freàtic resulta important a l'hora d'estudiar aquest gradient, però és especialment costós en temps. D'altra banda, el gradient pobre-ric és un gradient complex. Integra la variació del pH de l'aigua i de la torba, la saturació en bases, la conductivitat elèctrica, la concentració de calci (i de magnesi i de manganès), i la disponibilitat de nitrogen. A l'extrem pobre del gradient s'hi ubiquen els hàbitats ombrotrofics, mentre que a l'extrem ric hi ha les fonts formadores de tosca (Wheeler & Proctor 2000; Hájková & Hájek 2003). A continuació dels sistemes ombrotrofics apareixen les molles minerotrofiques, però no sempre és fàcil distingir-les a partir de la química de l'aigua, ja que les molles minerotrofiques extremadament pobres i les torberes ombrotrofiques presenten característiques químiques semblants (Wheeler & Proctor 2000; Hájek et al. 2006). El pH sovint s'ha emprat com a estimador de la posició de molles i torberes al llarg d'aquest gradient (Sjörs 1952; Vitt & Chee 1990; Bragazza & Gerdol 1999).

A part d'aquests dos gradients d'importància general, n'hi ha d'altres amb importància regional, o bé que depenen específicament dels sistemes estudiats. La fertilitat és el més important d'aquests (Wheeler & Proctor 2000; Collantes et al. 2009). La fertilitat està relacionada amb les concentracions i disponibilitat de les formes del nitrogen i del fòsfor (més rarament de potassi). S'ha defensat també que el gradient de fertilitat és inseparable del gradient pobre-ric, que com hem vist, inclou el nitrogen disponible (Økland et al. 2001). No obstant, la correlació entre la conductivitat elèctrica, el pH, la concentració de calci, etc. i la fertilitat és variable segons les regions, i es veu afectat per la deposició atmosfèrica de nitrogen. En general, però, s'accepta que es tracta de gradients diferents (Wheeler & Proctor 2000; Bragazza et al. 2005; Hájek et al. 2006) i aquest és l'ús que en fem en aquest llibre. Un altre gradient destacable és el gradient soligènic-topogènic, relacionat amb el nivell freàtic inclinat o pla, i per tant amb la circulació de l'aigua. En dependrà el grau d'oxigenació de l'aigua i l'arribada de nous nutrients. A més a més, sovint, els sistemes soligènics tenen més

assegurat el subministrament d'aigua (Wheeler & Proctor 2000). Finalment, diversos estudis han destacat altres gradients, com el d'il·luminació (relacionat amb la presència d'arbres), el d'innivació, i el gradient marge–interior (*mire margin–mire expanse*), que és la combinació de molts altres gradients però que ajuda a explicar patrons de detall.

La importància de tots aquests gradients sol ser dependent de l'escala d'estudi. Økland et al. (2001) indiquen que el principal gradient que actua a escala regional és el pobre–ric, en el que sovint hi pesa la formació geològica dominant (Tahvanainen 2004). En canvi, els altres gradients es donen a escales locals o de detall i es fan especialment palesos en estudis de sistemes de mulleres concretes (de desenes a centenars de metres). A més a més, com destaca Vitt (2006), els climes continentals i oceànics conformen un altre gradient important, que sol actuar a distàncies més grans. Hi estan relacionats altres gradients bioclimàtics, com són la temperatura, la precipitació, la humitat atmosfèrica i l'evapotranspiració potencial.

Flora i vegetació

Els aiguamolls de climes freds (i frescos) que anomenem mulleres i torberes d'esfagnes presenten una elevada biodiversitat (Jiménez-Alfaro et al. 2014). És destacable la quantitat d'espècies de plantes vasculares i de briòfits que hi tenen el seu hàbitat principal o únic, de tal manera que a escala del paisatge la presència d'àrees humides incrementa significativament la diversitat β (Flinn et al. 2008). Això succeeix perquè la presència permanent d'aigua condiciona fortament la composició de les espècies que hi poden créixer. En el cas de les plantes vasculares, el principal limitant pel seu creixement són les condicions d'anòxia en la que es desenvolupen les seves arrels (Mitsch & Gosselink 1993; Rydin & Jeglum 2006). Això suposa un fort filtre ambiental que només aquelles espècies morfològicament i funcionalment adaptades a aquest medi poden superar. La majoria d'espècies vasculares a les mulleres són hemicriptòfits i helòfits. Aquests presenten com a adaptació més reeixida la presència d'aerènquimes a tiges, fulles i arrels, de tal manera que permeten el pas d'aire ric en oxigen a les parts subterrànies (Mitsch & Gosselink 1993), tot i que diverses adaptacions fisiològiques també són molt importants. Els briòfits, en canvi, en no presentar arrels, troben en aquests ambients disponibilitat permanent d'aigua i es mantenen sempre hidratats (tot i que ben poques espècies prosperen en condicions d'inundació) (Rydin & Jeglum 2006).

La vegetació de les mulleres sol estar dominada per hemicriptòfits graminoides, destacant la gran diversitat de ciperàcies. En canvi, a les torberes d'esfagnes hi dominen diverses espècies del gènere *Sphagnum* (Vitt 2009). Rarament pot haver-hi una coberta arbòria esclarissada. Les mulleres prenen arreu l'aspecte de prats baixos (normalment no superen els 50 cm d'alçada), sotmesos a condicions de baixa fertilitat, per bé que com hem vist, aquesta pot ser variable. Algunes mulleres àcides, no obstant, poden ser riques també en esfagnes, que

arriben a dominar en el cas dels hàbitats limnogènics; no obstant, sempre els acompanyen ciperàcies en recobriments més alts que en les torberes d'esfagnes i les espècies d'esfagnes són diferents entre els dos tipus. En general, arreu del món, les molleres i les torberes d'esfagnes es poden reconèixer per la seva fisiognomia. A més a més, facilita reconèixer-les el fet que al llarg de grans distàncies es presenten les mateixes espècies. Així, són molt nombroses les espècies compartides al llarg del reialme holàrtic, a Amèrica del Nord, Europa i Àsia (Tüxen et al. 1972). Els briòfits són l'element florístic amb més espècies compartides, però entre les plantes vasculares moltes espècies dels gèneres *Carex* i *Eriophorum*, només per posar dos exemples, també tenen àrees de distribució molt extenses. A més a més, és sorprenent la quantitat d'espècies de briòfits, ciperàcies, etc. compartides entre les molleres boreals de l'hemisferi nord i les del sud d'Amèrica del Sud (Moore 1985; Collantes et al. 2009; Grootjans et al. 2014).

A Europa i Amèrica del Nord les molleres i les torberes d'esfagnes presenten una flora compartida suficientment important com per formar dues classes de vegetació d'àmplia distribució. Les molleres minerotròfiques s'agrupen en la classe *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* Tüxen 1937 i les torberes d'esfagnes ombrotròfiques en l'*Oxycocco palustris-Sphagnetetea magellanici* Br.-Bl. & Tüxen 1946 (Tüxen et al. 1972; Rivas-Martínez 2011). Les dues classes de vegetació presenten espècies característiques que indiquen la singularitat ecològica dels hàbitats en els que es desenvolupen. De fet, el coneixement d'aquesta flora és, almenys a Europa, la manera més efectiva i ràpida de reconèixer a la vegada que es tracta de molleres i de torberes d'esfagnes. No obstant, és més difícil distingir florísticament les molleres i les torberes d'esfagnes entre elles, ja que les segones poden no presentar cap espècie que no sigui present també a les molleres (Tüxen et al. 1972). No obstant, l'àmplia dominància d'esfagnes, el baix recobriment de plantes vasculares i l'absència de moltes espècies d'hàbitats geogènics facilita el reconeixement de les torberes d'esfagnes. D'altra banda, les molleres són especialment diverses internament. Com hem vist, les molleres poden desenvolupar-se al llarg de llargs gradients de pH, de mineralització de les aigües, etc. El canvi en les condicions de l'hàbitat provoca profunds canvis en la vegetació. Així, és possible reconèixer dos grans ordres de vegetació amb nombroses espècies fidels. El primer reuneix la vegetació acidòfila i s'anomena *Caricetalia nigrae* Koch 1926, i el segon reuneix la vegetació calcícola i s'anomena *Caricetalia davalliana* Br.-Bl. 1949.

Les molleres i les torberes d'esfagnes en el paisatge

La flora de les molleres i les torberes d'esfagnes és singular i pròpia d'ambients humits. Per tant, en la vegetació s'observa una frontera clara entre els ambients ben drenats i els saturats d'aigua. Com ja hem comentat, un paisatge que inclogui aiguamolls incorpora un

nombre important de noves espècies, incrementant notablement la diversitat β . Tot i que a les muntanyes alpines, a causa de l'accidentada topografia, els sistemes humits són de poca extensió, s'hi troben moltes de les espècies característiques d'aquests hàbitats. Per tant, malgrat que ocupen superfícies exigües contribueixen significativament a enriquir les flors regionals i locals (Pérez-Haase & Ninot 2004; Bolòs et al. 2005; Flinn et al. 2008).

A les muntanyes, les mollereres i les torberes d'esfagnes se situen en ambients topogràficament singulars, favorables a que s'hi mantinguin aigües superficials o gairebé. En aquest sentit, les cubetes de sobreexcavació sobre roques cristal·lines relacionades amb el modelat glacial són indrets favorables per la formació d'estanys. Amb el temps els estanys es van reblint amb sediments i fan possible l'aparició de les mollereres als seus marges, en un procés de successió vegetal (Braun-Blanquet 1948; Casanovas 1991). A la vegada, aquestes mollereres poden veure's envaïdes per esfagnes, que poden començar a créixer verticalment fins a aïllar-se de l'aigua freàtica de l'estany. A més a més, a les muntanyes, la formació de fonts és freqüent, sigui en àrees de contacte de substrats diferents, o bé en surgències difuses relacionades amb dipòsits morènics. Els marges d'aquests petits corrents són un ambient igualment propici per a les mollereres, que solen prendre-hi extensions reduïdes i de configuració irregular. En canvi, en àrees boreals, sobre amplis paisatges de relleu més suau, els aiguamolls es poden desenvolupar ocupant àmplies àrees planes inundables, sovint a poca altitud.

Terminologia

És evident que per descriure tota aquesta complexitat cal una terminologia específica. En aquest treball en fem un ús que es fa necessari explicar (vegeu també la Taula 1.1). Considerem el terme aiguamoll com el més general en català per referir-nos a les àrees humides, inundades o no. Per tant, les mollereres i les torberes són unes tipologies concretes d'aiguamolls. Es tracta d'aiguamolls característics d'àrees boreals i temperades fredes (i atlàntiques). A la península Ibèrica i als Pirineus són aiguamolls d'alta muntanya, excepte a les regions obertes a l'atlàntic, on poden baixar fins gairebé arran de mar. Anomenem torberes només els hàbitats que contenen torba, i no pas a totes les mollereres, perquè sovint no presenten torba. En conseqüència, no fem el terme torbera per referir-nos genèricament al conjunt de mollereres i de torberes d'esfagnes, sinó que preferim l'ús d'aiguamoll (o aiguamoll de muntanya quan ens referim a sistemes alpins). Per evitar ambigüetats, generalment no reduïm el terme torbera d'esfagnes simplement a torbera perquè moltes mollereres també en són. Evidentment, ens podem referir conjuntament a mollereres torboses i a torberes d'esfagnes com a torberes. Quan hi ha torba, ens podem referir a la torbera segons la seva tipologia hidrològica. Així, les mollereres poden ser torberes minerotròfiques (també geogèniques o

baixes), i les torberes d'esfagnes són torberes ombrotròfiques (també ombrogèniques o altes). Recordem que a les àrees marginals de distribució de les torberes d'esfagnes, aquestes poden presentar una certa influència geogènica. En aquest treball, el terme mollera no inclou les torberes d'esfagnes, ja que creiem que és útil que faci referència només a hàbitats minerotròfics o geogènics – tot i que cal tenir en compte que aquests poden ser rics en esfagnes. No obstant, quan ens referim a sistemes humits on predominen àmpliament les molleres (i les torberes d'esfagnes ocupen petites superfícies) podem referir-nos-hi com a mollera per simplificar. En anglès el terme més adequat per referir-nos a les molleres és *suo* (Joosten & Clarke 2002) que prové del finès. *Suo* fa referència als ambients humits amb vegetació típica de torberes baixes, tant si hi ha torba com si no n'hi ha. No obstant, és un terme poc usat i en general es prefereix *fen*. Cal tenir en compte que, estrictament, els *fens* són torberes (Gore 1983b; Joosten & Clarke 2002) i per tant es corresponen només amb les molleres formadores de torba (torberes minerotròfiques o baixes). El terme anglès més estès per referir-nos a les torberes d'esfagnes és *bog* o *raised bog*. Juntament amb els coixinets – o bonys – d'esfagnes en forma de túmul, les catifes d'esfagnes, planes, són les formacions més típiques entre les torberes ombrogèniques. A la pràctica, en aquest treball, les torberes d'esfagnes corresponen totes a coixinets d'esfagnes, tant als Pirineus com a la Terra del Foc.

Antecedents sobre l'estudi de les torberes

L'inici de l'estudi de les torberes té ja més de dos segles de durada (Wheeler & Proctor 2000; Martínez Cortizas & García-Rodeja Gayoso 2001). També l'estudi de la relació entre la vegetació i les característiques dels hàbitats humits i les torberes s'ha investigat des de fa temps en àrees de climes freds (Wieder & Vitt 2006). No obstant, els fonaments moderns provenen d'autors de mitjans del segle XXè, molts d'ells escandinaus (G.E. Du Retz, H. Sjörs, S. Eurola, R. Ruuhijärvi, etc.). Els seus treballs van ser la base sobre la qual van treballar una nova generació de científics (N. Malmer, A.W.H. Damman, K.E. Ivanov, R.S. Clymo, etc.). Gràcies a la seva feina i a la dels seus deixebles s'ha consolidat un important cos de coneixement sobre les torberes boreals i temperades fredes de l'hemisferi nord en múltiples aspectes: funcionament, successió vegetal, flora i vegetació, règim hidrològic, química de la torba, etc. En canvi, les molleres i les torberes alpines han quedat molt més al marge i com a resultat ens són més desconegudes. Des de fa un breu temps, però, diversos estudis han fet llum sobre aquests sistemes al sud i centre d'Europa. Així s'han estudiat les molleres dels Alps (Gerdol 1995; Bragazza 1999; Miserere et al. 2003), dels Càrpats i els Balcans (Hájková & Hájek 2004a; Hájková & Hájek 2004b; Hájková et al. 2008), i en menor mesura les de les muntanyes ibèriques (Aldasoro et al. 1996; Molina 2001; Heras et al. 2010; Jiménez-Alfaro et al. 2012). Malgrat que ja comencem a conèixer en més profunditat aquests ecosistemes, encara hi ha un buit important de coneixement, especialment als Pirineus i a la resta de la península Ibèrica.

Aquí, amb el que sí que comptem és amb un bon coneixement de la diversitat de la vegetació i la distribució de la flora, especialment la vascular, gràcies al treball dels fitosociòlegs (Ninot et al. 2000; Rivas-Martínez 2011). Dels briòfits, en canvi, en tenim menys coneixement fitosociològic i ecològic (Fernández Prieto et al. 1987; Casanovas 1991; Heras et al. 2010; Pérez-Haase et al. 2010). En conjunt, però, són molt pocs i parcials els estudis que tracten de l'ecologia de les comunitats vegetals dels aiguamolls cantàbrics, pirinencs i de la resta de la península Ibèrica (Aldasoro et al. 1996; Muñoz et al. 2003; Pérez-Haase et al. 2011). De forma semblant passa a les àrees boreals de l'hemisferi sud, on els estudis són també molt escassos. A la Terra del Foc argentina només comptem amb treballs moderns sobre gradients ecològics en torberes des de fa menys de deu anys (Baumann 2006; Collantes et al. 2009; Kleinebecker et al. 2010; Filipová et al. 2013).

Recerca realitzada i localitats d'estudi

Com hem dit, l'arranjament de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes al llarg de gradients ambientals ha sigut objecte d'estudi especialment a països nòrdics. La mancança d'estudis als massissos alpins del sud d'Europa i a la Terra del Foc fa interessant aquesta recerca. A la península Ibèrica i als Pirineus, el coneixement que s'assoleixi podrà contribuir al debat actual sobre aquesta matèria als països del centre i del sud d'Europa; és a dir, en àrees on aquesta vegetació es considera relictiva (Bragazza et al. 2005; Hájek et al. 2006; Hájková et al. 2008; Marini et al. 2008; Jiménez-Alfaro et al. 2012; Jiménez-Alfaro et al. 2014; Hajková et al. 2015). A més a més, a la Terra del Foc també hi ha un interès creixent per l'estudi de la vegetació de les torberes, que es manifesta en l'aparició de treballs recents (Baumann 2006; Kleinebecker et al. 2008; Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2010; Grootjans et al. 2010; Iturraspe 2010; Kleinebecker et al. 2010; Filipová et al. 2013; Grootjans et al. 2014).

D'altra banda, alguns d'aquests tipus de vegetació es consideren hàbitats amenaçats i queden recollits a la directiva Habitats de la Unió Europea (92/43/EEC del 21 de maig de 1992) amb els codis 7110 (torberes altes actives), 7140 (torberes de transició i torberes tremoladisses), 7420 (formacions alpines pioneres), 7230 (molleres alcalines), etc. Al sud d'Europa tots aquests tipus de vegetació són rars de forma natural i a més a més es troben amenaçats per causes antròpiques. Per tant, són un objectiu de conservació prioritari i en conseqüència ens cal el coneixement més acurat possible de la seva ecologia i biogeografia per poder-hi actuar fonamentadament. També es fa indispensable conèixer i poder reconèixer tota la diversitat de tipus de vegetació que s'hi fan.

Per contribuir al coneixement de les comunitats vegetals de les molleres i les torberes d'esfagnes vam realitzar tres treballs de camp al llarg del període que va de l'any 2004 al 2010, en els que vam estudiar: 1) cinc localitats repartides pels Pirineus catalans – capítols 2 i 3; 2)

dotze localitats a la Vall d'Aran – capítol 6; i 3) tres localitats a la Isla Grande de Terra del Foc – capítol 4 (Figures 1.1 i 1.4–1.6). A tots aquests punts d'estudi vam mesurar diverses variables ambientals (pH i conductivitat elèctrica de l'aigua, profunditat del nivell freàtic, etc.) i vam realitzar un estudi aprofundit de la vegetació mitjançant inventaris florístics. Vam fer un especial esforç per recollir informació sobre els briòfits, molt més escassa en treballs previs. També vam destinar la nostra atenció a obtenir dades de qualitat sobre la oscil·lació del nivell freàtic al llarg de l'estiu, informació no disponible en estudis ibèrics o *fueguinos*. A més a més, vam compilar milers d'inventaris de vegetació a fi de revelar els principals patrons d'aquesta vegetació a escala regional – capítol 5.

Pel que fa a l'escala de treball, sabem que els gradients ambientals que condicionen la vegetació actuen a escales diferents (Økland et al. 2001). Per això vam avaluar els patrons d'aquesta vegetació a tres escales: 1) a escala de detall, d'1 a 500 m. – capítols 2, 3 i 4; 2) a escala de paisatge, de 0,5 a 10 km – capítols 2 i 6; i 3) a escala regional de 15 a 800 km – capítols 4 i 5.



Figura 1.1. A l'esquerra, sistema humit de la bassa Nera (Aran) en una cubeta de sobreexcavació. S'observen catifes d'esfagnes limnogèniques, una mollera topogènica molt inundada i molleres soligèniques que acompanyen els rierols (fotografia: Empar Carrillo). A la dreta, molleres soligèniques a Filià (Pallars Jussà; font: Institut Cartogràfic de Catalunya – ICC).



Figura 1.2. A l'esquerra, catifa limnogènica d'esfagnes a l'estany del Racó (Alta Cerdanya; fotografia: Moisès Guardiola). A la dreta, el circ de prat Fondal, amb la cubeta quasi completament reblerta (font: ICC).



Figura 1.3. A l'esquerra, coixinet de *Sphagnum capillifolium* amb *Polytrichum strictum* i *Calluna vulgaris*. A la dreta, coixinet de *Sphagnum magellanicum* amb un pi negre al mig (fotografia: Joana Colomer).



Figura 1.4. En primer terme, pastures de *Festuca gracillima*, i darrere, una vega dominada per *Hordeum lechleri*, bon exemple d'una torbera a l'estepa magallànica (Río Grande, Terra del Foc).



Figura 1.5. Torbera mixta, amb molleres topogèniques i coixinets d'esfagnes (Tolhuin, Terra del Foc).



Figura 1.6. Torberes minerotròfiques en surgències prop del fons de vall (Ushuaia, Terra del Foc)

Objectius

En aquesta memòria presentem la recerca realitzada al voltant de l'ecologia, la biogeografia i la classificació de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes, a fi d'escatir les relacions entre la seva diversitat i distribució amb variables ambientals físico-químiques. La recerca es va realitzar a escales que van des de la de detall a la regional. Per fer-ho ens recolzem en dades pròpies adquirides als Pirineus i a la Terra del Foc, i també en dades emmagatzemades en bancs de dades provinents del nord de la península Ibèrica i dels Pirineus.

El nostre estudi té com a objectius:

1.- Dilucidar, a diferents escales, quins gradients ambientals afecten la vegetació de les molleres i les torberes d'esfagnes, i avaluar el seu pes relatiu en la distribució d'espècies i comunitats vegetals. En el capítols 2 i 3 ho plantejarem als Pirineus (escales de detall, de paisatge i regional), al capítol 4 a la Terra del Foc (escales de detall i regional) i al capítol 5 a la península Ibèrica i Pirineus francesos (escala regional).

2.- Avaluar el pes relatiu dels determinants ecològics en la composició de plantes vasculares i de briòfits, i comparar el comportament d'aquests dos grups per separat. En el capítol 2 realitzem aquesta tasca als Pirineus.

3.- Fer llum sobre les possibles causes ecològiques i biogeogràfiques que permeten la pervivència de poblacions fragmentades d'espècies molt rares i l'elevada riquesa d'espècies en enclavaments singulars. La bassa Nera d'Aiguamòg, als Pirineus centrals, és el marc físic escollit per a aquest objectiu (capítol 3).

4.- Valorar la classificació fitosociològica de la vegetació de les molleres i de les torberes d'esfagnes en una àrea marginal de la seva distribució, mitjançant una classificació numèrica, i alhora validar que es tracta de grups de vegetació separables florísticament d'altres tipus de vegetació afí. Al capítol 5 es presenta l'estudi realitzat sobre els inventaris fitosociològics disponibles per a la meitat nord de la península Ibèrica i els Pirineus.

5.- Dur a terme un estudi detallat sobre la diversitat de comunitats vegetals de la Vall d'Aran (una regió pirinenca especialment rica en sistemes humits, variació geològica i diversitat florística) fent èmfasi en l'estudi dels briòfits i en les característiques ecològiques dels hàbitats, mesurant paràmetres físico-químics (capítol 6).

CAPÍTOL II

DETERMINANTS AMBIENTALS DE LA DISTRIBUCIÓ DE PLANTES VASCULARS I DE BRIÒFITS A LES MOLLERES I A LES TORBERES D'ESFAGNES PIRINENQUES

Introducció

Als Pirineus, la vegetació d'indrets higrotorbosos (molleres i torberes d'esfagnes) pròpia de regions fredes i temperades (classes *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* i *Oxycocco palustris-Sphagnetes magellanic*) apareix al voltant dels 1.500 m d'altitud i s'estén fins més amunt dels 2.700, presentant un òptim de distribució a l'estatge subalpí (dades no publ. basades en el Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya, biodiver.bio.ub.edu/biocat/, data de consulta: setembre 2014; Casanovas 1991; Pérez-Haase et al. 2012). A l'alta muntanya els aiguamolls ocupen sempre petites superfícies aïllades, lligades a cubetes de sobreexcavació d'origen glacial o bé a surgències de vessant. Tot i això, la vegetació que s'hi fa està molt diversificada (Ninot et al. 1999; Rivas-Martínez 2011), i està caracteritzada per una flora especialitzada en suportar els rigors de la inundació.

La distribució de la flora i la vegetació dels aiguamolls de muntanya respon a acusats gradients ecològics relacionats amb la composició química de l'aigua i amb la profunditat del nivell freàtic (Malmer 1986; Økland 1990; Vitt & Chee 1990; Wheeler & Proctor 2000a; Hájková & Hájek 2004; Bragazza et al. 2005; etc.). La majoria d'informació disponible sobre aquests gradients i la variació en la vegetació prové de regions boreals i temperades atlàntiques (Sjörs 1952; Malmer 1962; Bellamy 1968; Vitt et al. 1995; Bridgham et al. 1996; Sjörs & Gunnarsson 2002), tot i que en temps recents s'ha incrementat notablement el coneixement d'aquests patrons en sistemes muntanyosos del sud d'Europa (Bragazza & Gerdol 2002; Hájek et al. 2002; Miserere et al. 2003; Sekulová et al. 2011). Segons el règim hidrològic s'han reconegut quatre categories principals de molleres (Sjörs 1948; Damman & French 1987): ombrogèniques (alimentades per aigua de pluja i neu), topogèniques (amb aigües estagnants i capes freàtica plana), soligèniques (alimentades per aigües corrents, amb nivell freàtic plana) i limnogèniques (sotmeses a influència permanent d'estanys o rierols d'aigües lentes). Les tres darreres categories s'inclouen en les molleres geogèniques, és a dir, aquelles que reben aigües enriquides en minerals en haver estat en contacte amb el substrat mineral. Les molleres geogèniques són les més abundants als Pirineus (Casanovas 1991; Pérez-Haase et al. 2010). Pel que fa a la química de l'aigua, diversos autors han identificat el gradient pobre-ric (*poor-rich*) com un determinant important de la composició florística (Malmer 1986; Vitt & Chee 1990; Bragazza & Gerdol 1999; Hájková & Hájek 2004a). Aquest és un gradient complex, però està sempre relacionat amb la riquesa en bases, i està especialment vinculat a la concentració de calci i de magnesi, i al pH (Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Bragazza & Gerdol 2002; Hájek et al. 2006).

Respecte tot aquest coneixement ecològic, els Pirineus resten com una excepció. Se'n coneixen prou bé la diversitat de comunitats i la flora (Casanovas 1991; Ninot et al. 1999; Pérez-Haase et al. 2010), però s'han realitzat ben pocs esforços per conèixer la seva relació amb els principals gradients ecològics. En altres massissos europeus marginals com els Pirineus, s'han trobat variacions en les apetències ecològiques d'espècies vegetals respecte d'altres regions del centre i del nord d'Europa. Aquestes variacions tenen a veure, per exemple, amb l'eixamplament dels nínxols de les espècies, cosa que pot conduir a una variació de la importància relativa dels principals determinants ecològics (Wheeler 1999; Rydin & Jeglum 2006; Hájková et al. 2008).

D'altra banda, no s'espera que tots els grups d'organismes (briòfits, plantes vasculars, diatomees, etc.) responguin de la mateixa manera als gradients ecològics, ja que aquests grups poden ser molt diferents pel que fa a aspectes funcionals. Així, diversos treballs han destacat la importància d'estudiar per separat diferents grups d'organismes en relació amb els gradients ecològics (Horsák & Hájek 2003; Hájková & Hájek 2004a; Hettenbergerová et al. 2013; Hájek et al. 2014).

Per tot això, aquest treball té com a objectiu principal generar un coneixement fonamentat de les molleres i de les torberes d'esfagnes pirinenques, basat en l'anàlisi de paràmetres ecològics relacionats amb les diferents comunitats i espècies vegetals d'aiguamoll, a través de l'estudi detallat de cinc sistemes complexos d'aquest tipus de vegetació. Per a cada un d'ells, aquesta complexitat assegura la presència d'una àmplia diversitat de comunitats vegetals i una notable variació de les variables ambientals associades. Així, entre ells s'hi dona un notable encavallament pel que fa al contingut vegetal i a les condicions ambientals, i al mateix temps, presos en el seu conjunt són una representació prou completa de les molleres pirinenques. En aquest estudi tractem totes les mostres (inventaris i variables associades) de manera conjunta, tot i que en la seva interpretació prenem en consideració la localitat d'on procedeixen. Com a objectius conceptuals més específics, volem i) detectar els principals gradients que afecten la vegetació de les molleres i les torberes d'esfagnes, i avaluar el seu pes relatiu en la distribució d'espècies i comunitats i ii) avaluar el pes relatiu dels determinants ecològics en la composició de plantes vasculars i de briòfits, i comparar el comportament d'aquests dos grups per separat.

Mètodes

Situació dels sistemes estudiats

Els cinc sistemes de molleres i de torberes d'esfagnes estudiats es troben a l'estatge subalpí dels Pirineus, però difereixen en la seva posició relativa dins la serralada (Figura 2.1). Les localitats de Siscaró i prat Fondal es troben als Pirineus orientals i les localitats de Beret, bassa Nera i Filià als Pirineus centrals. Les cinc localitats estudiades són bons exemples de sistemes d'aiguamolls d'alta muntanya pirinencs, visitats prèviament per altres botànics i fitosociòlegs per aquest motiu (Vanden Berghen & Peeters 1982; Casanovas 1991; etc.). Les principals característiques d'aquestes localitats les descrivim a la Taula 2.1.

En aquest sistemes hi hem mostrejat molleres geogèniques i torberes –coixinets– d'esfagnes de tendència ombrogènica. D'entre les geogèniques es troben ben representades les topogèniques i les soligèniques. Cal afegir que només a la bassa Nera es troben representades les torberes limnogèniques tremoladisses (que són sobretot catifes d'esfagnes), que es caracteritzen per un nivell freàtic amb molt poca oscil·lació al llarg de l'estiu.

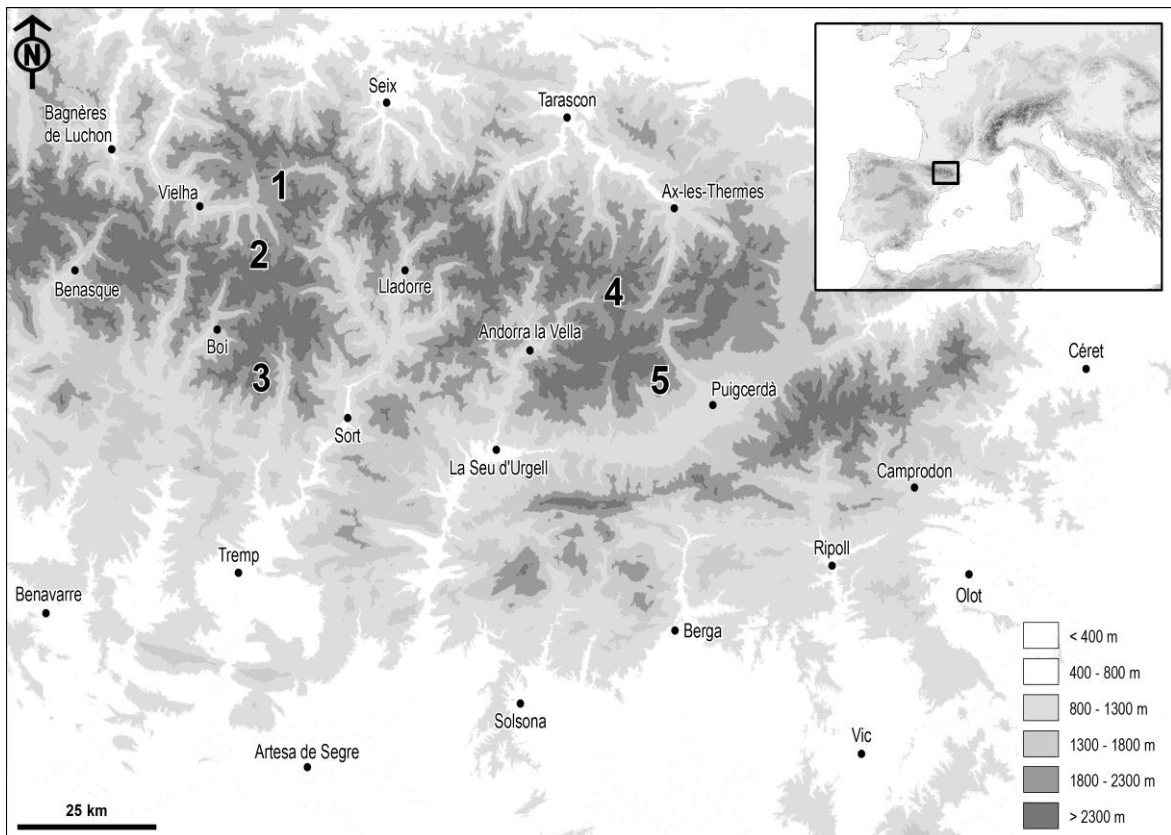


Figura 2.1. Distribució de les cinc localitats estudiades als Pirineus. 1 – Beret; 2 – Bassa Nera; 3 – Filià; 4 – Siscaró; 5 – Prat Fondal.

La vegetació que envolta els cinc sistemes de molleres és força semblant. En totes hi destaquen les pastures mesòfiles, acidòfiles o relativament calcícoles, depenent del substrat (Taula 2.1). Hi tenen un paper destacat en la majoria d’elles els boscos de *Pinus mugo* subsp. *uncinata* i els matollars de *Rhododendron ferrugineum*. A Beret i a Filià, però, hi manquen els boscos i són relativament escassos els matollars, mentre que a la bassa Nera predomina la pineda de *P. mugo* subsp. *uncinata*.

Taula 2.1. Principals característiques dels cinc sistemes d’aiguamolls estudiats. La informació climàtica prové de l’Atlas Climàtic Digital de Catalunya (<http://www.opengis.uab.cat/acdc/>) i del d’Andorra (<http://www.opengis.uab.es/wms/ACDA/index.htm>), i la geològica de l’Institut Geològic de Catalunya (<http://betaportal.icgc.cat/>). 1 – presència.

	Beret	Bassa Nera	Filià	Siscaró	Prat Fondal
Coordenades geogràfiques (long., lat.; ETRS89)	0.95358 ^º , 42.71462 ^º	0.92421 ^º , 42.63818 ^º	0.95196 ^º , 42.45417 ^º	1.70454 ^º , 42.59528 ^º	1.79272 ^º , 42.47692 ^º
Nombre de punts de mostreig	32	35	29	30	22
Mida (ha)	4,8	1,9	3,9	4,6	3,1
Altitud (m s.n.m.)	1857 – 1875	1889 – 1893	2050 – 2122	2142 – 2149	2304 – 2305
Precipitació (mm)	1004	1063	1435	1221	1056
Temp. mitjana anual (°C)	4,8	4,6	4,2	4,9	3,2
Temp. mitjana juliol (°C)	11,6	12,9	12,2	12,8	10,6
Substrat principal	Calcàries i pissarres	Granits	Pissarres, lutites i calcàries	Granits i gneiss	Granits
<i>Molleres segons el tipus hidrològic</i>					
Topogèniques	1	1	1	1	1
Soligèniques	1	1	1	1	1
Limnogèniques		1			
Ombrogèniques	1	1	1	1	

Mostreig ambiental

Punts de mostreig

Vam establir una xarxa irregular de punts de mostreig als cinc sistemes de molleres i de torberes d’esfagnes seleccionats. Els punts de mostreig es van triar amb el doble objectiu d’incloure almenys tres exemples de cada tipus fisiognòmic (segons l’espècie dominant) i de recollir la diversitat de condicions hidrològiques de l’aiguamoll. A cada aiguamoll vam disposar entre 22 i 35 punts de mostreig, segons la seva complexitat i superfície. A cada punt de mostreig hi vam introduir verticalment al substrat un tub de PVC de 16 mm de diàmetre i d’1 m de llarg, perforat cada 5 cm per tal de permetre l’entrada de l’aigua freàtica. Vam georeferenciar tots els punts de mostreig i en vam determinar l’altitud mitjançant un

aixecament topogràfic amb una estació total topogràfica. Posteriorment, vam assignar un valor de pendent en graus a cada mostra a partir del model digital d'elevacions de l'Institut Cartogràfic de Catalunya de 5 m de píxel (dades no publ., www.icc.cat/, data de consulta: gener 2015). El pendent causa la circulació i la renovació de l'aigua en la mollera. Això provoca canvis importants en les condicions de la mollera, ja que fa que hi entrin constantment nous minerals i nutrients, i incrementa també l'oxigenació de l'aigua.

Inventaris de vegetació

A la segona quinzena de juliol de 2005, al voltant de cada punt de mostreig vam establir una parcel·la de 2,5 × 2,5 m per tal d'aixecar-hi els inventaris de vegetació. La superfície estudiada (6,25 m²) és suficientment gran com per permetre recollir una informació completa de la vegetació (Casanovas 1991) i a la vegada prou petita com per poder ser caracteritzada per les mesures preses en els tubs. Cada inventari de vegetació consta d'una llista completa de les plantes vasculares i els briòfits. De cada espècie en vam anotar el recobriment en projecció seguint l'escala de Domin (van der Maarel 1979; Rodwell 1995). El criteris taxonòmics, nomenclaturals i sintaxonòmics seguits corresponen a Bolòs et al. (2005) per a les plantes vasculares, a Casas et al. (2006, 2009) per als briòfits, i a Rivas-Martínez (2011) o Pérez-Haase et al. (2012) per a la classificació fitosociològica.

Mesures del nivell freàtic

Els anys 2004 i 2005 vam realitzar el seguiment dels nivells freàtics en tots els punts de mostreig. Les mesures es van prendre cada 15 (±4) dies al llarg del període de desenvolupament vegetatiu de les plantes (això és, des del mes de juny fins a l'octubre). Vam interpolar linealment el nivell freàtic entre dates consecutives i vam calcular a partir d'aquesta matriu les següents variables: 1) percentatge del temps en què la profunditat del nivell freàtic es va situar: a) per damunt el nivell de terra (inundació); b) entre el nivell del terra i -10 cm; c) entre -10 i -25 cm; d) entre -25 i -50 cm; e) entre -50 i -75 cm; 2) mitjana de la profunditat del nivell freàtic (en cm). 3) nivell freàtic màxim assolit (més superficial; en cm). 4) nivell freàtic mínim assolit (més enfonsat; en cm). Els valors més baixos (més negatius) de la profunditat del nivell freàtic indiquen un nivell freàtic més enfonsat, és a dir, més allunyat del nivell del terra. Els valors positius, en canvi, indiquen condicions d'inundació (nivell freàtic per damunt del terra).

Química de l'aigua

Al juliol de l'any 2005 vam recollir mostres d'aigua de l'interior dels tubs. De cada mostra d'aigua en vam mesurar el pH i la conductivitat elèctrica amb una sonda

multiparamètrica portàtil (WTW TetraCon 325). Seguint Sjörs (1952), a la conductivitat elèctrica mesurada li vam restar la conductivitat causada pels protons, obtenint una conductivitat corregida. A més a més, de cada mostra en vam mesurar les concentracions totals en ppm dels cations calci, alumini, magnesi, fòsfor, sofre, ferro, sodi, silici, zenc i manganès mitjançant la tècnica d'espectrometria de masses de plasma acoblat inductivament (ICP-MS). Totes les mostres van ser filtrades prèviament amb un filtre de porus de 0,20 µm de diàmetre, i acidulades.

Finalment, vam estimar la fertilitat de cada punt de mostreig a partir del valor de fertilitat d'Ellenberg (N) atribuït a les espècies presents en l'inventari de vegetació corresponent (vegeu més avall). Així, vam calcular el valor mitjà de N per a cada inventari a partir de la mitjana dels valors de N de cada espècie ponderats pel logaritme dels seus recobriments (al seu torn obtinguts a partir de la transformació de l'escala de Domin). El valor indicador N d'Ellenberg per a les espècies vasculares el vam obtenir del recurs en línia Flore et végétation de la France: CATMINAT (dades no publ., philippe.julve.pagespersorange.fr/catminat.htm, data de consulta: octubre 2014) i el dels briòfits de Hill et al. (2007).

Anàlisis estadístiques

Agrupaments

Vam elaborar una classificació dels inventaris de vegetació a partir del conjunt de les dades florístiques mitjançant l'agrupament jeràrquic de β flexible (*beta-flexible hierarchical clustering*) amb valor de $\beta = -0,625$ i amb la distància de Hellinger (Borcard et al. 2011). Prèviament vam transformar l'escala categòrica de recobriments en recobriments percentuals corresponents al valor mig de cada categoria de l'escala de Domin. Posteriorment vam emprar el logaritme d'aquests valors per reduir el pes relatiu de les espècies amb més recobriment. L'arbre resultant de l'agrupament jeràrquic es va podar 14 vegades a fi d'obtenir els nivells d'agrupament que van de 2 a 15 grups. Per seleccionar un determinat nivell d'agrupament satisfactori vam emprar un criteri de parada (*stopping criterion*) basat en tres mètodes dels que n'obtenim tres índexs: 1) el pes mitjà de la silueta (*average silhouette weight* o ASW), que és un mètode geomètric (Aho et al. 2008); 2) l'estabilitat de la classificació tal com es descriu a Tichý et al. (2011); i 3) un mètode basat en OptimClass (Tichý et al. 2010). Els dos darrers són mètodes no geomètrics (Aho et al. 2008). Mitjançant el mètode de l'estabilitat vam calcular, per a cada nivell d'agrupament, quantes vegades els objectes es classifiquen en els mateixos grups. D'altra banda, mitjançant el mètode OptimClass vam calcular, per a cada nivell d'agrupament, el total d'espècies ecològicament significatives. Vam considerar que les espècies ecològicament significatives eren aquelles que presentaven un valor indicador

(Dufrêne & Legendre 1997) més gran de 0,3 i un valor p inferior a 0,01. El mètode OptimClass tal com el van desenvolupar Tichý et al. (2010) determina les espècies ecològicament significatives mitjançant el valor p resultant de la prova exacta de Fisher (*Fisher exact test*). No obstant, tot i que vam seguir tots els passos del procediment d'OptimClass, vam considerar més apropiat fer servir els valors indicadors enlloc de la prova exacta de Fisher pel seu ús més estès en ecologia i classificació de comunitats (Chytrý et al. 2002; Tichý et al. 2010; Ricotta et al. 2015), tot i que augmenten molt el temps de càlcul. Finalment, per seleccionar el nombre de grups, vam ordenar de millor a pitjor les solucions de tots tres índexs per a tots 14 nivells d'agrupament. Vam sumar les posicions (el rang) dels tres índexs en cada nivell d'agrupament i vam triar aquell que presentava el valor més baix. El resultat facilita obtenir una classificació que combini una bona estructura geomètrica i una de no geomètrica (en base a l'estabilitat i al nombre d'espècies fidels per grup). D'altra banda, vam elaborar comparacions múltiples per les variables explicatives entre grups mitjançant la prova de Kruskal-Wallis (i correcció de Bonferroni del valor p).

Ordenacions

Per ordenar les mostres segons la seva composició florística vam realitzar una anàlisi de components principals (PCA; Borcard et al. 2011). Per realitzar aquesta anàlisi, també vam transformar mitjançant logaritmes els recobriments de les espècies i els vam estandarditzar amb la transformació de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Per representar el valor indicador d'Ellenberg N en l'espai de la PCA vam emprar un de models additius generalitzats (GAM) amb un terme d'error de distribució gaussiana (Lepš & Šmilauer 2003). Com que la fertilitat no la vam obtenir directament de mesures de camp sinó a partir de la valoració del comportament de les pròpies espècies, no resulta adequat incloure-la en les ordenacions RDA (Zelený & Schaffers 2012). Vam realitzar la PCA i el GAM amb el programari Canoco for Windows 4.5 i el CanoDraw (ter Braak & Šmilauer 2002) respectivament.

Per valorar el paper de les diferents variables ambientals com a determinants de la composició de la vegetació vam triar l'anàlisi de la redundància (RDA; Borcard et al. 2011). Per poder valorar si hi havia diferències en els principals determinants ecològics per les plantes vasculares i els briòfits vam realitzar una RDA per a cada grup taxonòmic més una altra per les dades combinades de tots dos grups. El paper de les diferents variables ambientals es va valorar mitjançant el procediment automàtic pas a pas d'entrada progressiva o *stepwise forward selection* (Borcard et al. 2011). Així, les variables van quedar ordenades segons la quantitat de variabilitat que explicaven (R^2 ajustada) i segons la seva significació en un test de permutacions. Només vam acceptar les variables amb valor p inferior a 0,05. Per seleccionar les variables, en primer lloc vam triar aquells cations pels que més d'un 33% de les mostres

tenien un valor per damunt del llindar de detecció de la tècnica i de l'aparell emprats. En segon lloc, vam elaborar una matriu de correlacions de Pearson. Quan la correlació entre dues variables era igual o superior a 0,75 vam triar aquella amb més interès biològic. A més a més, vam transformar mitjançant logaritmes algunes d'aquestes variables a fi d'aconseguir distribucions més simètriques dels seus valors. Finalment, en el model RDA, vam incloure els termes quadràtics d'algunes de les variables ambientals, a fi de poder detectar respostes unimodals de les espècies (Borcard et al. 2011; Jackson et al. 2012). L'estructura espacial del disseny de mostreig va ser inclosa en la RDA a fi de poder-ne extreure el seu paper. D'aquesta manera vam poder perfilar millor el pes de les variables ambientals i alhora vam valorar la importància de l'estructura espacial en les nostres dades. Per fer això, vam calcular els mapes de vectors propis de Moran (MEM o PCNM) (Borcard et al. 2011). Per a cada RDA (conjunt de la flora, plantes vasculares i briòfits), vam incloure com a covariables els MEM que resultaven significatius en cada anàlisi (seleccionats mitjançant el procediment pas a pas d'entrada progressiva).

Partició de la variància

Per valorar el paper relatiu dels diferents grups de variables ambientals i les seves interseccions, vam elaborar una anàlisi de la partició de la variància (Borcard et al. 2011). Vam dividir les variables en tres grups: les relacionades amb la mineralització de l'aigua, les relacionades amb el règim hidrològic, i les relacionades amb l'estructura espacial (mitjançant els vectors MEM). Per a cada grup de variables vam realitzar una RDA amb selecció de variables mitjançant una selecció pas a pas. La partició de la variància la vam realitzar pel conjunt de les plantes, i separatament per les plantes vasculares i pels briòfits.

Els càlculs els vam elaborar amb els paquets *Agricolae* v. 1.2-1 (de Mendiburu 2014), *Cluster* v. 1.14.4 (Maechler et al. 2015), *Indicspecies* v. 1.7.5 (De Cáceres & Jansen 2015) i *Vegan* v. 2.2-1 (Oksanen et al. 2015), del programari R v. 3.0.2 (R Core Team 2013), excepte en aquells casos en els que ja ho hem indicat específicament.

Resultats

Comunitats vegetals

Vam classificar els 148 inventaris dels que disposàvem i vam obtenir que el nivell d'agrupament òptim es donava en la poda de l'arbre de classificació en sis grups. Els valors dels diferents índexs van ser: estabilitat, lambda modificada = 0,663; OptimClass, 82 espècies

fidels; i pes mitjà de la silueta (ASW) = 0,129. Les espècies més fidels a cada grup les hem llistat a la Taula 2.2, i les principals característiques ambientals de cada grup les presentem a la Figura 2.6 (mentre que a la Figura 2.7 de l'Annex presentem les característiques resumides per localitats). Basant-nos en la composició dels inventaris, en les espècies fidels i en les característiques abiòtiques dels hàbitats, els sis grups els vam interpretar de la següent manera:

Grup1 – Molleres àcides de tendència seca (36 inventaris de 3 localitats).

Es tracta d'un conjunt de molleres àcides de la l'aliança *Caricion fuscae*, atribuïbles a l'associació *Caricetum nigrae*. Les espècies més freqüents són *Carex nigra*, *Festuca rubra* subsp. *commutata*, *Selinum pyrenaicum*, *Nardus stricta*, *Aulacomnium palustre* i *Carex echinata*. Destaca la presència entre les espècies fidels de *Nardus stricta*, *Festuca rubra* subsp. *commutata*, *Trifolium alpinum* i *T. pratense*, totes elles espècies típiques de pastures subalpines acidòfiles. Algunes mostres corresponen a torberes d'esfagnes incipients, amb recobriments notables d'esfagnes (*S. russowii*, *S. capillifolium*...) i altres espècies característiques dels *Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum* (*Eriophorum vaginatum*, *Polytrichum strictum*...). Aquestes molleres, a part de tendir a presentar un nivell freàtic a força profunditat, presenten una forta oscil·lació de nivell, sobretot causada per la fosa de neu a finals de primavera. Aquest grup és present tant a les localitats dels Pirineus orientals com a les dels centrals.

Grup 2 – Molleres àcides de tendència alpina (33 inventaris de 4 localitats).

Són molleres àcides afins a les del grup 1, i també són assignables al divers *Caricetum nigrae*. Florísticament se'n diferencien per la presència molt més freqüent d'*Agrostis canina*, *Sphagnum subsecundum*, *Eriophorum angustifolium* i *Festuca airoides*, entre d'altres. Presenten un nivell freàtic mitjà una mica més superficial que les molleres del grup 1 i alhora també una oscil·lació més moderada. La majoria d'inventaris provenen de la localitat de prat Fondal, la de més altitud, fet que els atorga una tendència alpina, però el grup és present tant als Pirineus orientals com als centrals.

Grup 3 – Molleres alcalines de tendència soligènica (26 inventaris de 3 localitats).

Incloem en aquest grup les molleres alcalines, en les quals típicament hi corre aigua superficial – almenys durant part de l'estiu – de forma difusa o seguint petits rierols. Clarament atribuïbles a l'aliança *Caricion davallianae*, la majoria d'inventaris encaixen bé amb el *Tofieldio calyculatae-Trichophoretum cespitosi*, mentre que d'altres s'acosten més al *Caricetum davallianae*. Les espècies més freqüents són *Carex davalliana*, *Carex nigra*, *Primula*

farinosa, *Potentilla erecta* i *Carex panicea*. Aquest grup és present a les localitats dels Pirineus orientals i a les dels centrals.

Taula 2.2. Espècies fidels (coeficient phi > 0,3 i p < 0,01) per a cada un dels grups resultants de la classificació del inventaris de vegetació.

Taxon	Grup	Coef. phi	valor p	Taxon	Grup	Coef. phi	valor p
Plantes vasculares							
<i>Carex echinata</i>	1	0,47	0,001	<i>Gentiana verna</i>	4	0,39	0,004
<i>Euphrasia stricta</i>	1	0,35	0,006	<i>Leontodon duboisii</i>	4	0,53	0,001
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>nigrescens</i>	1	0,55	0,001	<i>Phleum alpinum</i> subsp. <i>alpinum</i>	4	0,41	0,002
<i>Gentiana pyrenaica</i>	1	0,35	0,002	<i>Plantago media</i>	4	0,41	0,003
<i>Luzula sudetica</i>	1	0,46	0,001	<i>Poa annua</i>	4	0,36	0,003
<i>Nardus stricta</i>	1	0,50	0,001	<i>Ranunculus acris</i>	4	0,60	0,001
<i>Orchis maculata</i>	1	0,37	0,004	<i>Selinum pyrenaicum</i>	4	0,32	0,008
<i>Pedicularis pyrenaica</i> subsp. <i>lasiocalyx</i>	1	0,42	0,001	<i>Trifolium repens</i>	4	0,75	0,001
<i>Potentilla erecta</i>	1	0,41	0,002	<i>Veronica serpyllifolia</i> subsp. <i>humifusa</i>	4	0,42	0,001
<i>Rhinanthus minor</i>	1	0,33	0,009	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	5	0,54	0,001
<i>Trifolium alpinum</i>	1	0,43	0,001	<i>Juncus articulatus</i>	5	0,36	0,004
<i>Trifolium pratense</i>	1	0,36	0,005	<i>Potentilla palustris</i>	5	0,83	0,001
<i>Trifolium spadicum</i>	1	0,36	0,002	<i>Carex lasiocarpa</i>	6	0,83	0,001
<i>Viola palustris</i>	1	0,50	0,001	<i>Drosera longifolia</i>	6	0,45	0,001
<i>Agrostis canina</i>	2	0,70	0,001	<i>Equisetum fluviatile</i>	6	0,71	0,001
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2	0,58	0,001	<i>Melampyrum pratense</i>	6	0,39	0,002
<i>Euphrasia minima</i>	2	0,39	0,001	<i>Menyanthes trifoliata</i>	6	0,73	0,001
<i>Festuca airoides</i>	2	0,64	0,001	<i>Molinia coerulea</i>	6	0,48	0,001
<i>Pinguicula vulgaris</i>	2	0,57	0,001	<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>uncinata</i>	6	0,33	0,008
<i>Primula integrifolia</i>	2	0,45	0,001	<i>Utricularia vulgaris</i>	6	0,39	0,003
<i>Ranunculus pyrenaicus</i> subsp. <i>angustifolius</i>	2	0,55	0,001	<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	0,34	0,006
<i>Alchemilla vulgaris</i> agg.	3	0,37	0,002	Briòfits			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3	0,42	0,002	<i>Aulacomium palustris</i>	1	0,36	0,002
<i>Bartsia alpina</i>	3	0,66	0,001	<i>Dicranum bonjeanii</i>	1	0,35	0,003
<i>Briza media</i>	3	0,67	0,001	<i>Scapania irrigua</i>	1	0,37	0,007
<i>Carex davalliana</i>	3	0,80	0,001	<i>Sphagnum russowii</i>	1	0,35	0,002
<i>Carex panicea</i>	3	0,42	0,001	<i>Polytrichum commune</i>	2	0,47	0,001
<i>Eriophorum latifolium</i>	3	0,43	0,002	<i>Sphagnum subsecundum</i>	2	0,36	0,004
<i>Juncus balticus</i> subsp. <i>pyrenaicus</i>	3	0,38	0,004	<i>Campylium stellatum</i>	3	0,52	0,001
<i>Pedicularis pyrenaica</i> subsp. <i>pyrenaica</i>	3	0,35	0,003	<i>Riccardia chamaedryfolia</i>	3	0,35	0,002
<i>Primula farinosa</i>	3	0,74	0,001	<i>Sphagnum warnstorffii</i>	3	0,48	0,001
<i>Prunella vulgaris</i>	3	0,46	0,001	<i>Tomentypnum nitens</i>	3	0,34	0,009
<i>Selaginella selaginoides</i>	3	0,47	0,001	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	4	0,65	0,001
<i>Succisa pratensis</i>	3	0,41	0,001	<i>Palustriella falcata</i>	4	0,48	0,002
<i>Thalictrum alpinum</i>	3	0,35	0,005	<i>Philonotis calcarea</i>	4	0,36	0,005
<i>Tofieldia calyculata</i>	3	0,56	0,001	<i>Caliergonella cuspidata</i>	5	0,73	0,001
<i>Valeriana dioica</i>	3	0,55	0,001	<i>Scorpidium cossonii</i>	5	0,47	0,001
<i>Agrostis capillaris</i>	4	0,44	0,001	<i>Sphagnum angustifolium</i>	6	0,36	0,007
<i>Carex nigra</i>	4	0,30	0,003	<i>Sphagnum magellanicum</i>	6	0,53	0,001
<i>Cerastium fontanum</i>	4	0,34	0,005	<i>Sphagnum papillosum</i>	6	0,54	0,001
<i>Galium uliginosum</i>	4	0,35	0,008	<i>Sphagnum subnitens</i>	6	0,44	0,001

Grup 4 – Molles alcalines ruderalitzades (20 inventaris de 2 localitats).

Corresponen a aquest grup molles alcalines fortament alterades pel pas del bestiar. No són clarament assignables a cap associació fitosociològica descrita. No obstant, florísticament queden ben caracteritzades per la presència molt freqüent de *Trifolium repens*, *Veronica serpyllifolia* subsp. *humifusa*, *Poa annua* subsp. *supina*, *Ranunculus acris*, *Leontodon duboisii*, etc. Es tracta alhora de les molles més fèrtils d'entre les estudiades i també de les d'aigües més riques en calci i de pH més alt. Només hem identificat aquest grup als Pirineus centrals.

Grup 5 – Molles alcalines inundades (10 inventaris de 2 localitats).

Es tracta de molles de composició florística característica, assignables a la subassociació *comaretosum palustris* del *Caricetum nigrae*. Les espècies més freqüents són: *Potentilla palustris*, *Carex nigra*, *Calliergonella cuspidata* i *Eleocharis quinqueflora*. Aquest grup és present als Pirineus orientals i als centrals.

Grup 6 – Molles i torberes d'esfagnes atlàntiques (23 inventaris d'1 localitat).

La majoria de les torberes d'esfagnes més ben desenvolupades van quedar agrupades aquí. No obstant, també hi van entrar les molles dominades per *Carex lasiocarpa* de tendència calcícola. D'entre les torberes d'esfagnes hi van quedar incloses tant les de tendència ombrogènica com les limnogèniques. En conjunt s'hi reconeix clarament l'aliança *Caricion lasiocarpae* (en les seves dues formes, calcícola i acidòfila), encara que alguns inventaris pertanyen clarament a la classe *Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum*. Algunes espècies molt escasses als Pirineus catalans tenen molta presència en aquest grup, especialment *Carex lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Drosera longifolia*, *Sphagnum magellanicum*... Aquest grup només està representat a la bassa Nera, a la Vall d'Aran.

Ordenacions

Els dos primers eixos de l'anàlisi de components principals (PCA) van recollir el 23,8% de la variància de les dades (Figures 2.2 i 2.3). Les espècies més fortament relacionades amb els quatre primers eixos (que acumulen el 38,5% de la variància) es presenten a la Taula 2.5 de l'Annex. Una majoria d'aquestes espècies va resultar ser a la vegada fidel a algun dels diferents grups obtinguts (Taula 2.2). Damunt el primer primer eix de la PCA, en l'extrem dels valors positius s'hi compten *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, etc., espècies d'hàbitats fortament inundats; mentre que a l'altre extrem s'hi situen espècies

d'hàbitats poc inundats o gens com *Festuca rubra* subsp. *commutata*, *Nardus stricta*, *Selinum pyrenaicum*, etc. A més a més, el GAM de la N d'Elleberg (Figura 2.2) va mostrar com la fertilitat inferida creixia al llarg del segon eix ($p < 0,001$). Coherentment, en el segon eix van quedar ordenades les espècies característiques de molleres intensament pasturades en els valors positius (*Trifolium repens*, *Poa annua* subsp. *supina*, *Veronica serpyllifolia* subsp. *humifusa*, etc.). D'altra banda, les plantes calcícoles (*Carex davalliana*, *Primula farinosa*, *Tofieldia calyculata*, *Selaginella selaginoides*...) van presentar els valors més alts damunt el quart eix de l'anàlisi.

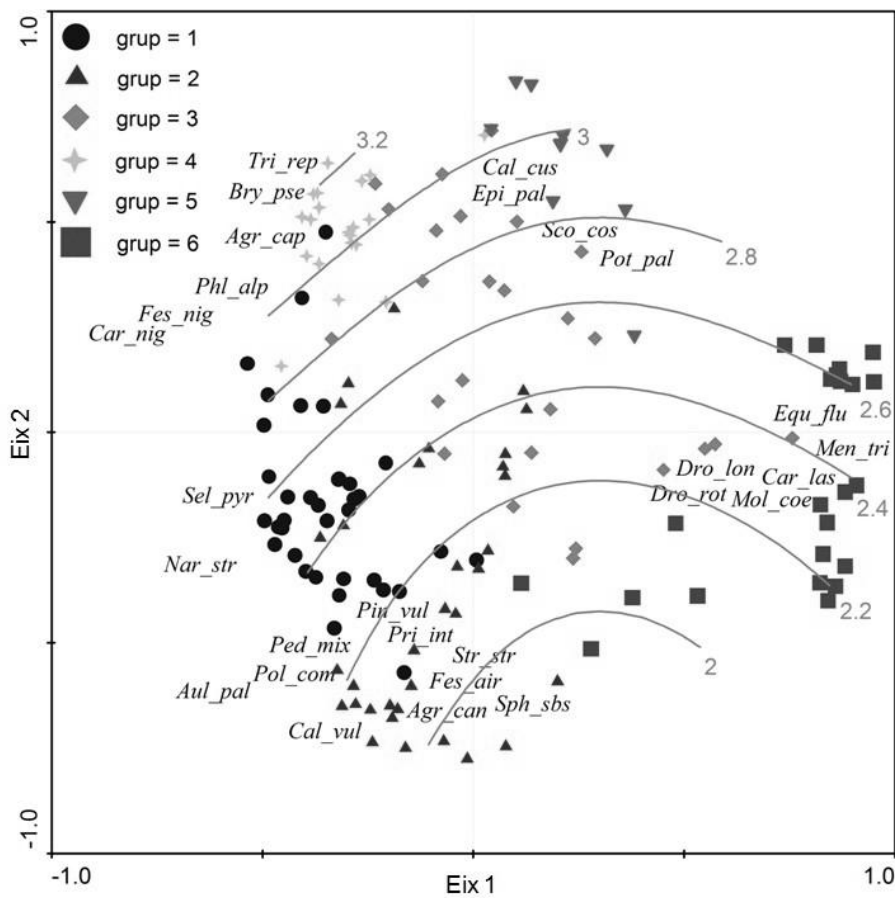


Figura 2.2. Ordenació dels inventaris florístics en els dos primers eixos de la PCA. Els símbols identifiquen els grups de vegetació, tal com s'indica a l'angle superior esquerre de la figura. Les espècies amb un ajust superior al 20% són representades amb abreviatures. Agr_can és *Agrostis canina*, Agr_cap és *Agrostis capillaris*, Aul_pal és *Aulacomnium palustre*, Bry_pse és *Bryum pseudotriquetrum*, Cal_cus és *Calliergonella cuspidata*, Cal_vul és *Calluna vulgaris*, Car_las és *Carex lasiocarpa*, Car_nig és *Carex nigra*, Dro_lon és *Drosera longifolia*, Dro_rot és *Drosera rotundifolia*, Epi_pal és *Epilobium palustre*, Equ_flu és *Equisetum fluviatile*, Fes_air és *Festuca airoides*, Fes_nig és *Festuca rubra* subsp. *commutata*, Men_tri és *Menyanthes trifoliata*, Mol_coe és *Molinia coerulea* subsp. *coerulea*, Nar_str és *Nardus stricta*, Ped_mix és *Pedicularis mixta*, Phl_alp és *Phleum alpinum*, Pin_vul és *Pinguicula vulgaris*, Pol_com és *Politrichum commune*, Pot_pal és *Potentilla palustris*, Pri_int és *Primula integrifolia*, Sco_cos és *Scorpidium cossonii*, Sel_pyr és *Selinum pyrenaicum*, Sph_sbs és *Sphagnum subsecundum*, Str_str és *Straminergon stramineum* i Tri_rep és *Trifolium repens*. Damunt l'ordenació s'hi representa en forma d'isolínies la resposta del valor N d'Elleberg (regressió GAM, valor $p < 1,0 \times e^{-6}$). Valors propis: eix 1 0,138, eix 2 0,100 (variància acumulada, 23,8%).

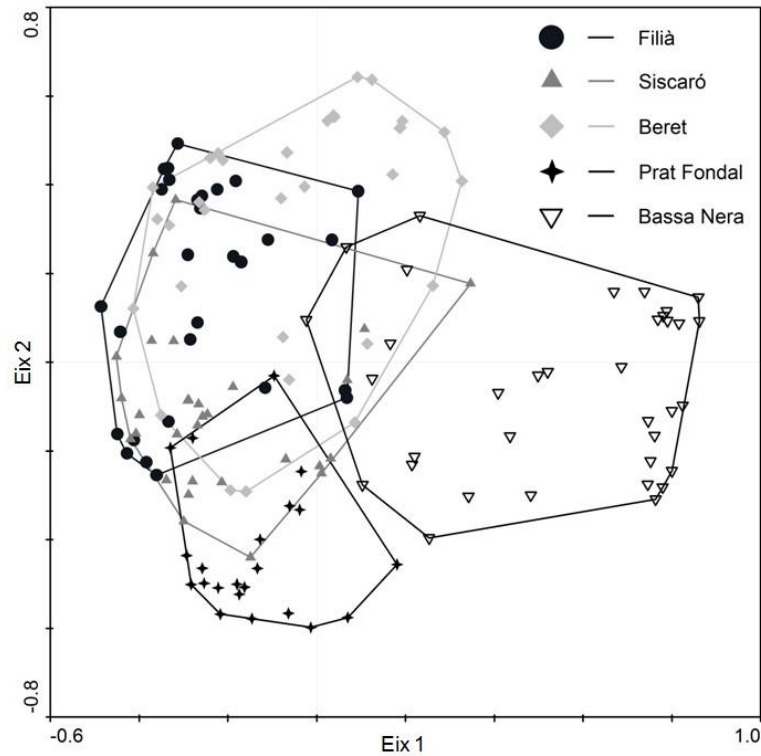


Figura 2.3. Ordenació PCA com la de la Figura 2.2, però aquí les línies contínues embolcallen els inventaris de les diferents localitats.

Tocant a les anàlisis de la redundància, hi vam introduir les següents variables (un cop seleccionada una de cada grup de les altament correlacionades): concentració de calci (Ca) i el seu quadrat (Ca^2), concentració d'alumini (Al), concentració de sofre (S), concentració de ferro (Fe), concentració de sodi (Na), concentració de silici (Si) i el seu quadrat (Si^2), concentració de manganès (Mn), el pH i el seu quadrat (pH^2), la profunditat mitjana del nivell freàtic (Mitj) i el seu quadrat ($Mitj^2$), el percentatge de temps que el nivell freàtic es va situar per damunt del nivell del terra (mesde0), entre -10 i -25 cm (entre10_25), entre -25 i -50 cm (entre25_50), entre -50 i -75 cm (entre50_75), el nivell freàtic màxim assolit (MAX) i el pendent de la parcel·la en graus (Pendent). En van quedar fora, entre d'altres, la conductivitat elèctrica i el magnesi, ja que estaven altament correlacionades amb el calci. Les RDA van posar de manifest que els principals determinants ambientals de la composició florística eren relativament pocs en els tres grups de dades considerats (Taula 2.3; Figura 2.4). En conjunt, els determinants ambientals més importants van resultar: profunditat mitjana del nivell freàtic, concentració de calci, pH, concentració de silici, concentració de sofre i concentració de ferro. Alguns dels seus termes quadràtics també van resultar significatius, indicant respostes unimodals de les espècies. No obstant, moltes altres de les variables considerades van influir de manera

significativa, per bé que menys decisiva (Taula 2.6 de l'Annex). En aquest sentit, les úniques variables que no van resultar significatives en cap de les anàlisis dutes a terme van ser el percentatge del temps sota condicions d'inundació, el percentatge del temps amb el nivell freàtic entre -50 i -75 cm i el pendent. Malgrat això, els principals determinants ambientals van variar considerant separatament les plantes vasculares i els briòfits. Així, mentre que la composició de plantes vasculares va dependre en primer lloc de la profunditat mitjana del nivell freàtic, en els briòfits el pH va ser el principal determinant. El conjunt de tota la flora va resultar determinat en bona mesura per les mateixes variables que el grup de plantes vasculares. Cal tenir en compte que, mentre que la inèrcia (o variància) de les dades completes va ser de 9,57, la de les plantes vasculares va ser de 6,66 i la dels briòfits de 2,91, pel que el pes de les plantes vasculares en el conjunt va ser més important que el dels briòfits (Taula 2.4).

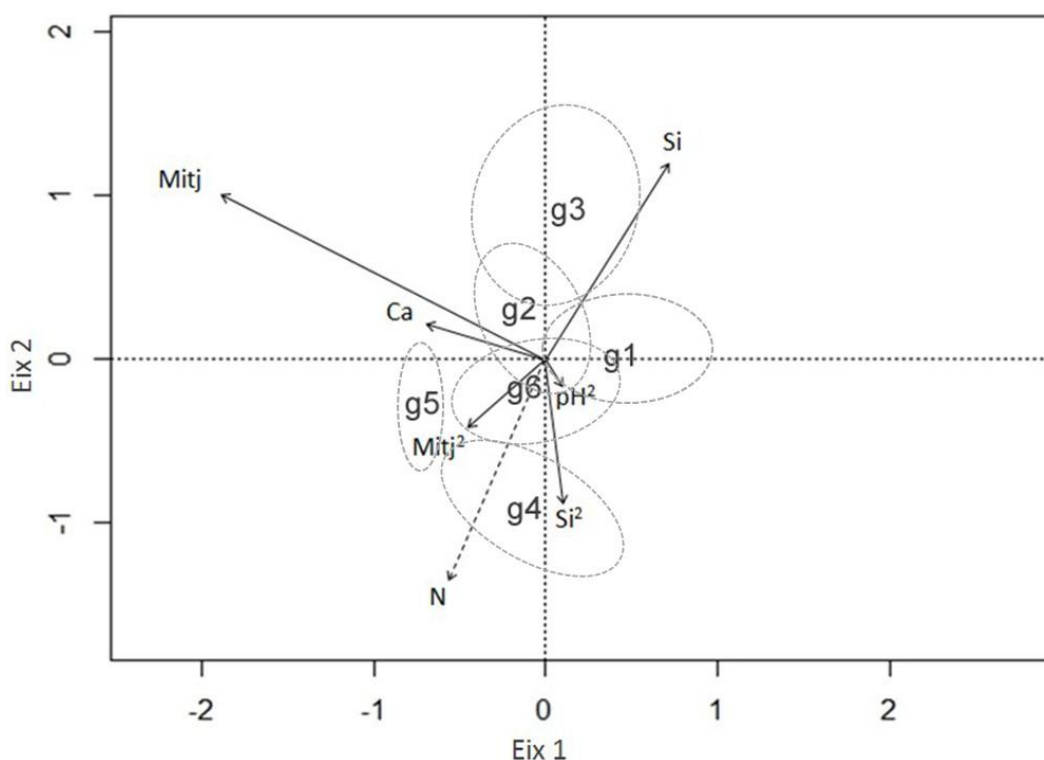


Figura 2.4. Ordenació RDA. Valors propis: 1er eix 0,551, 2n eix 0,261. Amb línia contínua es representen les variables amb valor $p < 0,001$ en el contrast per permutacions de la selecció pas a pas (*stepwise*). Amb línia discontinua s'hi representa l'ajust de N o fertilitat d'Ellenberg (significació de l'ajust amb valor $p < 0,001$). Indiquem també el centroide de cada grup de la classificació, que queda clos en una el·lipse que representa l'àrea amb més incidència del grup a partir de la desviació estàndard de les distàncies dels inventaris. Mitj – profunditat del nivell freàtic (cm); Ca – concentració de calci; Si – concentració de silici.

Taula 2.3. Resultats de la selecció de variables explicatives pel mètode pas a pas d'entrada progressiva en tres anàlisis RDA. La primera inclou totes les espècies, la segona només les plantes vasculares i la darrera només els briòfits. Les variables s'ordenen segons la variància explicada (R^2 corregida). Només es mostren les variables ecològicament més significatives ($p \leq 0,001$). F – proporció pseudo-F; Mitjana – profunditat mitjana del nivell freàtic.

Pas en la selecció de variables	Variables explicatives	R^2 corregida	F
<i>Dades completes</i>			
1	Mitjana	0,039	8,291
2	Silici	0,018	4,475
3	Calci	0,014	3,709
4	Silici ²	0,010	2,870
5	Mitjana ²	0,010	2,855
6	pH ²	0,008	2,544
<i>Plantes vasculares</i>			
1	Mitjana	0,055	11,281
2	Silici	0,021	4,961
3	Calci	0,012	3,307
4	Sofre	0,012	3,353
5	Mitjana ²	0,011	3,089
6	Silici ²	0,009	2,850
<i>Briòfits</i>			
1	pH	0,029	5,904
2	pH ²	0,017	3,949
3	Mitjana	0,013	3,348
4	Silici	0,013	3,323
5	Ferro	0,009	2,652

La proporció de variància explicada pels determinants ecològics en l'RDA (sense considerar les covariables) en cap dels tres grups de dades va superar el 25%. Si considerem, a més a més, l'estructura espacial de les dades, la proporció de la variància explicada pels factors ambientals (Taula 2.4) va variar entre el 10,5% (briòfits) i el 16,4% (plantes vasculares). En tots tres grups de dades l'estructura espacial explica més variància que els determinants ecològics si ens fixem en els models de l'RDA (Taula 2.4). Pel que fa als MEM, les escales més grolleres, aquelles que recullen els efectes de la localitat i de la proximitat entre localitats, van resultar significatives en totes les anàlisis. Per contra, les escales de detall (*intra-localitat*) només van afectar significativament els briòfits (i de retruc al conjunt de les dades), però no les plantes vasculares.

Taula 2.4. Estructura de la variància explicada (condicionada, restringida i no restringida) en les tres anàlisis RDA (dades completes, només plantes vasculares, només briòfits) i en la partició de la variància corresponent a les variables seleccionades en aquests (restringida sense covariables i intersecció de les parts restringida i condicionada). Condicionada fa referència a la variància explicada per les covariables, en tots els casos els MEM seleccionats pel procediment pas a pas (*stepwise*). Restringida (*constrained*) fa referència a la variància explicada per les variables ambientals mesurades seleccionades pel procediment pas a pas. La variància no restringida (*unconstrained*) correspon a la variància no explicada ni per les covariables espacials (variància condicionada) ni per les variables ambientals (variància restringida). Restringida (sense covariables) correspon a la variància explicada per les variables ambientals sense les covariables condicionant el model RDA. Finalment, la intersecció entre les parts restringida i condicionada indica la variància explicada conjuntament pels dos conjunts de variables (ambientals i espacials).

	R ² corregida
Dades completes	
Total	1,000
Condicionada	0,194
Restringida	0,130
No restringida	0,676
Restringida (sense covariables)	0,206
Intersecció (parts restringida i condicionada)	0,076
Plantes vasculares	
Total	1,000
Condicionada	0,182
Restringida	0,164
No restringida	0,655
Restringida (sense covariables)	0,250
Intersecció (parts restringida i condicionada)	0,087
Briòfits	
Total	1,000
Condicionada	0,158
Restringida	0,105
No restringida	0,736
Restringida (sense covariables)	0,188
Intersecció (parts restringida i condicionada)	0,083

D'altra banda, pel conjunt de les dades (plantes vasculares i briòfits), les variables relacionades amb la mineralització i l'estructura espacial separatament (Figura 2.5), van explicar la part principal de la variància de la composició d'espècies (17,8 i 19,4%, respectivament). En canvi, les variables relacionades amb el nivell freàtic en van explicar

només el 8,4%. Vam obtenir resultats semblants per les plantes vasculares i pels briòfits (Figura 2.5). El conjunt de determinants ecològics i l'estructura espacial no van superar en cap cas el 33% de la variància explicada. Restades les interaccions entre grups de variables, pel conjunt de les dades i per les plantes vasculares la proporció més gran de la variància va ser explicada per les dades espacials (10,1 i 9,6% respectivament), indicant les diferències entre els sistemes de molleres. En els briòfits, en canvi, la mineralització va resultar més explicativa que els MEM (8,3% contra el 7,9%). D'altra banda, els valors més baixos de variància explicada es van assolir en la interacció entre el nivell freàtic i l'estructura espacial (com a molt un 0,5%), mentre que la interacció entre l'estructura espacial i la mineralització va donar valors considerables, al voltant del 7%.

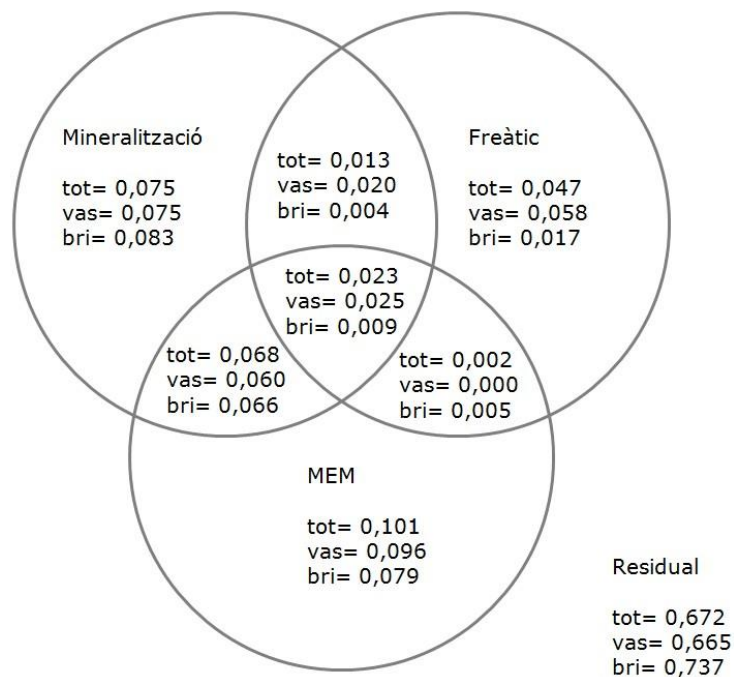


Figura 2.5. Diagrama de Venn amb la partició de la variància (sobre 1) per als tres grups de dades: Tot, dades completes, amb plantes vasculares i briòfits; vas, només dades de plantes vasculares; i bri, només dades de briòfits. Mineralització fa referència a les variables relacionades amb el contingut catiònic de les aigües; Freàtic a les relacionades amb el règim hidrològic; i MEM a l'estructura espacial recollida als mapes de vectors propis de Moran (o PCNM).

Discussió

Comunitats vegetals

Els grups obtinguts mostren diferències per a moltes de les variables ambientals mesurades, fet que mostra la base ecològica de la classificació numèrica. Això inclou la profunditat mitjana de nivell freàtic, el contingut de calci i magnesi de l'aigua, el pH i la

fertilitat (Figura 2.6), que són les variables que molts treballs previs han considerat com les més importants a l'hora de determinar l'arranjament de les comunitats vegetals a les molleres (Malmer 1986; Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Hájková & Hájek 2004a).

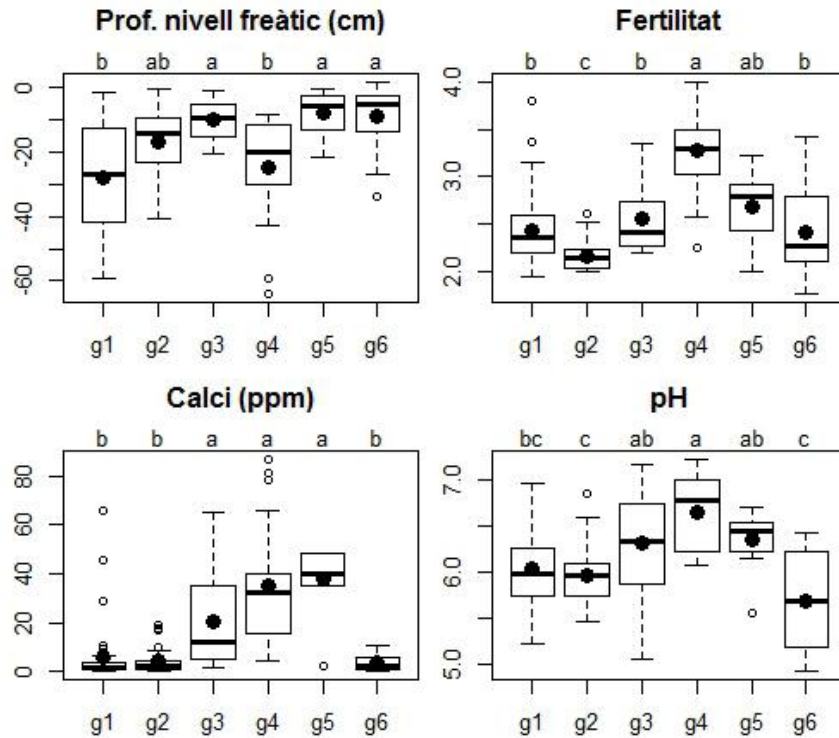


Figura 2.6. Diagrames de caixa d'una selecció de variables ambientals per als grups resultants de la classificació de la vegetació (g1 – grup 1, g2 – grup 2, etc.). El punt negre indica la mitjana de la variable. Les lletres a, b i c encapçalant cada diagrama indiquen el resultat de les comparacions múltiples. En tots quatre casos la prova de Kruskal-Wallis va resultar molt significativa ($p < 1 \times 10^{-8}$).

D'altra banda, els nostres resultats són parcialment discordants amb la classificació proposada en treballs fitosociològics previs (Ninot et al. 2000; Pérez-Haase et al. 2010; Rivas-Martínez 2011). El factor més important que provoca aquestes discrepàncies és el paper de les espècies localment abundants i ubiqüistes (fet relacionat amb el fons – *pool* – florístic local) que fan que la classificació reflecteixi també la localitat d'origen dels inventaris. Així, per exemple, el grup 6 inclou la vegetació del *Caricion lasiocarpae*, torberes de transició tremoloses fortament inundades (siguin calcícoles o silicícoles), i la vegetació relacionada amb les torberes altes d'esfagnes (*Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum*), que presenta, en canvi, el nivell freàtic clarament més enfonsat. Tots els inventaris del grup 6 provenen de la bassa Nera, on *Carex lasiocarpa*, entre altres elements singulars, apareix a gairebé tots els inventaris (mentre que no apareix a cap altra localitat). Fets com aquest contribueixen a que la classificació numèrica reflecteixi l'efecte localitat, aplegant molleres calcícoles amb silicícoles i hàbitats geogènics amb d'altres de tendència ombrogènica. En aquest mateix sentit, la resta d'inventaris corresponents a torberes d'esfagnes van quedar al grup 1, juntament amb

molleres àcides. Per tant, tot i que la classificació obtinguda tendeix a reflectir els principals gradients ecològics, es veu fortament afectada per les diferències florístiques entre les localitats. Aquestes diferències són causades pels fons florístics regionals (que afecten els Pirineus orientals i els centrals) però també per la variació del fons florístic local d'espècies (Pärtel et al. 1996) entre localitats.

Determinants ecològics de la composició florística de les molleres

Els nostres resultats indiquen que la principal variable ambiental que regeix la composició florística en la vegetació d'aiguamolls d'alta muntanya és la profunditat mitjana del nivell freàtic. Això és clar en les ordenacions RDA (Taula 2.3), però també ho reflecteix el fet que el primer eix de la PCA (Figura 2.2) es pot interpretar de la mateixa manera (amb les espècies ordenades de menys a més higròfiles al llarg de l'eix de més variació). Els treballs previs realitzats sobretot en sistemes temperats oceànics o boreals gairebé sempre destaquen el paper discriminant de la profunditat del nivell freàtic (Malmer 1986; Bragazza & Gerdol 1999; Økland et al. 2001; Bragazza et al. 2005), però sovint obtenen una ordenació de les mostres principalment al llarg del gradient pobre–ric (*poor–rich*) de les aigües subsuperficials (Vitt & Chee 1990; Malmer et al. 1992; Vitt & Belland 1995; Bragazza et al. 2005). Aquest fet pot tenir a veure amb que molts dels treballs previs s'han realitzat en aiguamolls amb profunditat de nivell freàtic relativament homogènia entre punts (Bragazza & Gerdol 1999; Wheeler & Proctor 2000). No obstant, quan el gradient del nivell freàtic és prou llarg, l'estrès per anòxia lligat a la saturació en aigua al sòl es converteix en el principal determinant ecològic de la composició florística (Økland 1990; Wheeler 1999; Tahvanainen & Tolonen 2004; Whitehouse & Bayley 2005). En aquest sentit, els sistemes d'aiguamolls dels Pirineus esdevenen un model singular, ja que són propensos a règims d'oscil·lació de nivell freàtic més acusats. Això passa perquè sovint pateixen una certa minva de precipitacions estivals i una insolació més alta que en l'àrea principal de distribució d'aquests tipus de vegetació, per la influència del clima mediterrani a l'estiu i per la latitud més baixa. La complexa microtopografia pròpia dels ambients d'alta muntanya també accentua les diferències de profunditat del nivell freàtic a distàncies petites.

Malgrat tot això, en les nostres dades també juga un paper molt important el gradient de riquesa en bases de les aigües. Tant el calci (que aquí es pot comparar amb la conductivitat elèctrica presentada en molts treballs) com el pH (Taula 2.3) afecten també notablement la composició de la vegetació. De fet, considerant els blocs de variables relacionades amb el nivell freàtic d'un cantó i amb la mineralització de l'aigua de l'altre (Figura 2.5), resulta evident

que en conjunt és més rellevant la mineralització com a determinant de la composició florística.

D'altra banda, entre els resultats obtinguts (Taula 2.3), potser el més sorprenent és la presència constant del silici com a determinant de la composició florística. El silici, que no ha rebut atenció per part dels ecòlegs sinó en temps recents (Epstein 1994; Epstein 1999; Cooke & Leishman 2011), pot influir en la vegetació de diverses maneres: afecta el creixement i el vigor vegetal, i la descomposició de la matèria orgànica, modifica la clàssica estequiometria C:N:P i el pH, i atenua els efectes tòxics del ferro i l'alumini (Epstein 1999; Gocke et al. 2013; Schoelynck et al. 2014; Schaller et al. 2015). A més a més, s'ha emfatitzat el paper que pot jugar en els sistemes humits (Sommer et al. 2006; Struyf et al. 2007; Schoelynck et al. 2014; Schaller et al. 2015). Cal tenir en compte que entre els grups vegetals que sabem que acumulen silici (Hodson et al. 2005) es compten en els primers llocs les *Poales* (que inclouen les principals espècies vasculares als aiguamolls) i els briòfits (un altre grup distintiu a les molleres i les torberes). Hi ha indicis que en sistemes humits el silici podria ser limitant (Schaller et al. 2012; Song et al. 2014) i més si considerem que és a les torberes on la concentració de silici al sòl és de les més baixes entre els sistemes terrestres (Sommer et al. 2006). També s'ha evidenciat el seu paper indicador de condicions ombrotrofiques (Bragazza & Gerdol 2002). A més a més, l'acumulació de silici constitueix defenses efectives contra herbívors i diversos patògens; s'ha comprovat que sota pressió d'herbivorisme les espècies acumuladores de silici poden veure's afavorides (Garbuzov et al. 2011). També pot contribuir a la formació de les bases elevades (tofes) típiques de graminoides robustes en ambients inundats (Schoelynck et al. 2014). En aquesta línia, les nostres dades suggereixen un paper important del silici com a determinant de la composició florística. Nosaltres hem obtingut valors que varien de les 0,9 a les 24,4 ppm amb una mitjana de 5,7 ppm, resultats concordants amb la bibliografia (Gaillardet et al. 1999; Sommer et al. 2006). No obstant, no podem saber mitjançant quins mecanismes concrets el silici influeix la composició florística, ni quin d'ells és més important. D'altra banda, en molleres i torberes a vegades es dona una correlació negativa entre silici i nitrogen (Hájková & Hájek 2004a), com en el cas de les nostres dades (coeficient de correlació de Pearson = $-0,373$, $p = 2,9 \times 10^{-6}$; Figura 2.4). Per tant, és possible que una part de la variabilitat de les dades explicada pel silici estigui relacionada amb la fertilitat, variable integrativa que no vam incorporar a les RDA. Al costat del silici, el sofre i el ferro també van resultar significatius en les RDA. Les seves concentracions solen estar vinculades al gradient d'òxido-reducció, que provoca canvis en la química dels sòls i de les aigües, a vegades influint-se mútuament (Hájková et al. 2004; Rydin & Jeglum 2006).

Tocant a la fertilitat, les nostres dades suggereixen que té un paper rellevant com a determinant de la composició florística, i que ho fa de forma independent del gradient de

riquesa en bases de les aigües (representat a la Figura 2.4 sobretot pel pH i el Ca, i relacionat amb gradient pobre–ric). De fet, podem distingir, entre els grups de la classificació, unes comunitats relativament riques en calci (grups 3 i 5) on manquen les espècies d'indrets fertilitzats pel bestiar, de les més nitròfiles que constitueixen un grup propi (grup 4). Afegit a això, el segon eix de la PCA es veu principalment influït per les espècies més exigents en condicions de fertilitat. Malgrat aquests resultats, caldria un estudi específic per destriar l'efecte de la fertilitat del del trepig i la pastura. Altres autors també han conclòs que el gradient de fertilitat és independent del de la riquesa en bases (Bridgham et al. 1996; Wheeler & Proctor 2000; Bragazza & Gerdol 2002; Hájek et al. 2006), però el fenomen podria dependre de l'àrea geogràfica (a Escandinàvia hi ha poques evidències d'això) i de l'increment en la deposició atmosfèrica de nitrogen (Økland et al. 2001). D'altra banda, els efectes de la fertilitat han estat sovint menystinguts en l'estudi fitosociològic de la vegetació higrotorbosa de muntanya als Pirineus. Els diversos autors que s'hi han enfrontat destaquen sobretot el tipus de règim hidrològic (geogènic o ombrogènic) i el grau de mineralització de l'aigua (Casanovas 1996; Ninot et al. 1999; Rivas-Martínez 2011). En canvi, les nostres dades suggereixen un paper important de la fertilitat (Figura 2.2), ara com ara inseparable dels efectes del bestiar (trepig, pastura, etc.). També la classificació numèrica indica que hi ha comunitats vegetals (grup 4) negligides, relacionades amb el gradient de fertilitat (Taula 2.2).

Els determinants ecològics de les plantes vasculares i dels briòfits

Els patrons mostrats per les plantes vasculares i pels briòfits són diferents, tal com també s'ha destacat en altres treballs (Vitt & Chee 1990; Bragazza & Gerdol 2002; Hájková & Hájek 2004a; Tahvanainen & Tolonen 2004). Tot i que els briòfits també són sensibles a la profunditat del nivell freàtic, la seva distribució respon més a la variació del pH. Cal tenir en compte que els dos grups d'organismes estan dotats de diferents atributs que els permeten viure a les molleres. Així, el sistema radicular i la presència d'aerènquimes en les plantes vasculares condicionen la seva resposta a les variables ambientals, en especial a la profunditat del nivell freàtic i al gradient d'òxido–reducció (Økland 1990; Bragazza & Gerdol 1996; Miserere et al. 2003; Hájková & Hájek 2004a). En canvi, com que els briòfits no fan arrels no es veuen tan directament afectats per les oscil·lacions de nivell freàtic, excepte quan aquest supera el nivell del terra. D'altra banda, els briòfits, en constituir una capa en contacte íntim amb la torba, responen fàcilment a les diferències de composició de l'aigua o del substrat, com és el cas del pH. Aquest fet queda especialment palès en la partició de la variància (Figura 2.5), en la qual destaca la poca capacitat explicativa de les variables relacionades amb el nivell freàtic en els briòfits (1,7%, en contrast amb el 5,8% en les plantes vasculares).

Estructura espacial de la vegetació de mollerres

Tal com indiquen els MEM i la classificació florística, les nostres dades mostren una profunda influència de la localitat i de la distància entre localitats en la variància de les dades. Diversos estudis han destacat la importància de la dinàmica de colonització (i d'altres aspectes atzarosos) en la composició florística de les comunitats vegetals (De Meester et al. 2005; Ribichich 2005; Batriu et al. 2011), fets que poden conduir a patrons de vegetació diferents entre localitats, més enllà del que expliquen els gradients ecològics. Però, a més, altres aspectes biogeogràfics influeixen en el grup d'espècies que poden presentar-se en un determinat indret (el fons florístic local o *local species pool*) i en la seva abundància relativa (Gaston & Blackburn 2000; Götzenberger et al. 2012). Aquests fets, units a la singularitat de les característiques abiòtiques i biòtiques diferents a cada localitat, semblen determinar el paper de l'estructura espacial en les mollerres dins de l'àmbit d'estudi. La correlació espacial a escala fina (dins de cada mollera) només sembla ser rellevant pels briòfits, que podrien manifestar patrons de contagi espacial a distàncies curtes causats per la dispersió, pel creixement clonal, etc. En canvi, pels briòfits s'obté el valor més petit de variància explicada per l'estructura espacial, que reflecteix sobretot l'escala regional, és a dir, la variació entre localitats d'estudi (Figura 2.5). Aquest resultat és congruent amb l'aparent gran capacitat dispersiva dels briòfits (dades no publ. basades en Bryophyte ecology, www.bryoecol.mtu.edu, data de consulta: gener 2015; Miller & McDaniel 2004; Sundberg 2013), que, en ser més ubiqüistes a escala regional, presenten una variabilitat florística entre localitats més reduïda que les plantes vasculares. A la vegada, suggereix que la capacitat dispersiva relativament limitada de les plantes vasculares podria ser un atribut biològic important lligat a l'estructura espacial, fins i tot en ambients considerats azonals, com les mollerres.

Observacions finals

Les àrees humides en sistemes alpins mostren una complexa microtopografia que fomenta la creació d'una notable diversitat d'hàbitats a escala de detall (Braun-Blanquet 1948; Casanovas 1991; Pérez-Haase et al. 2010; capítol 3 d'aquest llibre). Aquests hàbitats mostren diferències en les variables físico-químiques que els defineixen i que condicionen la flora que s'hi desenvolupa. D'entre aquestes variables, la més notable a escala de detall és la profunditat del nivell freàtic, que varia remarcablement entre punts d'un mateix sistema humit. Aquesta pot ser considerada una característica estructural de les mollerres alpines, ja que les diferencia de les boreals i temperades fredes, que ocupen àmplies àrees planes a altes latituds. A més a més, en sistemes alpins marginals com els Pirineus, sovint influïts pel clima mediterrani, els períodes de baixa precipitació i alta insolació poden incrementar les diferències entre els punts

més humits i els més secs, estirant el gradient de profunditat del nivell freàtic. De fet, Wheeler & Proctor (2000) destaquen que la poca importància del nivell freàtic a les molleres del nord-oest d'Europa es deu, en part, a les minses diferències entre punts d'una mateixa mollera. Aquest fenomen és especialment important per a les plantes vasculares. En canvi, l'absència d'aparell radical fa que els briòfits es mostrin més sensibles a variacions en la composició química de les aigües que no pas a les del règim hidrològic.

Malgrat tot això, el paper de la història de la flora de cada regió i indret, i de la capacitat de dispersió i colonització de les diferents espècies especialistes d'ambients higrotorbosos, ha resultat ser la principal font de variació en la composició de la vegetació. Així, els fons florístics regional i local condicionen la presència de les espècies de manera més decisiva que els gradients ecològics. D'altra banda, les diferències entre localitats pel que fa a l'estructura de la vegetació són més destacades en les plantes vasculares que no pas en els briòfits. Aquest resultat mostra la importància de la capacitat dispersiva, més gran en els briòfits, a l'hora d'atenuar les diferències entre els fons florístics locals.

Annex

Taula 2.5. Coordenades de les espècies als quatre primers eixos de l'ordenació PCA de tots els inventaris amb totes les espècies. Només mostrem aquelles espècies amb valors superiors a 0,5 almenys en un dels primers quatre eixos de l'ordenació. Per cada eix, en negreta s'indiquen les tres espècies amb valor més baix i les tres amb valor més alt.

Taxon	Eix 1	Eix 2	Eix 3	Eix 4
<i>Agrostis canina</i>	-0,135	-0,550	-0,593	0,233
<i>Aulacomnium palustre</i>	-0,423	-0,523	-0,087	-0,178
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	-0,400	0,525	0,054	-0,036
<i>Calliergonella cuspidata</i>	0,059	0,546	-0,390	-0,013
<i>Calluna vulgaris</i>	-0,175	-0,649	0,102	0,176
<i>Campylium stellatum</i>	0,218	0,132	0,255	0,507
<i>Carex davalliana</i>	0,129	0,298	0,348	0,623
<i>Carex flava</i> agg.	-0,165	0,169	-0,250	0,517
<i>Carex lasiocarpa</i>	0,805	-0,058	0,151	-0,281
<i>Carex nigra</i>	-0,727	0,200	-0,382	0,213
<i>Carex panicea</i>	0,183	0,318	0,243	0,535
<i>Drosera longifolia</i>	0,510	-0,134	0,132	-0,099
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,504	-0,137	0,340	0,118
<i>Epilobium palustre</i>	-0,005	0,504	-0,198	-0,098
<i>Equisteum fluviatile</i>	0,753	0,004	0,096	-0,300
<i>Festuca airoides</i>	-0,157	-0,531	-0,496	0,209
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>commutata</i>	-0,621	0,239	0,451	-0,320
<i>Menyanthes trifoliata</i>	0,723	-0,023	-0,014	-0,385
<i>Molinia coerulea</i> subsp. <i>coerulea</i>	0,650	-0,138	0,408	0,069
<i>Nardus stricta</i>	-0,558	-0,278	0,231	-0,389
<i>Polytrichum commune</i>	-0,286	-0,526	-0,357	-0,023
<i>Potentilla erecta</i>	-0,286	-0,144	0,681	-0,026
<i>Primula farinosa</i>	0,151	0,227	0,457	0,518
<i>Selinum pyrenaicum</i>	-0,517	-0,114	0,161	0,059
<i>Sphagnum subsecundum</i>	0,142	-0,563	-0,387	0,020
<i>Straminergon stramineum</i>	0,046	-0,506	-0,227	0,011
<i>Succisa pratensis</i>	-0,160	-0,127	0,551	0,012
<i>Trifolium repens</i>	-0,403	0,561	0,103	-0,246

Taula 2.6. Resultats de la selecció de variables explicatives pel mètode pas a pas (*stepwise*) en tres anàlisis RDA. La primera inclou totes les espècies, la segona només les plantes vasculars i la darrera només els briòfits. Les variables s'ordenen segons la variància explicada (R^2 corregida). F – proporció pseudo-F; Mitjana – profunditat mitjana del nivell freàtic; Entre -10 i -25 cm i Entre -25 i -50 cm – percentatge de temps amb el nivell freàtic situat entre els valors indicats.

Pas en la selecció de variables	Variables explicatives	R^2 corregida	F	valor p
Dades completes				
1	Mitjana	0,039	8,291	0,001***
2	Silici	0,018	4,475	0,001***
3	Calci	0,014	3,709	0,001***
4	Silici ²	0,010	2,870	0,001***
5	Mitjana ²	0,010	2,855	0,001***
6	pH ²	0,008	2,544	0,001***
7	pH	0,007	2,437	0,002**
8	Màxim	0,005	1,925	0,005**
9	Calci ²	0,005	1,883	0,007**
10	Manganès	0,004	1,752	0,011*
11	Entre -25 i -50 cm	0,004	1,724	0,008**
12	Ferro	0,003	1,638	0,015*
13	Entre -10 i -25 cm	0,003	1,565	0,031*
Plantes vasculars				
1	Mitjana	0,055	11,281	0,001***
2	Silici	0,021	4,961	0,001***
3	Calci	0,012	3,307	0,001***
4	Sofre	0,012	3,353	0,001***
5	Mitjana ²	0,011	3,089	0,001***
6	Silici ²	0,009	2,850	0,001***
7	Sodi	0,008	2,654	0,003**
8	pH	0,005	1,992	0,008**
9	pH ²	0,005	2,070	0,007**
10	Màxim	0,005	2,046	0,005**
11	Ferro	0,004	1,753	0,024*
12	Alumini	0,004	1,813	0,013*
13	Entre -10 i -25 cm	0,003	1,676	0,025*
14	Entre -25 i -50 cm	0,004	1,769	0,025*
15	Manganès	0,003	1,617	0,032*
16	Calci ²	0,003	1,540	0,047*
Briòfits				
1	pH	0,029	5,904	0,001***
2	pH ²	0,017	3,949	0,001***
3	Mitjana	0,013	3,348	0,001***
4	Silici	0,013	3,323	0,001***
5	Ferro	0,009	2,652	0,001***
6	Entre -25 i -50 cm	0,007	2,316	0,002**
7	Manganès	0,005	1,899	0,02*
8	Calci	0,003	1,579	0,046*
9	Calci ²	0,004	1,785	0,021*
10	Màxim	0,004	1,657	0,031*

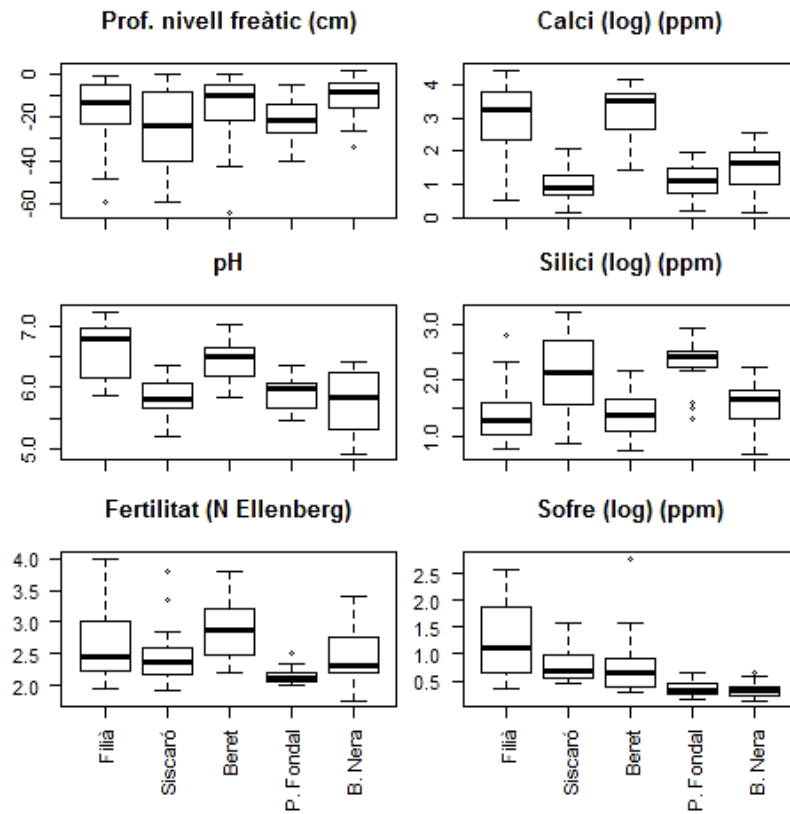


Figura 2.7. Diagrames de caixa per localitats d'una selecció de variables ambientals. P. Fondal és prat Fondal i B. Nera bassa Nera.

CAPÍTOL III

EL SISTEMA DE MOLLERES DE LA BASSA NERA (VALL D'ARAN),

UN EXEMPLE DE DIVERSITAT I SINGULARITAT D'ESPÈCIES

MANTINGUDA PELS GRADIENTS AMBIENTALS

I PER PROCESSOS DE SUCCESSION VEGETAL

Introducció

Les molleres i les torberes d'esfagnes són ecosistemes comuns i diversos a les zones boreals i temperades fredes (Rydin & Jeglum 2006). Donen forma a extensos paisatges i inclouen plantes ecològicament especialitzades (plantes vasculares i briòfits), que es poden trobar a gran part del bioma circumboreal (Gore 1983b; Wieder & Vitt 2006). Cap al sud, aquests ecosistemes sensibles ocupen cada vegada superfícies més petites, fins a desaparèixer del tot prop del bioma mediterrani. Les muntanyes alpines inclouen els exemples més meridionals d'aquests sistemes d'aiguamolls, situats en altituds mitges i altes. Aquí, malgrat una gran reducció en l'àrea, les molleres i les torberes d'esfagnes encara mantenen una elevada diversitat que, a causa de la irregularitat del relleu de muntanya, s'expressa sovint en mosaics a petita escala (Jiménez-Alfaro et al. 2012). Als Pirineus, per exemple, la majoria dels aiguamolls es limiten a relleus topogràficament favorables, com ara marges de rierols, fons de circs alpins o marges d'estany. D'aquesta manera, aquests ecosistemes solen ocupar només poques desenes de metres quadrats a cada indret. No obstant això, la diversitat continua sent alta a nivell de comunitats vegetals (Casanovas 1991; Ninot et al. 2000; Rivas-Martínez 2011) i de riquesa de briòfits i plantes vasculares (Casanovas 1996; Pérez-Haase et al. 2010).

D'aquesta manera, els sistemes d'aiguamolls pirinencs són refugis únics per a les espècies especialistes (sobretot per a les boreoalpines o simplement alpines) que es tornen menys freqüents a les escales regionals i de paisatge, i majoritàriament es troben a les seves estacions més meridionals. Les espècies especialistes d'aiguamolls formen un conjunt florístic singular d'origens boreal i alpi, que es va estendre per gran part d'Europa central durant els períodes freds del Quaternari (Birks 2008). En l'actualitat, les plantes especialistes de molleres calcícoles presenten màxims de diversitat als Alps (Jiménez-Alfaro et al. 2014). A les muntanyes del centre i el sud d'Europa se suposa que són relictos glacials (Hájek et al. 2011).

A causa de la singularitat de les molleres i les torberes d'esfagnes en el paisatge dels Pirineus, han estat una prioritat per als botànics des de fa bastant de temps, cosa que ha resultat en un coneixement raonable de la distribució regional de les plantes vasculares i dels briòfits (dades no publ. basades en l'Atlas de la Flora dels Pirineus, www.atlasflorapyrenaea.org/florapyrenaea/index.jsp, data de consulta: febrer 2015) i de les unitats de vegetació (Ninot et al. 1999). Fins on nosaltres sabem, la bassa Nera és una localitat pirinenca única tant pel que fa a riquesa total d'espècies (plantes vasculares i briòfits) com per la presència d'espècies característiques d'ambients higratorbosos (Coste & Soulié 1913; Casanovas 1991; Carrillo et al. 2008; Pérez-Haase & Ninot 2008; Pérez-Haase et al. 2010). Això sembla estar relacionat amb la particular fisiografia i hidrologia de l'indret. El sistema de molleres i de torberes d'esfagnes que envolten la bassa Nera inclou pronunciats gradients

ecològics, que condicionen la riquesa de tipus de vegetació. Aquests van des del cos d'aigua lliure de l'estany, a les catifes d'esfagnes, les molleres de ciperàcies i els boscos torbosos de pi negre (*Pinus mugo* subsp. *uncinata*); o de molleres alcalines a torberes altes oligotròfiques. Per aquestes raons, aquest aiguamoll és un bon exemple per estudiar-ne a escala de detall l'alta diversitat i singularitat, i vincular les seves característiques a la fisiografia o variables abiòtiques (roca mare, topografia, hidrologia, qualitat de l'aigua) i a la successió ecològica (de l'aigua lliure als boscos torbosos). A més, el sistema de la bassa Nera ha estat un aiguamoll durant almenys els últims 9.000 anys. D'acord amb dades pròpies de pol·len i macrofòssils, ecosistemes lacustres, les molleres i les torberes d'esfagnes s'han anat substituint els uns als altres (R. Pérez i A. Pèlach, com. pers. i dades pròpies no publ.). Per tant, molt probablement tots aquests hàbitats han romàs al mateix indret durant milers d'anys en forma, però, de mosaic dinàmic.

Aquest estudi té com a objectiu analitzar la resposta de la vegetació als gradients ambientals complexos en el singular sistema de molleres i de torberes d'esfagnes de la bassa Nera, on coexisteix una gran part de la flora especialitzada regional. En concret, volem: i) descriure els principals gradients que dirigeixen la composició d'espècies (plantes vasculares i briòfits) en un aiguamoll singularment ric en espècies, sobre la base de variables hidrològiques, fisiogràfiques i de la química de l'aigua, 2) valorar la influència relativa de les variables mesurades en la variació de la composició d'espècies, i en els canvis de diversitat i singularitat al llarg dels principals gradients ecològics, i 3) contribuir al coneixement de les condicions favorables pel manteniment de la riquesa d'espècies en les petites, isolades i fragmentades molleres dels Pirineus.

Mètodes

Llocs d'estudi

La bassa Nera és un petit estany d'alta muntanya situat a la Vall d'Aran (0,92421° W, 42,63818° N, 1889–1893 m s.n.m.), una vall dels Pirineus centrals situada al vessant atlàntic de la serralada (Figura 3.1). El clima hi és alpí amb influència oceànica, amb una temperatura mitjana anual de 4,25 °C i mitjanes mensuals que oscil·len entre –3 °C al gener i 14 °C al juliol. La precipitació anual és de 1.152 mm, distribuïts força uniformement entre estacions, i cau en forma de neu durant la major part del mig any més fred (dades no publ. basades en l'Atlas Climàtic digital de Catalunya, www.opengis.uab.cat/acdc/, data de consulta: novembre 2014).

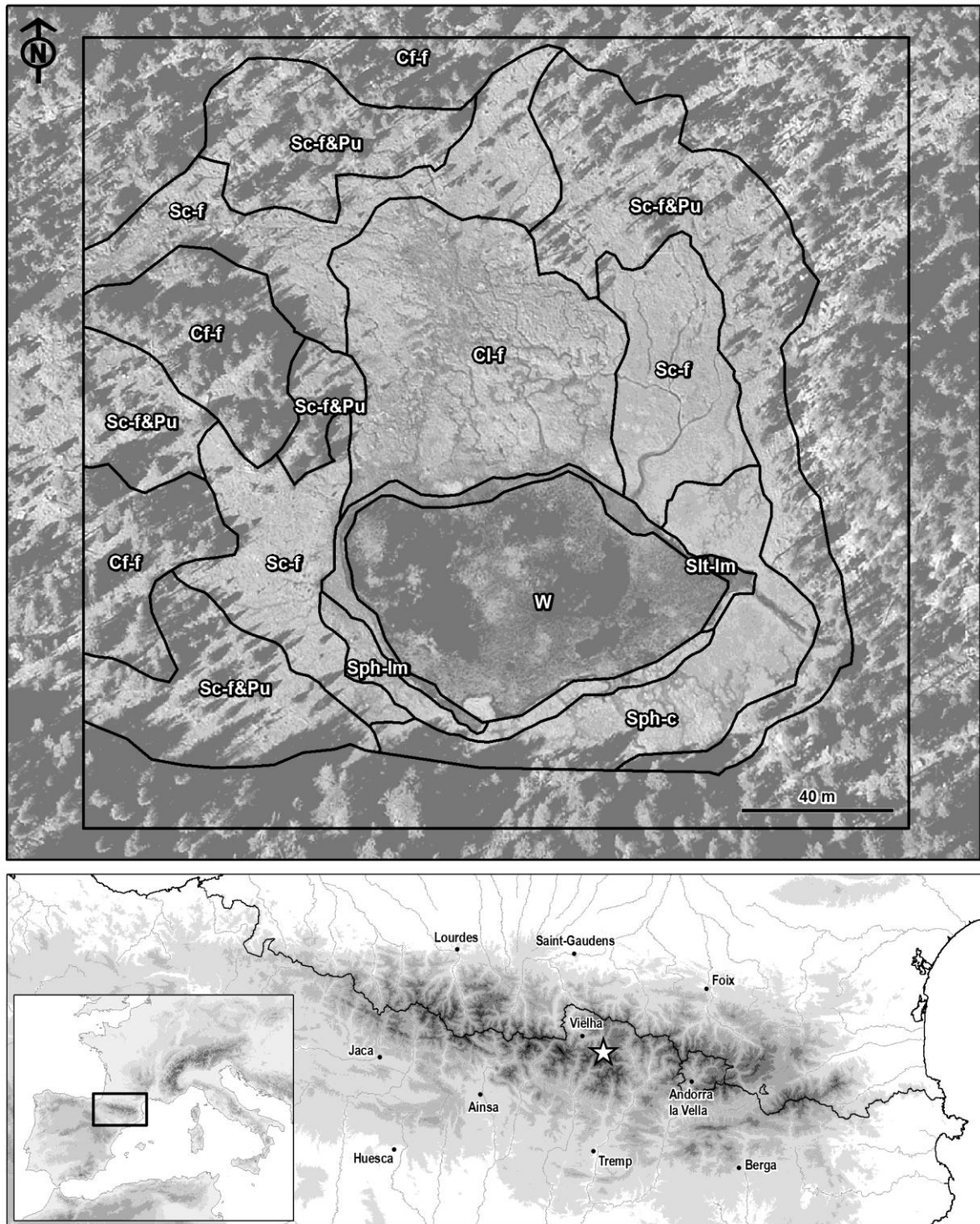


Figura 3.1. Vista aèria del petit sistema lacustre i de molles de la bassa Nera, als Pirineus centrals, envoltat de boscos de coníferes en un paisatge divers d'alta muntanya. Cf-f, boscos de coníferes (*Pinus mugo* subsp. *uncinata* + *Abies alba*); Cl-f, mollera de *Carex lasiocarpa*; Sc-f, mollera de *Scirpus cespitosus* (i coixinets de *Sphagnum* i mollera de *Carex davalliana*); Sc-f & Pu, mollera de *Scirpus cespitosus* amb *Pinus m.* subsp. *uncinata* espars (i coixinets de *Sphagnum*); Slt-lm, marges llimosos de l'estany sense *Sphagnum*; Sph-c, catifa de *Sphagnum* amb *Carex lasiocarpa*; Sph-lm, marges torbosos de l'estany amb *Sphagnum*; W, aigua lliure.

La bassa Nera està envoltada per una notable zona de molleres, plana o lleugerament inclinada, que és l'objecte d'aquest estudi. L'estany i la zona humida – mosaic de molleres, catifes flotants i coixinets d'esfagnes – ocupen una superfície d'1,9 ha. La major part del paisatge exterior a l'aiguamoll està compost per vessants força acusats, que s'enlairen fins a més de 2.700 m s.n.m. en alguns pics. La roca mare de la conca aigües amunt de la bassa Nera són granits, que promouen un relleu abrupte i irregular, que inclou crestes rocoses, tarteres i caos de blocs. Una singularitat geomorfològica de la bassa Nera és que correspon a la part inferior d'un circ glacial marginal, alimentat per rierols petits, de manera que es manté apartada de la influència directa del corrent principal de la vall.

La vegetació que envolta el sistema de molleres en estudi està dominada per boscos de coníferes subalpins; l'abet (*Abies alba*) domina als vessants suaus, mentre que als caients més abruptes o rocallosos s'hi fa el bosc de pi negre (*Pinus uncinata*) amb neret (*Rhododendron ferrugineum*). A les àrees obertes hi ha prats acidòfils i mesòfils de *Nardus stricta* i *Festuca eskia*, que vessants amunt donen pas a matollars i prats alpins, i a unitats rocalloses.

Entre els abundants estanys alpins dels Pirineus centrals, la bassa Nera és molt singular pel complex mosaic de molleres i de torberes que l'envolten, i que, a més a més, s'estenen surant per una part de la superfície de l'aigua, així com al llarg dels rierols que arriben a l'estany. A més, tot i la uniformització causada per la dominància de les roques granítiques, hi ha una certa diferència en la qualitat de l'aigua a tot el sistema, des de les aigües corrents dels rius, a l'aigua lliure de l'estany, i a l'aigua de pluja retinguda en els coixinets d'esfagnes. Aquesta diversitat abiòtica en els hàbitats lligats a l'aigua es troba aparentment organitzada al llarg de dos gradients principals, la qualitat de l'aigua i la profunditat del nivell freàtic. En treballs anteriors (Carrillo et al. 2008; Pérez-Haase & Ninot 2008; Pérez-Haase et al. 2010) s'han identificat fins a set comunitats vegetals definides en base a les espècies vasculares i de briòfits i relacionades amb els descriptors abiòtics. D'altra banda, aquest sistema de molleres inclou moltes de les espècies especialistes de molleres i torberes que es troben als Pirineus centrals, incloent algunes plantes molt rares (Taules 3.1 i 3.2).

A més a més, amb finalitats comparatives, vam emprar les dades florístiques obtingudes en uns altres cinc sistemes de molleres ben desenvolupats i comparables a la bassa Nera. Quatre d'aquests són els presentats al capítol 2 d'aquest llibre: Beret, Filià, prat Fondal i Siscaró. Vam afegir-hi encara el sistema de molleres alcalines de coll de Pradell (1.54663^o W, 42.28678^o N; 1.975 m s.n.m.), ubicat a la serra del Cadí (Pre-pirineus orientals), damunt de roques calcàries. Com tots els altres sistemes higrotorbosos es troba envoltat de boscos de pi negre (*Pinus mugo* subsp. *uncinata*) i de pastures subalpines, però és de mida considerablement més reduïda (unes 0,4 ha) i conté només molleres soligèniques.

Mostreig de camp

Aquest estudi es basa en 35 punts de mostreig distribuïts per l'àrea d'estudi, amb l'objectiu d'incloure-hi tots els tipus hidrològics i fisiognòmics amb una certa representativitat, però tractant de suavitzar les fortes diferències en l'àrea coberta per cadascun. Per tal de caracteritzar les condicions hidrològiques, vam equipar cada punt de mostreig amb un tub de PVC d'1 m de longitud i 16 mm de diàmetre, i amb forats laterals cada 5 cm per permetre l'entrada d'aigua, clavats verticalment a la mollera. Vam mesurar el nivell freàtic en relació amb la superfície del sòl cada 20 dies, de juny a octubre de 2004 i 2005. A finals de juliol de 2005 vam mesurar la conductivitat elèctrica i el pH de l'aigua del tub (amb una sonda multiparamètrica portàtil WTW TetraCon 325) i vam obtenir una mostra d'aquesta aigua per a anàlisi química. Alhora, vam classificar els punts de mostreig en les quatre categories hidrològiques que se solen distingir tenint en compte l'alimentació hídrica i altres trets hidrològics. Les torberes poden ser ombrogèniques – alimentades principalment per l'aigua de precipitació –, topogèniques – fortament influenciades per aigües estanyades, amb molt poca dinàmica –, soligèniques – sobretot degudes a aigua freàtica que flueix per vessants – i limnogèniques – formades en àrees d'inundació, al costat d'estanys i rierols d'aigües lentes (Sjörs 1948; Damman & French 1987). Les molles limnogèniques sovint són tremoloses i oscil·len amunt i avall seguint les variacions de nivell de l'aigua. Al mateix temps, vam mesurar la profunditat de la capa de torba en una mostra de sòl estreta amb una sonda de mitja canya vora de cada tub, i vam realitzar un inventari de vegetació en una superfície de 2,5 × 2,5 m centrada en el tub, i per tant corresponent a les condicions hídriques mostrejades.

A cada inventari hi vam incloure totes les plantes vasculares i els briòfits, i en vam avaluar la cobertura seguint l'escala de Domin, transformada segons l'escala *combined* de van der Maarel per a anàlisis estadístiques (van der Maarel 1979). L'àrea dels inventaris (6,25 m²) excedeix la que es considera l'àrea mínima en molles pirinenques (Casanovas 1991), i per tant els inventaris són apropiats per al tractament fitosociològic, i d'altra banda la seva mida i forma constants els fa adequats per a anàlisis d'estructura. En la taxonomia i la nomenclatura dels tàxons inventariats hem seguit Bolòs et al. (2005) per a les plantes vasculares, i Casas et al. (2006) i Casas et al. (2009) per a les molles i les hepàtiques, respectivament.

De cada mostra d'aigua en vam mesurar les concentracions totals dels cations calci, alumini, magnesi, fòsfor, sofre, ferro, sodi i silici mitjançant la tècnica d'espectrometria de masses de plasma acoblat inductivament (ICP-MS). Totes les mostres van ser filtrades prèviament amb un filtre de porus de 0,20 µm de diàmetre i acidulades.

Taula 3.1. Riquesa i singularitat de sis molles dels Pirineus. Les espècies singulars corresponen a les recollides al llibre vermell de plantes vasculares de Catalunya (Sáez et al. 2010) i a les llistes vermelles de briòfits ibèrics (Sérgio et al. 2007; Garilletei & Albertos 2012) amb alguna categoria d'amenaça superior a quasi-amenaçades. El nombre d'espècies de plantes vasculares especialistes fa referència a les espècies coincidents amb les de la llista d'espècies característiques de molles de Pérez-Haase & Ninot (2004). El nombre d'espècies en 20 inventaris i el nombre d'espècies singulars en 20 inventaris els vam obtenir mitjançant rarefaccions (20 és el nombre mínim d'inventaris a les 6 localitats); entre parèntesis indiquem la desviació estàndard.

Localitat	Nombre d'espècies en 20 inventaris	Espècies vasculares especialistes	Nombre d'espècies singulars: plantes vasculares + briòfits	Nombre d'espècies singulars en 20 inv.
Bassa Nera	95,53 (7,57)	29	5 + 6	10,61 (0,58)
Beret	89,87 (4,49)	26	0 + 3	2,477 (0,56)
Coll de Pradell	54,00 (0,00)	13	0 + 0	0,000 (0,00)
Filà	83,36 (3,12)	20	0 + 2	1,998 (0,05)
Prat Fondal	56,25 (1,27)	19	0 + 1	1,000 (0,00)
Siscaró	79,31 (3,70)	19	0 + 2	1,426 (0,60)

Taula 3.2. Singularitat florística del sistema de la bassa Nera. Les parelles de nombres separats per + es refereixen al nombre d'espècies de plantes vasculares i de briòfits, respectivament. Les espècies característiques són aquelles recollides a Pérez-Haase & Ninot (2004). Les espècies singulars corresponen a les recollides al llibre vermell de plantes vasculares (Sáez et al. 2010) i als de briòfits (Sérgio et al. 2007; Garilletei & Albertos 2012) amb alguna categoria d'amenaça superior a quasi-amenaçades.

	Nombre	Tàxons
Riquesa d'espècies totals	79 + 31	(vegeu la Taula 3.5 de l'Annex)
Espècies característiques de molles	29 + 25	
Espècies singulars, molt rares als Pirineus	6 + 9 (5 + 6 en 35 inventaris)	<p>Presentes en els 35 inventaris:</p> <p><i>Calliergon giganteum</i> <i>Carex diandra</i> <i>Carex lasiocarpa</i> <i>Drosera longifolia</i> <i>Equisetum fluviatile</i> <i>Sphagnum angustifolium</i> <i>Sphagnum contortum</i> <i>Sphagnum magellanicum</i> <i>Sphagnum warnstorffii</i> <i>Tomentypnum nitens</i> <i>Utricularia minor</i></p> <p>De Carrillo et al. (2008) podem afegir: <i>Carex limosa</i> <i>Myliá anomala</i> <i>Scorpidium revolvens</i> <i>Scorpidium scorpioides</i></p>

Vam estimar la profunditat diària del nivell freàtic per interpolació lineal entre les mesures quinzenals. Això va permetre el càlcul per a cada punt de mostreig de les variables: i) percentatge de temps d'inundació (nivell freàtic per sobre del sòl); ii) percentatge de temps en què el nivell freàtic estava entre 0 i -10 cm; iii) percentatge de temps amb el nivell freàtic

entre -10 i -25 cm, iv) percentatge de temps amb el nivell freàtic entre -25 i -50 cm; i v) profunditat mitjana del nivell freàtic (com més gran el valor, nivell més profund).

D'altra banda, de les localitats de Beret, coll de Pradell, Filià, prat Fondal i Siscaró disposàvem d'un mínim de 20 i un màxim de 36 inventaris, disposats i aixecats seguint exactament la mateixa metodologia que a la bassa Nera.

Anàlisi estadístiques

Els 35 inventaris de vegetació es van analitzar a través de tècniques multivariants. En primer lloc, per avaluar la similitud entre ells vam elaborar una matriu de distàncies de Hellinger, i després els vam classificar mitjançant una anàlisi d'agrupament jeràrquic de β flexible ($\beta = -0,625$; Borcard et al. 2011). Després vam realitzar una anàlisi de redundància (RDA) amb selecció progressiva de variables ambientals (*stepwise forward selection*) per tal d'evidenciar els factors ecològics més condicionants. Prèviament a la RDA, vam calcular el coeficient de correlació de Pearson entre les variables ambientals, i dels parells que van resultar amb un valor de correlació superior a 0,75 vam retenir la variable que ens va semblar més significativa des del punt de vista ecològic. També vam calcular alguns paràmetres relatius a l'estructura bàsica de cada inventari de vegetació: riquesa d'espècies (de plantes vasculares i de briòfits), l'índex de diversitat de Shannon i el recobriment acumulat (de totes les espècies, de les plantes vasculares, i dels briòfits). D'altra banda, vam emprar la tècnica de les rarefaccions per poder comparar els nombres d'espècies entre les diferents localitats i la bassa Nera, i també les comunitats vegetals de la bassa Nera entre elles. D'aquesta manera vam atenuar els efectes causats per les mides mostrals descompensades.

La classificació dels inventaris la vam realitzar amb el paquet Cluster v. 1.14.4 (Maechler et al. 2015) i les rarefaccions amb el paquet Vegan v. 2.2-1 (Oksanen et al. 2015) – tots dos implementats en el programari R v. 3.0.2 (R Core Team 2013). La ordenació dels inventaris la vam dur a terme amb el programari CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak & Smilauer 2002).

Resultats

El sistema de molleres i de torberes d'esfagnes de bassa Nera acull una elevada riquesa d'espècies, en comparació amb sistemes similars dels Pirineus (Taules 3.1 i 3.2 i Taula 3.5 de l'Annex). En total vam registrar 110 espècies de plantes vasculares i briòfits en els 35 inventaris aixecats (superfície total mostrejada, 219 m²), xifra que supera totes les altres localitats estudiades. Encara més, una característica particular d'aquest lloc és l'alta proporció d'espècies especialistes de molleres i torberes, de les quals algunes són molt rares als Pirineus i al conjunt de les muntanyes Ibèriques – les que anomenem espècies singulars (Taules 3.1 i 3.2). De fet, la

bassa Nera destaca especialment en el nombre d'espècies singulars, que quadripliquen les de la següent localitat més rica – Beret.

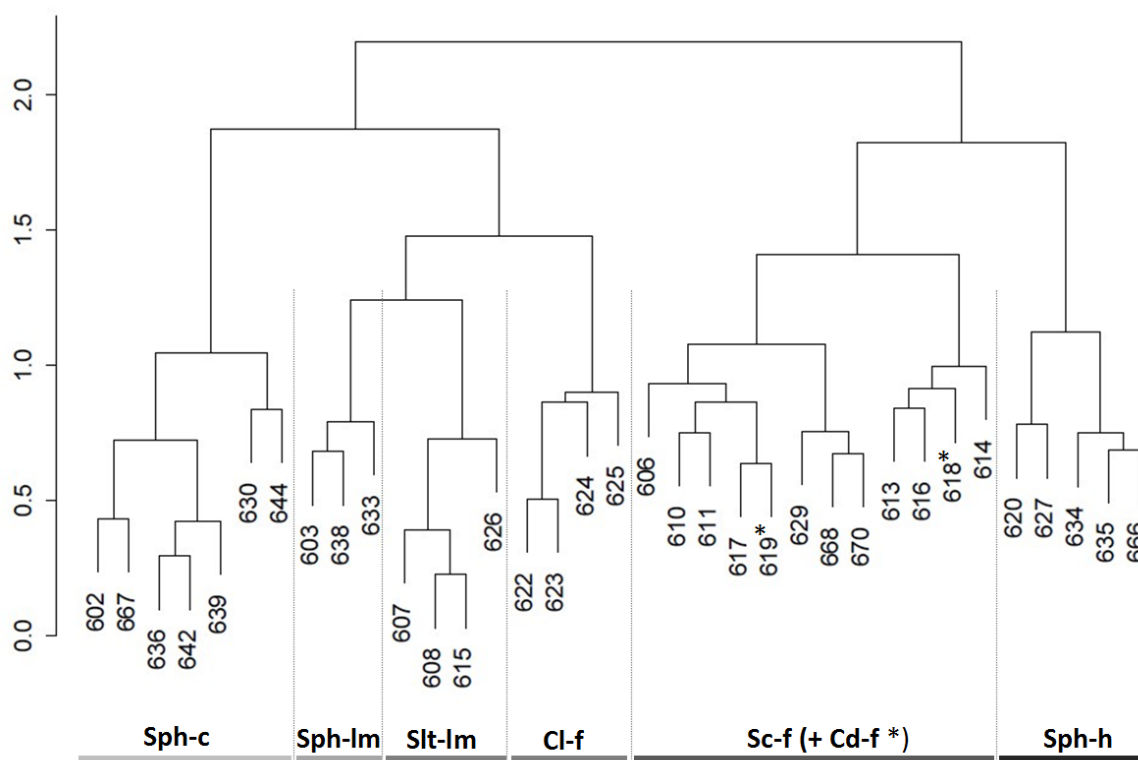


Figura 3.2. Cladograma que agrupa els inventaris d'acord amb el seu contingut específic (de plantes vasculares i de briòfits). Cadascuna de les comunitats descrites a priori correspon a una branca de nivell mitjà o alt, llevat de dues comunitats que apareixen barrejades en el mateix grup. D'esquerra a dreta són: Sph-c, Catifa de *Sphagnum* amb *Carex lasiocarpa*; Sph-lm, Marges d'estany amb *Sphagnum*; Slt-lm, Marges d'estany sense *Sphagnum*; Cl-f, Mollera de *Carex lasiocarpa*; Sc-f + Cd-f, Altres molleres (de *Scirpus cespitosus* i de *Carex davalliana*); i Sph-h, Coixinets de *Sphagnum* amb ericàcies.

L'agrupament dels inventaris de vegetació va donar suport a la distinció de comunitats vegetals aconseguit a través de la classificació fitosociològica, i en concret evidència sis de les set comunitats de plantes documentades anteriorment en aquest lloc (Pérez-Haase & Ninot 2008). Les quatre branques principals del cladograma (Figura 3.2) corresponen a tipus ecològics principals, dos dels quals coincideixen amb dues de les comunitats vegetals prèviament conegudes, la catifa tremolosa de *Sphagnum* amb *Carex lasiocarpa*, i els coixinets de *Sphagnum*. La seva composició específica reflecteix la seva singularitat ecològica, ja que la primera comunitat sura sobre l'aigua lliure de l'estany, mentre que la segona consisteix en petits coixinets (que sovint ocupaven poc més de 6,25 m²) que s'elevaven alguns dm sobre la mollera, de manera que depenen principalment de l'aigua de pluja. Una altra branca principal inclou tres de les altres comunitats vegetals, ordenades com a tres branques menors corresponents a dues comunitats dels marges de l'estany i a una mollera sub-alcalina), i a una

quarta branca on es barregen dues comunitats de molleres sub–alcalines. Per tant, fins i tot a l'escala local d'aquest estudi, la vegetació va revelar una estructura en comunitats vegetals congruent amb les associacions fitosociològiques basades en anàlisis regionals, tot i que la seva agrupació no va coincidir plenament amb la jerarquia fitosociològica (Pérez-Haase et al. 2011; Rivas-Martínez 2011), ja que per exemple, els coixinets d'esfagnes s'agrupen al costat de la mollera sub–alcalina de *Scirpus cespitosus*.

Taula 3.3. Comunitats vegetals estudiades al sistema de molleres de la bassa Nera, amb mitjanes (i desviacions estàndard) d'alguns descriptors rellevants: riquesa d'espècies (total, de plantes vasculares i de briòfits) per inventari, nombre d'espècies singulars per inventari, recobriment vegetal acumulat (de plantes vasculares i de briòfits), i diversitat específica total (calculada amb logaritme de base 10).

Comunitat vegetal	Nombre d'inventaris	Espècies / inventari	Plantes vasculares / inventari	Briòfits / inventari	Espècies singulars / inventari. Totals (pl. vasc. + briòfits)	Recobriment de plantes vasculares (%)	Recobriment de briòfits (%)	Índex de Shannon
Catifa de <i>Sphagnum</i> amb <i>Carex lasiocarpa</i> (<i>Sphagno fallacis-Caricetum lasiocarpae</i>)	7	15,29 (2,98)	10,00 (3,06)	5,29 (0,76)	4,0 (3,0+1,0)	186 (76)	127 (23)	0,860 (0,244)
Marges d'estany amb <i>Sphagnum</i> (<i>Sphagno-Caricetum rostratae</i>)	3	12,33 (0,58)	8,33 (1,15)	4,00 (1,00)	3 (2,7+0,3)	206 (49)	103 (13)	0,879 (0,251)
Coixinets de <i>Sphagnum</i> amb ericàcies (<i>Vaccinio microphyly-Sphagnetum capillifolii</i>)	5	19,80 (5,07)	16,00 (3,94)	3,80 (1,92)	3,0 (1,6+1,4)	219 (37)	112 (31)	1,204 (0,397)
Marges d'estany sense <i>Sphagnum</i> (<i>Potentillo palustris-Caricetum lasiocarpae</i>)	4	5,25 (0,50)	5,00 (0,00)	0,25 (0,50)	2,3 (2,3+0)	248 (76)	1 (3)	0,460 (0,118)
Mollera de <i>Carex lasiocarpa</i> (<i>Eriophoro gracilis-Caricetum lasiocarpae</i>)	4	14,25 (8,77)	11,25 (6,85)	3,00 (2,00)	3 (2,8+0,3)	164 (39)	42 (24)	0,790 (0,153)
Mollera de <i>Scirpus cespitosus</i> (<i>Tofieldio calyculatae-Scirpetum cespitosi</i>)	10	30,20 (7,64)	25,70 (6,36)	4,50 (2,64)	1,9 (1,2+0,7)	301 (73)	56 (48)	1,881 (0,627)
Mollera de <i>Carex davalliana</i> (<i>Caricetum davalliana</i>)	2	35,00 (2,83)	30,00 (2,83)	5,00 (0,00)	1,5 (0,5+1,0)	323 (41)	80 (1)	2,543 (0,746)
Mitjanes globals	35	19,80 (10,50)	15,91 (9,34)	3,89 (2,25)	2,7 (2,0+0,7)	238 (56)	76 (20)	1,245 (0,717)

Les set comunitats reconegudes poden ser caracteritzades per descriptors estructurals i per les principals variables ambientals (Taules 3.3 i 3.4, respectivament). Pels inventaris, la mitjana d'espècies va ser de 19,8 a cadascun, i la diversitat vegetal (índex de Shannon) d'1,245, amb notables diferències entre comunitats. Els valors més alts de diversitat vegetal i de riquesa d'espècies es van assolir en les molleres sub–alcalines, particularment en les de *Carex davalliana* (però cal fer notar que aquestes dades provenen només de dues mostres) i en les dominades per *Scirpus cespitosus*, fet que pot estar relacionat amb les condicions ambientals

més favorables. Per contra, els valors més baixos es van obtenir en els marges d'estany, i particularment en els marges llimosos sense esfagnes, on el règim d'inundació i l'oligotròfia limitarien la diversitat vegetal. Poden resultar més sorprenents els valors relativament alts assolits pels coixinets d'esfagnes, donada la seva marcada oligotròfia. Però aquestes xifres es poden deure en part a la variació de les condicions ambientals que es dona en pocs decímetres, des de la base fins al cim dels coixinets. No obstant, van ser les molleres àcides les que van obtenir els valors més alts en el nombre mitjà d'espècies singulars per inventari. D'entre les àcides, destaquen les limnogèniques, que tot i que van presentar una baixa diversitat d'espècies, presenten les proporcions més altes en espècies singulars. Contràriament, les molleres més riques en espècies, les alcalines soligèniques (la mollera de *Scirpus cespitosus* i la mollera de *Carex davalliana*), van presentar un nombre d'espècies singulars ben per sota la mitjana global. A més a més, la mollera de *Scirpus cespitosus* va ser la comunitat que més espècies exclusives – que només apareixen en una determinada tipologia – va aportar al conjunt (26). En canvi, d'entre les que acullen més espècies singulars només els coixinets de *Sphagnum* van presentar valors destacables d'espècies pròpies (10). Per contra, els tres tipus de molleres limnogèniques preses per separat no van presentar cap espècie exclusiva, i considerades totes plegades tan sols en van acollir a 3.

Taula 3.4. Mitjanes (i desviacions estàndard) de les variables ambientals mesurades a les comunitats vegetals en estudi.

Comunitat vegetal	Tipus hidrològic	Mitjana del nivell freàtic (cm)	Oscil·lació del nivell freàtic (cm)	pH	Conductivitat (µS)	Ca (ppm)	Si (ppm)	S (ppm)	Fe (ppm)
Catifa de <i>Sphagnum</i> amb <i>Carex lasiocarpa</i>	limnogènica	-6,65 (3,88)	10,50 (5,51)	5,19 ¹ (0,12)	33,86 (9,05)	1,46 (0,67)	2,59 (2,08)	0,12 (0,12)	0,41 (0,53)
Marges d'estany amb <i>Sphagnum</i>	limnogènica	-10,11 (3,29)	12,83 (5,62)	5,62 (0,25)	48,83 (18,25)	2,22 (2,26)	1,98 (0,59)	0,10 (0,10)	0,14 (0,08)
Coixinets de <i>Sphagnum</i> amb ericàcies	ombrogènica	-23,00 (7,19)	17,70 (7,73)	5,61 (0,66)	83,90 (31,96)	4,58 (3,66)	5,31 (2,42)	0,49 (0,27)	0,57 (0,29)
Marges d'estany sense <i>Sphagnum</i>	limnogènica	-1,86 (0,68)	5,38 (1,49)	6,10 (0,19)	76,63 (21,23)	4,76 (2,22)	5,52 (1,32)	0,19 (0,11)	0,36 (0,50)
Mollera de <i>Carex lasiocarpa</i>	topogènica	-1,25 (2,85)	4,85 (1,77)	6,31 (0,14)	82,38 (10,90)	5,67 (1,69)	4,44 (0,58)	0,23 (0,14)	0,50 (0,12)
Mollera de <i>Scirpus cespitosus</i>	soligènica	-13,57 (4,27)	19,83 (13,04)	5,91 (0,49)	86,00 (20,42)	3,95 (2,32)	3,89 (1,07)	0,30 (0,29)	0,61 (0,63)
Mollera de <i>Carex davalliana</i>	soligènica	-12,23 (5,40)	12,25 (1,06)	6,15 (0,29)	83,50 (14,14)	8,72 (4,64)	4,11 (0,80)	0,32 (0,14)	2,37 (2,73)

¹Però l'aigua retinguda a la part superior dels coixinets era notablement més àcida; segons Pérez-Haase et al. (2010) els valors d'aquesta aigua, obtinguda prement esfagnes de la part de dalt de set coixinets de la bassa Nera, va donar una mitjana de 4,39 (i una desviació estàndard de 0,56).

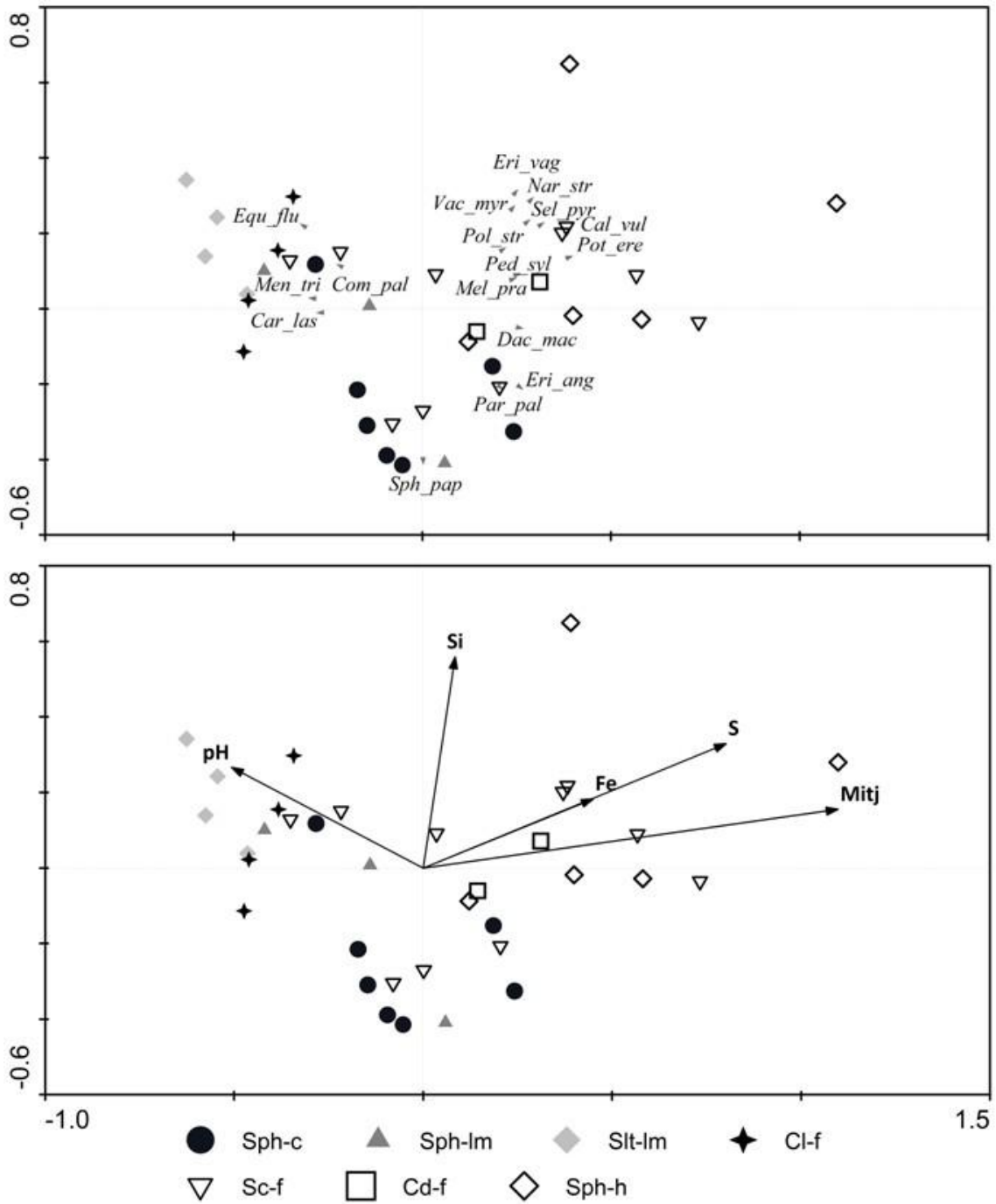


Figura 3.3. Ordenació dels inventaris de vegetació, junt amb les espècies més indicadores (dalt) i amb les variables ambientals més condicionants (baix) sobre els dos primers eixos de l'anàlisi multivariant (RDA), que expressa el 16.3% i el 5.7% de la variància total, respectivament. Els inventaris estan classificats mitjançant símbols en les set comunitats vegetals que es reconeixen (abreviades com a la Figura 3.1). Els noms abreujats de les espècies corresponen a (per ordre alfabètic): *Calluna vulgaris*, *Carex lasiocarpa*, *Comarum (= Potentilla) palustris*, *Dactylorhiza maculata*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*, *Eriophorum vaginatum*, *Melampyrum pratense*, *Menyanthes trifoliata*, *Nardus stricta*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis sylvatica*, *Potentilla erecta*, *Polytrichum strictum*, *Selinum pyrenaicum*, *Sphagnum papillosum*, *Vaccinium myrtillus*. Mitj – valor mitjà del nivell freàtic (com més gran, nivell més profund).

Tocant als factors ambientals, els que van variar més entre comunitats vegetals van ser aquells relacionats amb el règim hidrològic. Entre aquests, la profunditat mitjana del nivell freàtic i la resta de descriptors del nivell freàtic van correlacionar fortament (Taula 3.6 de l'Annex). Les variables químiques van donar diferències menors entre les comunitats, especialment els valors de pH, que es van mostrar moderadament àcids en totes, inclosos els coixinets d'esfagnes (Taula 3.4). No obstant, el pH de l'aigua espumada de la torba superficial de la part alta dels coixinets va resultar marcadament més baix. El contingut mineral i la conductivitat elèctrica van ser baixos o molt baixos en general (especialment a la catifa d'esfagnes i als marges d'estany amb esfagnes). Els continguts totals de Ca, Mg i Si van ser igualment baixos a les altres comunitats, de tal manera que no van marcar cap tendència clara. A més a més, la concentració d'uns quants elements no va poder ser determinada en quedar per sota del llindar de detecció de la tècnica emprada (en ppm: K < 2; P < 0,1; Zn < 0,025; Cu < 0,025).

El gruix mesurat de torba va ser variable, però només va manca a la cantonada nord-occidental del sistema de mollerres, on l'horitzó híctic feia menys de 15 cm de gruix. En canvi, les àrees amb torba més profunda (de més d'1 m) es van situar majoritàriament a les ribes est i sud de l'estany. En relació amb les comunitats vegetals, la profunditat de la torba no va resultar ser un bon descriptor, però sí que assenyalava alguns patrons interessants. Així, en les comunitats amb presència dominant d'esfagnes (catifa tremolosa d'esfagnes i coixinets d'esfagnes ombrogènics) és on la torba va assolir gruixos més alts, mentre que les mollerres de *Carex lasiocarpa* i les de *Scirpus cespitosus* van resultar escassament torboses o gens. Aquesta darrera comunitat semblava haver-se desenvolupat parcialment damunt de col·luvions relativament recents de sorra i grava.

L'ordenació multivariant dels inventaris sobre els dos primers eixos de la RDA va generar un núvol irregular, on malgrat tot es poden distingir les comunitats vegetals més singulars (Figura 3.3). Així, els coixinets d'esfagnes, les catifes d'esfagnes i les comunitats sotmeses a inundació dels marges de l'estany prenen posicions perifèriques respecte el centroide de tot el núvol. Aproximadament en aquest centre s'hi troben els inventaris corresponents a mollerres de tendència alcalina. A la part superior de la Figura 3.3 s'hi representen els inventaris i les espècies amb més bon ajust. Així podem relacionar visualment els inventaris amb aquelles espècies vegetals més significatives ecològicament (17 en total, entre briòfits i plantes vasculares). Aquestes indiquen condicions extremes, com ara la tolerància a la sequera (*Calluna vulgaris*, *Polytrichum strictum*), a l'oligotròfia (*Sphagnum papillosum*, *Eriophorum angustifolium*) o a condicions d'inundació (*Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*).

A la part inferior de la Figura 3.3 també es mostren les cinc variables ambientals estadísticament significatives, juntament amb el seu pes relatiu (longitud del vector) i

correlació (orientació espacial) amb els eixos i amb les comunitats de plantes (i amb les espècies característiques, a la part superior de la figura). La variable amb influència més gran (és a dir, aquella amb més pes en el primer eix) és la profunditat mitjana del nivell freàtic, que està a la vegada fortament correlacionada amb els altres descriptors del règim hidrològic (Taula 3.6 de l'Annex). La química de l'aigua és parcialment dependent d'aquests descriptors hidrològics, tal com expressa el pH, que indica el gradient d'ombrotrofia–minerotrofia (amb els coixinets d'esfagnes a la part dreta de l'espai, i les molleres i les catifes inundades a les parts esquerra i inferior). El contingut de silici va sobresortir entre les variables químiques per estar poc correlacionat amb el gradient de la profunditat del nivell freàtic, i a la vegada per ser relativament independent de la concentració d'altres anions. Altres variables químiques importants, com Ca, Mg, Al, i la conductivitat elèctrica queden fora de la RDA. Estan molt correlacionades amb el pH, i per tant, deuen explicar aproximadament els mateixos patrons de variabilitat de les dades que aquest (Taula 3.6 de l'Annex).

Discussió

Al complex sistema natural de bassa Nera la mineralització de l'aigua és baixa o molt baixa (Sjörs 1952; Bragazza & Gerdol 2002; Vitt 2006), amb una variació estreta entre els subsistemes, tal com s'expressa a través de les variables químiques mesurades. Això pot explicar-se en part per la influència generalitzada de la mateixa roca mare – granodiorites –, present a tota la capçalera. La troballa interessant és que, tot i la subtileza de les variacions en aquests paràmetres, la variació de les unitats de vegetació al llarg del gradient de mineralització de l'aigua és molt alta (des d'unitats fortament oligotròfiques fins a grups amb plantes calcícoles a les molleres sub–alcalines). Per tant, la combinació de valors correlacionats indicant mineralització (valors superiors de pH, de conductivitat elèctrica i de contingut en Ca, Mg i Na) permeten l'aparició de molleres soligèniques sub–alcalines, tot i que aquests valors corresponen a un nivell de mineralització relativament dèbil (Bragazza & Gerdol 1999; Marini et al. 2008; Pérez-Haase et al. 2011). En aquest sentit cal destacar que, a les molleres, el recanvi d'espècies – el canvi florístic – és més gran als trams inferiors dels gradients d'acidesa o de pH i de concentració de calci – relacionats amb els de riquesa en bases i de mineralització – que no pas als trams alts (Wheeler & Proctor 2000). D'aquesta manera es poden explicar els notables canvis florístics observats a bassa Nera en el tram relativament baix del gradient de pH, que va de (4,4) 5,2 a 6,3. En qualsevol cas, la mineralització de l'aigua resta com un controlador secundari de les notables variacions en el mosaic de vegetació, com s'evidencia a l'anàlisi multivariant.

En canvi, el gradient ecològic globalment més important és el règim d'inundació, que varia al llarg del sistema d'acord amb la seva complexa fisiografia i hidrologia. Aquesta

rellevància de les variables hidrològiques a escala de detall és una característica pròpia de les molleres i de les torberes d'esfagnes dels Pirineus, i que és compartida amb altres muntanyes alpines (Marini et al. 2008; capítol 2 d'aquest llibre). Aquest fet que estaria també en relació també amb la ubicació biogeogràfica extrema de les torberes boreoalpines als Pirineus. Així, les condicions de sequedat generals accentuarien la prevalença de la dependència per l'aigua de les comunitats vegetals. A més a més, el gradient causat pel règim hidrològic es veu reforçat per la seva forta correlació amb les concentracions d'alguns elements (Al, P, S), que poden ser rellevants també per a la composició d'espècies de la mollera.

En el cas de bassa Nera, els dos extrems del gradient de profunditat del nivell freàtic corresponen als coixinets d'esfagnes, amb el nivell freàtic força enfonsat, i a les torberes tremoloses de marge d'estany, amb saturació d'aigua permanentment al llarg de l'estiu. La raresa dels coixinets i l'extrema raresa de les torberes tremoloses als Pirineus reforçaria la prevalença i la singularitat del gradient hidrològic, ja que això dóna lloc a l'aparició de plantes i comunitats vegetals molt singulars. Això és particularment evident en les catifes flotants i en la vegetació dels marges de l'estany, on habiten unes poques plantes vasculares extremament rares (Taula 3.2 i Taula 3.5 de l'Annex), com *Carex diandra* i *Drosera longifolia*. Al cantó oposat del gradient de profunditat del nivell freàtic, els coixinets d'esfagnes també van presentar una notable concentració de rareses vegetals, ja que la seva singularitat ecològica propicia combinacions mixtes de plantes, entre les que es compten espècies tolerants a condicions de sequera i acidesa (com algunes ericàcies subarbustives, *Potentilla erecta* o *Aulacomnium palustre*). Junt amb aquestes hi poden viure algunes plantes vasculares singulars com *Equisetum fluviatile* i *Carex lasiocarpa* – amb recobriments relativament modestos –, i el rar *Sphagnum magellanicum* constitueix el gruix d'alguns dels coixinets – acompanyat sovint del també escàs *S. angustifolium*. El desenvolupament d'aquests bonys tan singulars està relacionat amb el clima suboceànic de la Vall d'Aran, favorable per al manteniment d'aquestes espècies (Casanovas 1992; Pérez-Haase et al. 2010). La singularitat de la bassa Nera també s'evidencia per les 10 espècies de *Sphagnum* que s'hi desenvolupen, en comparació amb el total de 24 espècies d'aquest gènere que es troben als Pirineus catalans (Casas et al. 2006).

La singularitat i riquesa d'espècies del sistema estudiat també es pot avaluar a través de tota la flora vascular que s'hi troba (79 espècies, Taula 3.2 i Taula 3.5 de l'Annex) i de les plantes especialistes (hi són presents 29 de les 54 espècies característiques recollides a Pérez-Haase & Ninot 2004). Aquestes xifres, juntament amb les dels briòfits, destaquen entre les que caracteritzen altres sistemes de molleres dels Pirineus (Casanovas 1991; Pérez-Haase & Ninot 2004), i fins i tot també entre les d'algunes torberes boreals o alpines (Ingerpuu et al. 2001).

El mosaic de vegetació particular de la bassa Nera és un bon exemple de com s'estructura la diversitat i la singularitat vegetals als paisatges d'alta muntanya pirinencs. En

aquest cas, les comunitats de plantes per separat no són particularment riques en espècies: només algunes molles sub–alcalines van donar valors relativament alts de riquesa d'espècies i de diversitat (Taula 3.3), mentre que la majoria de les comunitats amb nivells freàtics molt alts van presentar molt poques espècies i van donar valors de diversitat especialment baixos. Així, l'estrès per inundació i anòxia es tradueix en una davallada brusca de la diversitat. No obstant això, les plantes rares i singulars es presenten amb més freqüència en aquests hàbitats sotmesos a aquestes condicions tan limitants, així com també en els coixinets d'esfagnes, molt àcids i oligotròfics.

En conjunt, la riquesa total d'espècies està controlada pel gradient de pH (amb valors superiors en les molles sub–alcalines), mentre que la riquesa en espècies singulars està més relacionada amb el gradient de profunditat del nivell freàtic, i associada a condicions limitants pel desenvolupament vegetal. Patrons de diversitat semblants han estat obtinguts en sistemes de molles alpines (Gerdol 1990; Hájková & Hájek 2004b; Marini et al. 2008), fet que indica una certa coherència en el comportament de les espècies en molles mixtes (*mixed mires*) al centre i sud d'Europa. Aquesta combinació d'alta singularitat però riquesa d'espècies a nivell de comunitat (diversitat α) moderada o baixa, juntament amb els canvis pronunciats d'una comunitat a una altra (diversitat β) tot i les variacions ambientals aparentment subtils, és la base de la gran diversitat i riquesa dels paisatges alpins (Körner 2003).

La seqüència ambiental que va de les catifes flotants de *Sphagnum* a les unitats de marge d'estany i fins a les molles minerotròfiques, i encara fins als petits coixinets d'esfagnes dispersos, es l'expressió espacial de la successió ecològica que respon al procés de rebliment dels estanys d'origen glacial (Gorham 1957; Rydin & Jeglum 2006). Per tant, l'alta riquesa d'espècies i la singularitat del sistema de molles de bassa Nera es deu principalment al manteniment a llarg termini d'aquest esquema dinàmic, a través d'una gran diversitat geomorfològica. La duresa dels granits ha promogut, aparentment, un tipus de relleu que ha permès mantenir una seqüència molt contrastada, des de la massa d'aigua relativament profunda, els marges d'estany suaus o fins i tot plans, les àrees amb dipòsits morènics de pendents de suaus (que presenten arreu surgències difuses d'aigua), fins als costers forestals o pradencs. Això no implica necessàriament que la topografia s'hagi mantingut molt estable en el temps, ni que es tracti d'un mosaic estàtic de plantes i comunitats vegetals, ja que el registres paleoecològics disponibles (dades no publ.) revelen que la successió vegetal no ha seguit un esquema lineal. Així, hi ha hagut diverses etapes regressives de coixinet d'esfagnes a estany o a mollera de marge d'estany. No obstant, la majoria d'aquests canvis van tenir lloc al llarg fases mil·lenàries i, sigui com sigui, revelen la persistència d'un sistema complex de molles al llarg de l'Holocè, que contrasta amb el paisatge forestal dominant. Això suggereix la persistència en un espai canviant de les mateixes unitats de vegetació que se succeeixen al

llarg del temps, permetent la pervivència al mateix indret d'una flora local especialment rica en espècies especialistes (Hajková et al. 2015). A més a més, la ubicació del sistema de bassa Nera en un petit circ glacial apartat de la vall principal i per tant també de la influència directa de les principals dinàmiques fluvials, l'hauria mantingut relativament al marge de processos catastròfics al llarg del temps, sobretot avingudes brusques de materials poc consolidats de la part alta de la conca.

Annex

Taula 3.5. Composició específica de les comunitats vegetals del sistema de molleres de la bassa Nera amb el recobriment mitjà de les espècies més rellevants per comunitat. La taula d'inventaris completa es pot consultar a Pérez-Haase & Ninot (2008)

Tàxons	Catifa de <i>Sphagnum</i> amb <i>Carex lasiocarpa</i>	Marges d'estany amb <i>Sphagnum</i>	Coixinets de <i>Sphagnum</i> amb ericàcies	Marges d'estany sense <i>Sphagnum</i>	Mollera de <i>Carex lasiocarpa</i>	Mollera de <i>Scirpus cespitosus</i>	Mollera de <i>Carex davalliana</i>
Característics i diferencials de les comunitats							
<i>Equisetum fluviatile</i>	8	12	1	45	18	4	
<i>Carex lasiocarpa</i>	18	41	27	53	88	13	
<i>Sphagnum papillosum</i>	43	< 1	4				
<i>Sphagnum subnitens</i>	24	6					
<i>Sphagnum subsecundum</i>	14	8					
<i>Drosera longifolia</i>	16	< 1				3	9
<i>Scirpus cespitosus</i>	43		4		< 1	79	9
<i>Sphagnum teres</i>	3	88					
<i>Carex diandra</i>	< 1	6					
<i>Menyanthes trifoliata</i>	17	27					
<i>Carex rostrata</i>	19	13	4	26		2	
<i>Potentilla palustris</i>	1	48		32			
<i>Sphagnum capillifolium</i>			18				
<i>Sphagnum magellanicum</i>	10		60				
<i>Vaccinium myrtillus</i>			6				
<i>Vaccinium uliginosum</i>			4				
<i>Nardus stricta</i>			7				
<i>Eriophorum vaginatum</i>			38				
<i>Calluna vulgaris</i>			23			6	3
<i>Pinus uncinata</i>			22				
<i>Sphagnum angustifolium</i>	3		8				
<i>Scorpidium cossonii</i>					18	3	< 1
<i>Carex davalliana</i>			4		1	13	50
<i>Primula farinosa</i>						5	18
<i>Menyanthes trifoliata</i>				51	31	3	
<i>Campylium stellatum</i>					18	8	28
<i>Carex nigra</i>	< 1		1		< 1	4	40
<i>Sphagnum warnstorffii</i>						4	31
<i>Carex panicea</i>			< 1		10	3	11
<i>Bartsia alpina</i>						10	11
<i>Tofieldia calyculata</i>						3	18
<i>Eleocharis quinqueflora</i>					< 1		9
<i>Selaginella selaginoides</i>							5
Altres tàxons							
<i>Molinia coerulea</i>	22	39	23		4	42	18
<i>Potentilla erecta</i>	3		26			10	3
<i>Succisa pratensis</i>						9	9
<i>Selinum pyrenaicum</i>						1	11
<i>Festuca nigrescens</i>						3	9

Taula 3.6. Coeficients de correlació de Pearson entre les variables ambientals analitzades, en concret contingut dels ions més rellevants, pH i conductivitat elèctrica corregida (CE) de l'aigua freàtica, percentatge de temps en diferents condicions de nivell freàtic (inundació, a menys de -10 cm de profunditat, entre -10 i -25 cm, i entre -25 i -50 cm), i profunditat mitjana del nivell freàtic (Mitj). En negreta, les correlacions més altes de 0,75.

	Ca	Al	Mg	P	S	Fe	Na	Si	pH	EC	Inundació	e0-10	e10-25	e25-50
Al	-0,35													
Mg	0,88	-0,13												
P	-0,1	0,32	0,20											
S	-0,17	0,42	0,07	0,52										
Fe	0,43	0,00	0,64	0,06	0,15									
Na	0,57	-0,22	0,62	0,42	0,05	0,33								
Si	0,37	0,06	0,48	0,31	0,12	0,22	0,44							
pH	0,71	-0,55	0,44	-0,25	-0,19	-0,05	0,43	0,26						
EC	0,81	-0,27	0,75	0,29	0,08	0,30	0,76	0,50	0,65					
Inundació	-0,14	-0,50	-0,30	-0,37	-0,48	-0,28	-0,19	-0,03	0,13	-0,19				
e0-10	-0,16	-0,42	-0,30	-0,35	-0,53	-0,24	-0,27	-0,05	0,03	-0,22	0,93			
e10-25	0,20	0,35	0,21	-0,03	0,26	0,32	-0,01	-0,17	-0,07	0,07	-0,86	-0,79		
e25-50	-0,07	0,37	0,23	0,77	0,51	-0,01	0,38	0,33	-0,13	0,26	-0,50	-0,47	-0,02	
Mitj	0,03	0,52	0,29	0,61	0,54	0,21	0,25	0,15	-0,21	0,22	-0,89	-0,77	0,56	0,78

CAPÍTOL IV

VEGETACIÓ DE TORBERES MINEROTRÒFIQUES I GRADIENTS AMBIENTALS A LA TERRA DEL FOC (ARGENTINA)

Introducció

Al sud d'Amèrica del Sud, inclosa la Terra del Foc, la serralada dels Andes condiona un fort gradient de precipitació. Així, a l'extrem sud, però sobretot a la costa oest, el clima hi és plujós i oceànic, i afavoreix el desenvolupament de boscos de *Nothofagus*, mentre que a l'est la vegetació predominant és una estepa freda (Frederiksen 1988; León et al. 1998; Collantes et al. 2009). A la Isla Grande de la Terra del Foc, els canvis en el tipus de vegetació dominant són prou profunds com per justificar la tipificació de dues regions biogeogràfiques contrastades, unides per una zona de transició o ecotò (Figura 4.1). Així, al sud, Ushuaia inclosa, hi trobem la regió de la Serralada o Cordillera (corresponent al final dels Andes), ocupada majoritàriament per boscos caducifolis. En canvi, de Río Grande cap al nord hi ha la regió de l'Estepa magallànica, situada en la notable conca sedimentària magallànica (Auer 1965; Blanco & de la Balze 2004). Diverses variables bioclimàtiques difereixen entre les dues regions, però les diferències més notables són el decrement de precipitació i l'increment de la força del vent cap al nord. Això provoca que l'evapotranspiració potencial sigui més gran que la precipitació a Río Grande, mentre que és més petita a Ushuaia i s'igualen aproximadament a la franja de l'ecotò. Aquestes diferències climàtiques relacionades amb el gradient latitudinal causen profunds canvis a les torberes i a la vegetació en general (Collantes et al. 2009; Grootjans et al. 2010). D'altra banda, la continentalitat, tot i que no és molt acusada, també té un efecte marcat sobre la distribució de la vegetació (Kleinebecker et al. 2007).

Arreu de la Terra del Foc els aiguamolls són elements conspicus en el paisatge, si bé amb notables diferències. A les àrees més plujoses del sud les torberes són, juntament amb els boscos, el principal element del paisatge (Pisano 1977; Blanco & de la Balze 2004), mentre que a l'Estepa magallànica, les torberes ocupen una superfície relativa més petita, entre el 5 i el 20% del total (Collantes et al. 2009). Cal tenir en compte que les torberes ombrotròfiques d'esfagnes només es donen quan la precipitació supera l'evapotranspiració. Per tant, a la Terra del Foc, les formacions ombrotròfiques troben el seu límit nord a l'ecotò, i són inexistents a la regió de les estepes, on només hi ha torberes minerotròfiques (Collantes & Faggi 1999; Blanco & de la Balze 2004; Grootjans et al. 2010). Les diferències estructurals i funcionals entre les torberes minerotròfiques i les ombrotròfiques són molt marcades i condicionen fortament la distribució dels organismes (Tüxen et al. 1972; Malmer 1986; Sjörs & Gunnarsson 2002; Bragazza et al. 2005).

Els estudis de la vegetació de les torberes a la Terra del Foc són escassos. Els primers treballs descriptius moderns es deuen a Pisano (1977) i Roig et al. (1985), però no ha estat fins als anys dos mil que han aparegut treballs que cerquen les relacions entre la vegetació i determinades variables ambientals mesurades experimentalment. En aquests treballs s'han

estudiat sobretot les molleres minerotròfiques de la regió de l'Estepa magallànica (Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2010; Filipová et al. 2013) o bé les torberes ombrotròfiques d'esfagnes (Baumann 2006; Kleinebecker et al. 2007; Kleinebecker et al. 2010). L'estudi d'aquestes comunitats ha ajudat a entendre millor la distribució dels organismes al llarg dels gradients ambientals que actuen a escales regionals. Aquests gradients ambientals coincideixen a grans trets amb els més ben coneguts de les regions fredes de l'hemisferi nord. Així, el gradient pobre-ric (*poor-rich gradient*, que inclou els gradients d'alcalinitat, d'acidesa, de saturació en bases, etc.), el de fertilitat, el de salinitat i el de profunditat del nivell freàtic condicionen la distribució de les plantes (Økland 1990; Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Sjörs & Gunnarsson 2002). No obstant, els estudis realitzats en a les regions de l'Estepa magallànica o de la Serralada no recullen informació sobre les molleres minerotròfiques de la regió de la Serralada ni de l'ecotò, tot i que aquestes molleres negligides són prou freqüents en surgències de vessant i en marges de sistemes fluvials (Grootjans et al. 2010; Grootjans et al. 2014). Aquests treballs tampoc avaluen la relació entre les variables ambientals i la vegetació a escala de detall (dins de cada sistema d'aiguamoll), sinó que comparen patrons a escales regionals (amb distàncies de desenes de quilòmetres). En conseqüència, tampoc consideren com aquesta relació a escala de detall canvia al llarg dels marcats gradients bioclimàtics a la Terra del Foc. En canvi, als sistemes humits d'Europa i Amèrica del Nord, diversos treballs han mostrat les diferències que hi ha en les variables ambientals implicades en la distribució de la vegetació de torberes en diferents regions biogeogràfiques i a diverses escales (Belland & Vitt 1995; Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Bragazza et al. 2005; Whitehouse & Bayley 2005).

A partir del seguiment del règim hidrològic, de la caracterització dels hàbitats segons la seva química de la torba i de les aigües freàtiques, i l'estudi de la flora vascular en tres torberes minerotròfiques situades al llarg del gradient climàtic a la Isla Grande de la Terra del Foc, vam marcar-nos com a objectius: i) descriure'n les principals característiques ecohidrològiques i avaluar la relació entre la vegetació i els principals determinants ambientals (règim hidrològic, química de l'aigua freàtica i química dels sòls); i ii) avaluar els patrons de distribució i diversitat de les plantes vasculares a dues escales, la de detall, que implica distàncies de pocs metres, i la regional que suposa canvis en la regió biogeogràfica.

Mètodes

Localitats d'estudi

Vam seleccionar tres torberes de mida mitjana al llarg del gradient climàtic que separa les dues principals regions biogeogràfiques reconegudes i el seu ecotò (Figura 4.1). Per les tres localitats estudiades comptem amb una breu però útil descripció ecohidrològica de Grootjans et al. (2010). Les tres localitats són:

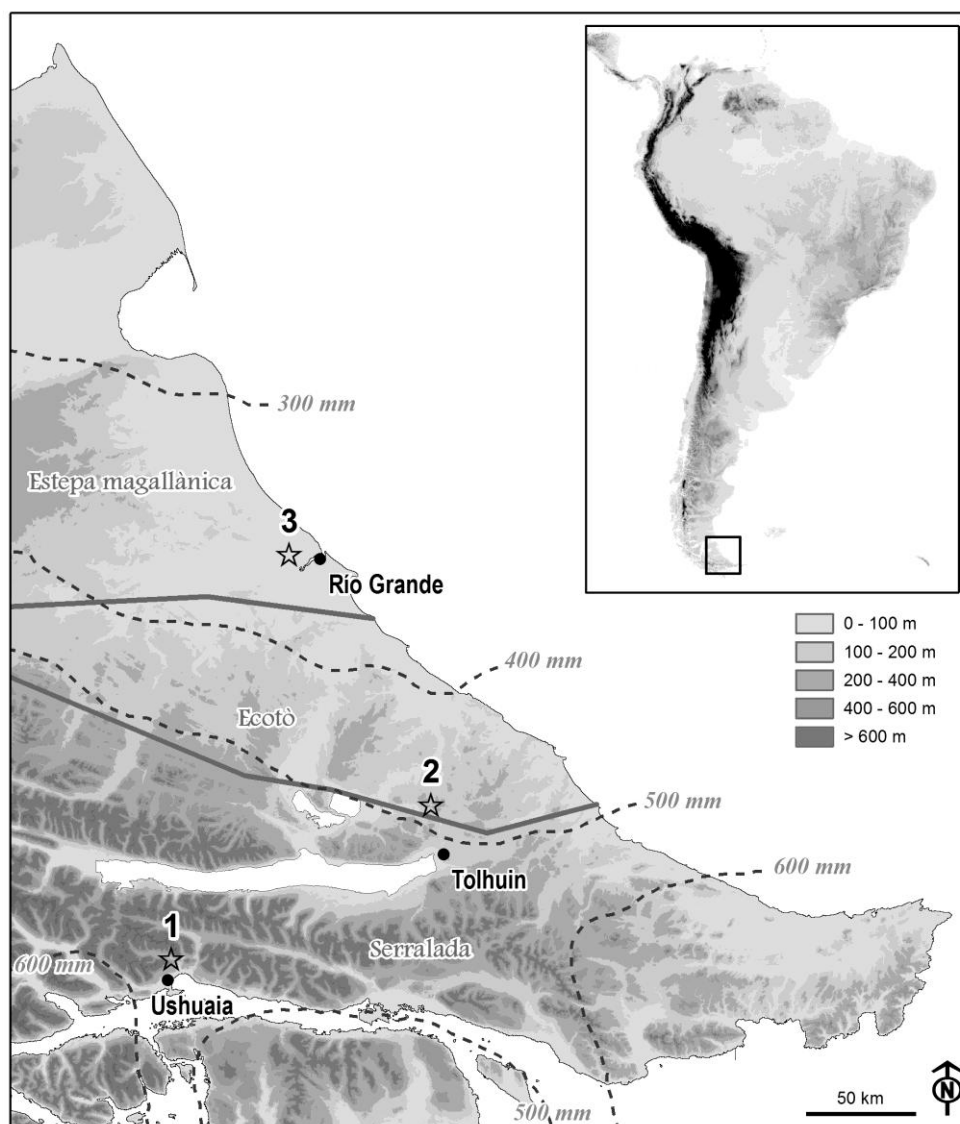


Figura 4.1. Mapa de situació de la Terra del Foc amb la delimitació de les tres regions biogeogràfiques principals i amb la posició de les tres localitats d'estudi. 1 – Ushuaia; 2 – Tohuin; i 3 – Río Grande.

Ushuaia: la mollera es troba molt a prop de la ciutat d'Ushuaia, a la vall d'Andorra (54°45'40"S, 68°18'8"O; 190-200 m s.n.m.). El clima hi és boreal oceànic (temperatura mitjana anual: 5,4°C; temperatura mitjana de l'estiu: 9,2°C; precipitació mitjana anual: 528 mm). Biogeogràficament queda dins de la regió de la Serralada. Les espècies més abundants són

Carex curta, *C. vallis-pulchrae* i *Juncus scheuchzerioides*. Els substrats predominants són gresos (i pissarres) del Cretaci inferior. La mollera rep aigua de descàrrega a partir d'un sistema de surgències més o menys difuses situades al llarg del marge superior, al límit amb el bosc. L'estudi de la torba va donar una profunditat d'uns 2,5 m (Grootjans et al. 2010). Es troba envoltada per boscos de *Nothofagus* (especialment de *N. pumilio*) i per sistemes de torberes ombrotrofiques de *Sphagnum magellanicum*.

Tolhuin: la segona mollera es troba al centre-sud de l'Islla Grande, a l'Estancia María Cristina (54°23'44"S, 67°14'32"O; 165–170 m s.n.m.), molt a prop del poble de Tolhuin. El clima és boreal oceànic (temperatura mitjana anual: 5,3°C; temperatura mitjana de l'estiu: 9,6°C; precipitació mitjana anual: 500 mm). Biogeogràficament es troba al límit nord de les molleres ombrotrofiques de *Sphagnum magellanicum*, en plena àrea de transició entre la regió de la Serralada i de l'Estepa magallànica. Els substrats predominants són gresos (i fangolites marines) de l'Eocè mitjà. Petits rierols alimenten d'aigua la torbera, que consta d'un sector ampli dominat per *Carex gayana* i d'un altre envaït recentment per *Sphagnum magellanicum*. La torbera es va generar per rebliment d'un sistema lacustre, i actualment consta d'una capa de torba fosca de ciperàcies d'uns 2,5 m de gruix (Grootjans et al. 2010). L'envolten boscos de *Nothofagus antarctica* i altres molleres majoritàriament minerotrofiques.

Río Grande: la tercera localitat es troba en plena regió de l'Estepa magallànica, a l'Estancia María Behety (53°47'40"S, 67°49'13"O; 15–20 m s.n.m.), a tocar de la ciutat de Río Grande. El clima hi és encara boreal oceànic, però amb precipitacions força magres (temperatura mitjana anual: 5,5°C; temperatura mitjana de l'estiu: 10,3°C; precipitació mitjana anual: 350 mm). Els substrats predominants són gresos (i fangolites marines) de l'Oligocè–Miocè. Hi predominen els poblaments de *Caltha sagittata*, de *Carex gayana* i d'*Hordeum lechleri*. Els punts més humits envolten una petita surgència, que és la principal font d'alimentació d'aigua, juntament amb un rierol. La torbera ocupa una depressió que es troba envoltada d'un paisatge pelat, ocupat per pastures dominades per *Festuca gracillima*. Grootjans et al. (2010) van descriure d'aquesta localitat un perfil de torba fosca de ciperàcies d'uns 3 m de profunditat damunt una capa de sediments lacustres.

Mostreig de camp

Els mostrejos de camp es van dur a terme al llarg de l'estiu de 2004-05, entre els mesos de desembre i març. A cada una de les tres localitats vam establir una xarxa de punts de mostreig, seleccionats a fi de recollir almenys tres exemples de cada tipus fisiognòmic de vegetació segons l'espècie dominant. Aquesta selecció va assegurar també incorporar a l'estudi tots els tipus principals de règim hidrològic (bàsicament, règims soligènic i topogènic). A Ushuaia vam seleccionar 29 punts de mostreig, a Tolhuin 30 i a Río Grande 15.

A fi de mesurar la profunditat del nivell freàtic, a cada punt de mostreig, vam introduir verticalment a la torbera un tub de PVC d'1,5 m de llarg perforat al llarg cada 5 cm, per tal que hi entrés l'aigua freàtica. Les mesures de nivell freàtic les vam realitzar cada 15 ± 5 dies. Vam estimar la profunditat diària del nivell freàtic mitjançant una interpolació lineal de les mesures quinzenals. Això va permetre calcular per a cada punt de mostreig diverses variables relacionades amb la profunditat del nivell freàtic (Taula 4.1), com per exemple el percentatge de temps en inundació, el percentatge de temps entre -0 i -10 o entre -10 i -25 cm, etc. Finalment, per caracteritzar millor el règim hidrològic vam crear dues variables més per informar de la posició màxima (la més superficial) i mínima (la més enfonsada) del nivell freàtic.

Taula 4.1. Abreviatures i significat de les variables ambientals agrupades en tres blocs.

Variables ambientals		Variables ambientals	
	Significat		Significat
Química de les aigües		Química dels sòls	
Ca	Concentració de calci (ppm)	pCOT	Percentatge de carboni orgànic total
Mg	Concentració de magnesi (ppm)	pNt	Percentatge de nitrogen total
K	Concentració de potassi (ppm)	pCOT/pNt	Relació carboni/nitrogen totals
Na	Concentració de magnesi (ppm)	pCa	Concentració de calci (ppm)
P	Concentració de fòsfor (ppm)	pMg	Concentració de magnesi (ppm)
S	Concentració de sofre (ppm)	pNa	Concentració de magnesi (ppm)
Si	Concentració de silici (ppm)	pK	Concentració de potassi (ppm)
Fe	Concentració de ferro (ppm)	ppH	pH
Zn	Concentració de zenc (ppm)		
Mn	Concentració de manganès (ppm)		
pH	pH		
CEc	Conductivitat elèctrica corregida ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$)		
Nivell freàtic			
mesde0	Percentatge de temps que el nivell freàtic va quedar per damunt del nivell del terra (inundació)		
e0_10	Percentatge de temps que el nivell freàtic va estar entre el nivell del terra i -10 cm		
e10_25	Percentatge de temps que el nivell freàtic va estar entre -10 i -25 cm		
e25_50	Percentatge de temps que el nivell freàtic va estar entre -25 cm i -50 cm		
e50_100	Percentatge de temps que el nivell freàtic va estar entre -50 cm i -100 cm		
sota100	Percentatge de temps que el nivell freàtic va quedar per sota de -100 cm		
Mitj	Profunditat mitjana del nivell freàtic (cm)		
Max	Posició màxima del nivell freàtic – més superficial –(cm)		
Min	Posició mínima del nivell freàtic – més enfonsat – (cm)		
Osc	Oscil·lació de la profunditat del nivell freàtic (cm)		

A cada punt de mostreig vam aixecar un inventari florístic en una superfície d'1 × 1 m, al voltant de cada tub de PVC; la mida relativament petita i la forma quadrada pretén evitar l'existència de gradients ecològics dins de cada inventari de vegetació. Els aixecaments els vam realitzar al llarg de la tercera setmana de gener de 2005, en un moment òptim per a la vegetació. Per a cada inventari vam anotar totes les plantes vasculares i vam estimar-ne el recobriment mitjançant l'escala de Domin (van der Maarel 1979; Rodwell 1995). La nomenclatura dels noms científics de les plantes segueix Moore (1985).

Química de les aigües i dels sòls

A primers del mes de febrer de 2005 vam mesurar el pH i la conductivitat elèctrica de l'aigua de cada un dels tubs (amb una sonda multiparamètrica portàtil WTW TetraCon 325). Posteriorment, seguint Sjörs (1952), vam corregir el valor de conductivitat restant-ne la causada pels protons. També a inicis del mes de febrer de 2005 vam prendre mostres d'aigua i de torba d'una selecció de punts de mostreig estratificada segons la seva posició en el gradient del nivell freàtic. En primer lloc, vam recollir mostres d'aigua de l'interior dels tubs en pots, les vam filtrar (amb filtre de 0,20 µm de diàmetre del porus) i acidular, i en vam analitzar la concentració total dels ions calci, coure, ferro, fòsfor, magnesi, i manganès, potassi, sodi, sofre, silici i zenc (Taula 4.1) mitjançant la tècnica d'espectrometria de masses de plasma acoblat inductivament (ICP-MS). En total vam recollir 22 mostres d'aigua a Ushuaia, 20 a Tolhuin i 9 a Río Grande. En segon lloc, vam extreure les mostres de torba dels primers 15 cm mitjançant una sonda de sòls. D'aquestes mostres en vam analitzar el pH (en dilució 1:2,5 de sòl i aigua), el percentatge de carboni orgànic total i de nitrogen total (mitjançant el mètode Kjeldahl), així com la concentració total de calci, magnesi, potassi i sodi (aplicant una digestió àcida seguida d'una d'espectrometria de masses de plasma acoblat inductivament). En total vam estudiar 10 mostres de torba d'Ushuaia, 14 de Tolhuin i 10 de Río Grande.

Anàlisis estadístiques

A fi de conèixer les relacions florístiques entre inventaris vam elaborar una classificació dels inventaris de vegetació. Prèviament a les anàlisis vam transformar els valors de l'escala de Domin a percentatges de recobriment i vam calcular-ne el logaritme. Tot seguit en vam calcular la matriu de distàncies aplicant la distància de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001) amb la qual vam aplicar el mètode de classificació jeràrquica de β flexible ($\beta = -0,625$; Borcard et al. 2011). L'arbre de classificació el vam podar diverses vegades per obtenir els nivells d'agrupament que van de 2 a 15 grups. Per seleccionar el nombre de grups vam emprar el criteri de Mantel (Borcard et al. 2011). Seguint aquest criteri ens vam quedar amb el nivell d'agrupament que més bé conservava les relacions de distàncies de la matriu de distàncies

original. Per a cada grup resultant de la classificació i per a cada localitat vam calcular l'índex de fidelitat phi de totes les espècies (Chytrý et al. 2002). A més a més, a fi de comparar distribucions de les variables ambientals entre grups vam elaborar comparacions múltiples mitjançant la prova de Kruskal-Wallis.

Per revelar els principals patrons florístics vam ordenar els inventaris de vegetació amb una anàlisi de components principals (PCA) sobre la matriu d'espècies estandarditzada mitjançant el mètode de Hellinger (Borcard et al. 2011). A continuació vam elaborar tres ordenacions DCA (Detrended Canonical Analysis; Borcard et al. 2011), una per a cada localitat, a fi d'obtenir el principal eix de variació florística d'aquestes. Seguidament vam analitzar la relació que presentaven les ordenacions amb les variables ambientals mitjançant ajustos de vectors. Així vam poder representar les diferents variables en forma de fletxes damunt les ordenacions, indicant la direcció de màxim canvi de la variable (Borcard et al. 2011). Per a les variables amb ajustos significatius en vam calcular el coeficient de correlació de Pearson amb primer eix de la corresponent ordenació. Les correlacions entre variables les vam avaluar també mitjançant el coeficient de correlació de Pearson. Quan les correlacions presentaven un coeficient més gran que 0,75 en vam seleccionar aquella que tenia més significat ecològic i vam descartar l'altra en les anàlisis.

També vam comparar les corbes d'acumulació d'espècies de les diferents localitats segons la proposta de Cayuela et al. (2015). Per fer-ho, mitjançant rarefaccions vam crear les corbes d'acumulació d'espècies (basades en els inventaris) i vam contrastar dues hipòtesis nul·les, l'ecològica (H_{0eco}) i la biogeogràfica (H_{0biog}). Si acceptem l' H_{0eco} acceptem que les mostres són preses d'una sola comunitat, i que qualsevol diferència entre elles (en riquesa d'espècies, composició o abundància relativa) es deu a efectes de mostreig. Si acceptem l' H_{0biog} acceptem que les mostres són preses de comunitats diferents que difereixen en la seva composició d'espècies però que comparteixen riqueses d'espècies semblant i abundàncies d'espècies també semblants. Finalment, també vam estimar una diversitat β de composició específica. Per fer-ho, primer vam crear una matriu de distàncies entre les mostres mitjançant la distància de Bray-Curtis. Tot seguit vam ordenar les mostres amb una anàlisi de coordenades principals (PCoA) i finalment vam obtenir, per a cada grup, la distància mitjana dels inventaris al seu centroide. Aquesta distància és una mesura de la diversitat β (Anderson et al. 2006).

Totes les anàlisis les vam realitzar amb R 3.0.2 (R Core Team 2013). La classificació jeràrquica la vam realitzar amb el paquet Cluster versió 1.14.4 (Maechler et al. 2015); les proves de Kruskal-Wallis amb el paquet Agricolae versió 1.2-1 (de Mendiburu 2014); les ordenacions, ajustos de variables i la diversitat β amb el paquet Vegan versió 2.2-1 (Oksanen et al. 2015); i els contrastos de les hipòtesis ecològica i biogeogràfica amb el paquet rareNMtests versió 1.1 (Cayuela & Gotelli 2014).

Resultats

Unitats de vegetació i localitats

Vam classificar els 74 inventaris en sis grups de vegetació seguint el criteri de Mantel, que vam aplicar sobre els diferents nivells d'agrupament resultants de la poda de l'arbre de la classificació jeràrquica. Els sis grups van quedar repartits quasi exactament per parells a cada localitat d'estudi (Figura 4.2). Així, els grups 1 i 2 es troben només a la localitat d'Ushuaia (amb l'excepció d'un inventari del grup 1 que es troba a Tolhuin); els 3 i 4 es troben a Tolhuin (amb l'excepció d'un inventari de Río Grande) i els 5 i 6 exclusivament a Río Grande. Tots els grups corresponen a torberes minerotròfiques dominades quasi sempre per ciperàcies o poàcies diverses (Taula 4.6 de l'Annex), o més rarament per *Sphagnum magellanicum* (grup 4, a Tolhuin).

D'altra banda, tal com es veu a la Taula 4.2, les tres localitats van mostrar una proporció important d'espècies fidels (aquelles amb valor $\phi > 0,3$ i valor $p < 0,01$) i exclusives (aquelles que només es presenten en un determinat lloc) que ajuden a caracteritzar-les. No obstant, les diferents localitats, tot i la diferent composició específica, van mostrar xifres molt semblants pel que fa a nombre d'espècies totals, nombre d'espècies fidels i nombre d'espècies exclusives. De fet, els patrons de diversitat resulten ser a la vegada molt semblants (Taula 4.3). Així, tant el nombre d'espècies en 15 mostres o inventaris (obtingudes mitjançant corbes d'acumulacions d'espècies per rarefaccions), com la densitat d'espècies, van ser molt semblants entre localitats. Tan sols pel que fa la diversitat β vam trobar diferències més clares. Així, la localitat de Tolhuin va mostrar una dispersió dels seus elements significativament més gran que les altres dues. No obstant, en contrastar les hipòtesis ecològica i biogeogràfica (Figura 4.3) de Cayuela et al. (2015) vam rebutjar la hipòtesi nul·la ecològica ($p = 0,002$) i vam acceptar la hipòtesi nul·la biogeogràfica ($p = 0,404$).

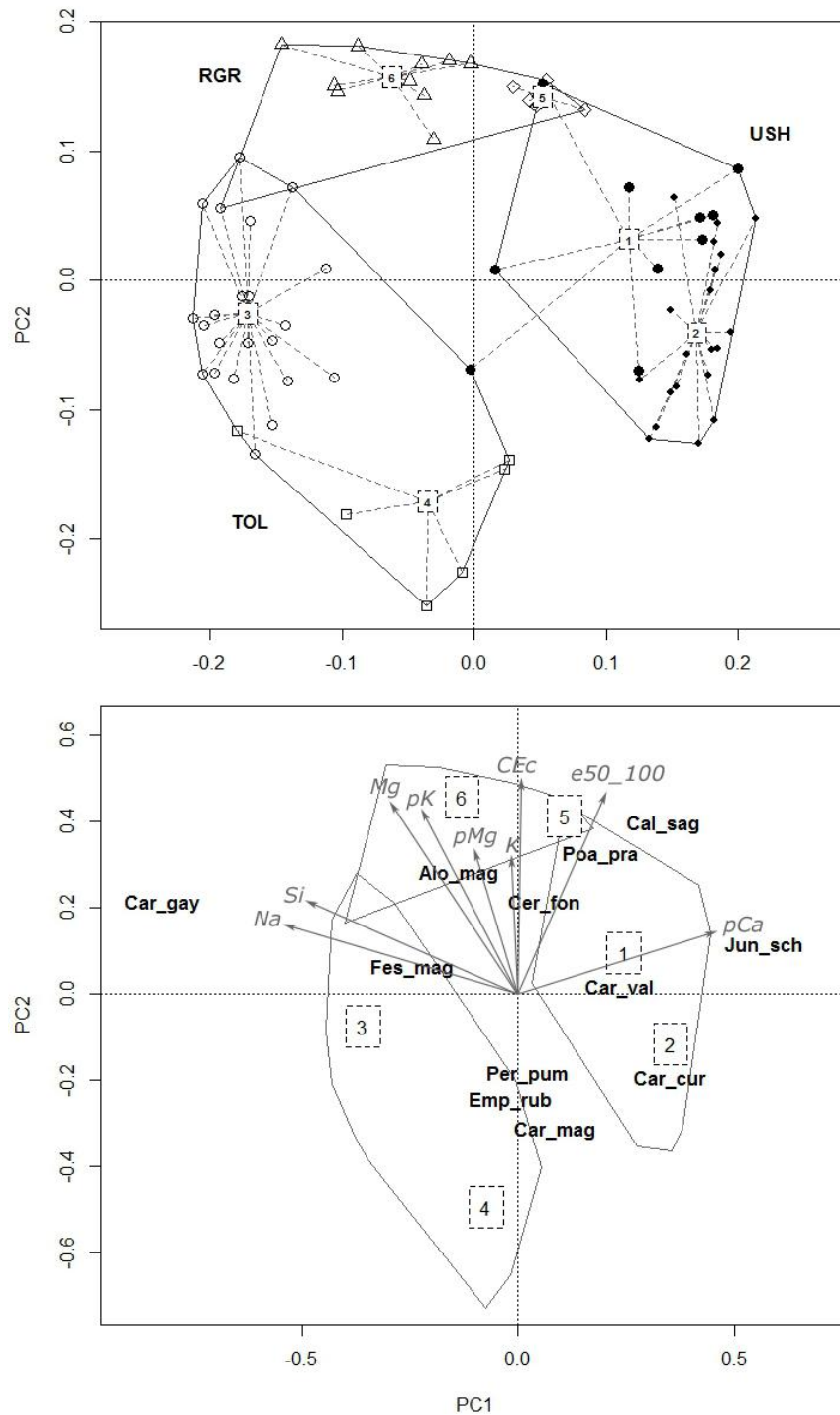


Figura 4.2. Representació dels dos primers eixos de la PCA (valors propis: 1er eix 0,148, 2n eix 0,076) de tots els inventaris de vegetació. A les dues figures s'indica el contorn de la distribució dels inventaris de cada localitat mitjançant una línia contínua. Els nombres tancats en caps de línia discontinua indiquen els centroides de cada grup resultant de la classificació. A la figura de dalt, els inventaris de cada grup queden units al centroide del seu grup mitjançant una línia discontinua. A la figura de sota, amb fletxes, s'hi representen els ajustos d'aquelles variables amb un valor p inferior a 0,01. Les dotze espècies amb ajustos més alts també hi són representades. Vegeu la Taula 4.1 pel significat de les variables ambientals. Abreviatures de les espècies: *Alo_mag*, *Alopecurus magellanicus*; *Cal_sag*, *Caltha sagittata*; *Car_cur*, *Carex curta*; *Car_gay*, *Carex gayana*; *Car_mag*, *Carex magellanica*; *Car_val*, *Carex vallis-pulchrae*; *Cer_fon*, *Cerastium fontanum*; *Emp_rub*, *Empetrum rubrum*; *Fes_mag*, *Festuca magellanica*; *Jun_sch*, *Juncus scheuchzeroides*; *Per_pum*, *Pernettya pumila*; *Poa_pra*, *Poa pratensis*. Abreviatures de les localitats: USH, Ushuaia; TOL: Tohuin; RGR: Río Grande.

Taula 4.2. Riquesa d'espècies totals, fidels i exclusives de cada localitat d'estudi. Inclou també els valors de fidelitat de les espècies amb més significat ecològic (valor de phi superior a 0,3 i valor p inferior a 0,01). ** p 0,01 – 0,001; *** p < 0,001.

	Ushuaia	Tolhuin	Río Grande
Nombre de mostres	29	30	15
Nombre d'espècies totals	41	42	39
Nombre d'espècies fidels totals	11	13	12
Nombre d'espècies exclusives	10	9	12
<i>Carex curta</i>	0,736 ***	.	.
<i>Carex vallis-pulchrae</i>	0,390 **	.	.
<i>Epilobium australe</i>	0,427 **	.	.
<i>Gunnera magellanica</i>	0,426 ***	.	.
<i>Juncus scheuchzeroides</i>	0,566 ***	.	.
<i>Luzula alopecurus</i>	0,384 **	.	.
<i>Veronica serpyllifolia</i>	0,377 **	.	.
<i>Aster vahlii</i>	.	0,384 **	.
<i>Carex fuscula</i>	.	0,532 ***	.
<i>Carex gayana</i>	.	0,443 ***	.
<i>Empetrum rubrum</i>	.	0,370 **	.
<i>Galium antarcticum</i>	.	0,425 **	.
<i>Gentianella magellanica</i>	.	0,449 ***	.
<i>Nothofagus antarctica</i>	.	0,345 **	.
<i>Primula magellanica</i>	.	0,349 **	.
<i>Rostkovia magellanica</i>	.	0,449 ***	.
<i>Alopecurus magellanicus</i>	.	.	0,648 ***
<i>Caltha saggitata</i>	.	.	0,508 ***
<i>Cerastium fontanum</i>	.	.	0,588 ***
<i>Deschampsia antarctica</i>	.	.	0,609 ***
<i>Euphrasia antarctica</i>	.	.	0,410 **
<i>Hordeum lechleri</i>	.	.	0,411 **
<i>Phleum alpinum</i>	.	.	0,354 **
<i>Pratia repens</i>	.	.	0,733 ***
<i>Ranunculus uniflorus</i>	.	.	0,333 **
<i>Stellaria debilis</i>	.	.	0,526 ***

Taula 4.3. Valors de diversos descriptors relatius a la diversitat d'espècies. El nombre d'espècies en 15 mostres l'hem obtingut mitjançant rarefaccions. La diversitat β mesura la dispersió mitjana dels objectes respecte al seu centroide. Les lletres darrere els nombres indiquen els resultats de la prova de Kruskal-Wallis (p < 0,001***).

	Ushuaia	Tolhuin	Río Grande
Nombre de mostres	29	30	15
Nombre d'espècies totals	41	42	39
Nombre d'espècies en 15 mostres	35,2	38,4	39
Nombre d'espècies/m ²	11,86 a	11,96 a	13 a
Diversitat β ***	0,33 a	0,45 b	0,31 a

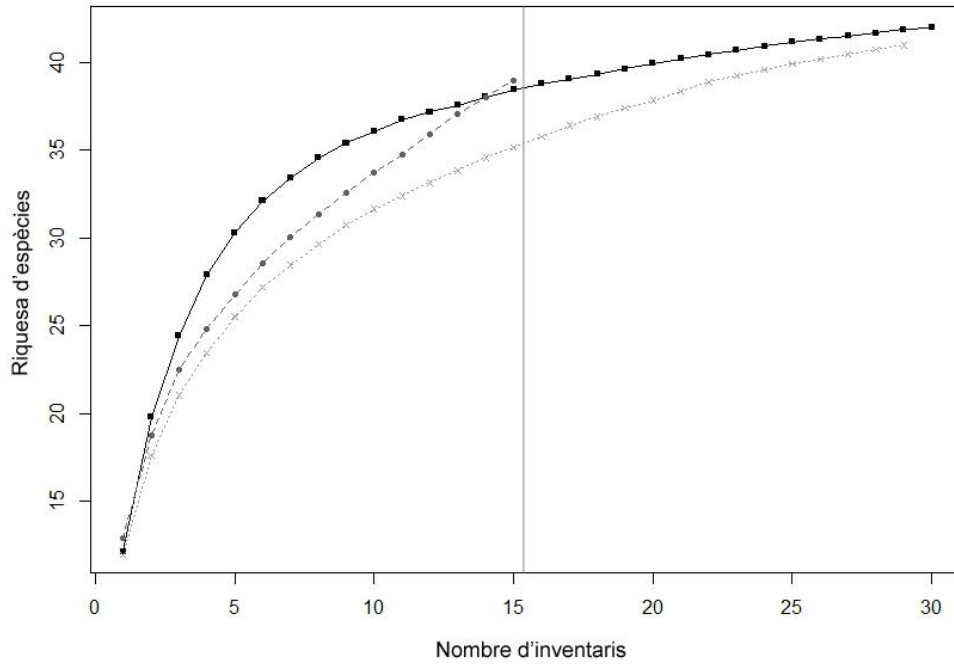


Figura 4.3. Corbes d'acumulació d'espècies basades en els inventaris, obtingudes per rarefacció. La línia gris vertical indica el màxim de 15 mostres de la localitat de Río Grande. Amb aspes, Ushuaia; amb quadrats, Tolhuin; i amb punts, Río Grande.

Diferenciació ecològica a escala regional

Les tres localitats estudiades van presentar valors significativament diferents per a gran part de les variables físico-químiques (Taula 4.4). Dels tres blocs de variables, els sòls van ser els que menys van contribuir a distingir unes localitats de les altres (en comparació amb les variables de les aigües i les del règim hidrològic). En el cas de les variables descriptores del règim hidrològic, tot i ser quasi totes elles significativament diferents entre localitats, moltes mostren entre elles fortes correlacions (Taula 4.7 de l'Annex). En canvi, els diferents grups, estudiats per parells a cada localitat, es van diferenciar per un nombre més petit de les variables considerades, que va de les 9 d'Ushuaia i Río Grande a les 11 de Tolhuin (Taula 4.5). En conjunt, són les variables del règim hidrològic les que presenten diferències més grans (i valors p més baixos) en les proves de Kruskal-Wallis (Taula 4.5). Com en el cas anterior, moltes de les variables estan correlacionades, especialment entre les del règim hidrològic. D'entre les 30 variables totals considerades tan sols tres no van ser significativament diferents ni entre localitats ni entre grups. Aquestes van ser el calci (Ca), la relació entre el carboni orgànic total i el nitrogen total (de la torba, $pCOt/pNt$), i el pH de la torba (pH).

Pel que fa al règim hidrològic, la profunditat del nivell freàtic va resultar significativament diferent entre localitats (vegeu valors màxim, mínim i mitjà a la Taula 4.4), tot i que dins de cada localitat la variació va ser important. De les tres localitats, va ser Río Grande la que va presentar els valors més extrems, de tal manera que entre el punt amb

posició mitjana de nivell freàtic (Mitj) més alta i el de posició més baixa hi va haver una diferència de 100,8 cm. En canvi, a Ushuaia aquesta diferència va ser de 26,4 cm i a Tolhuin de 40,5.

Taula 4.4. Valors mitjans (i error estàndard) de les variables ambientals a les localitats estudiades. Els resultats de les comparacions múltiples mitjançant la prova de Kruskal-Wallis s'expressen amb lletres (p 0,05–0,01*, 0,01–0,001**, < 0,001***). Pel significat de les variables vegeu Taula 4.1.

	Ushuaia	Tolhuin	Río Grande
Química de les aigües			
Ca (ppm)	21,350 (2,321) a	18,174 (2,378) a	28,411 (2,817) a
Mg (ppm)***	1,153 (0,201) c	2,706 (0,348) b	6,670 (0,777) a
K (ppm)***	<2,5 b	<2,5 b	3,833 (1,251) a
Na (ppm)***	3,622 (0,801) c	30,733 (4,910) b	46,546 (5,678) a
P (ppm)*	0,052 (0,002) b	0,078 (0,014) ab	0,435 (0,346) a
S (ppm)***	0,228 (0,042) c	0,584 (0,081) b	3,662 (1,559) a
Si (ppm)***	1,655 (0,328) c	5,236 (0,704) b	9,248 (0,984) a
Fe (ppm)*	3,059 (2,386) b	2,448 (0,835) ab	5,893 (4,443) a
Zn (ppm)**	0,025 (0,008) b	0,034 (0,009) b	0,065 (0,010) a
pH**	6,189 (0,059) a	6,160 (0,087) a	5,880 (0,078) b
CEc ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$)***	209,896 (13,080) b	196,896 (12,020) b	289,362 (16,208) a
Química dels sòls			
pCOt (%)	41,675 (0,532) a	38,503 (2,130) a	39,887 (0,890) a
pNt (%)	2,246 (0,097) a	1,900 (0,208) a	2,120 (0,100) a
pCOt/pNt	18,853 (0,803) a	25,345 (4,270) a	19,025 (0,612) a
pCa (ppm)**	9812,200 (1248,025) a	3295,000 (699,169) b	4576,000 (888,683) b
pMg (ppm)**	456,600 (71,830) b	555,643 (48,461) b	996,667 (123,262) a
pNa (ppm)**	180,500 (30,661) b	323,788 (60,273) ab	533,333 (84,985) a
pK (ppm)***	283,600 (36,980) c	500,857 (61,964) b	1281,778 (222,834) a
ppH	5,640 (0,119) a	5,271 (0,119) a	5,322 (0,040) a
Règim hidrològic			
e0_10 (%)***	0,444 (0,043) a	0,299 (0,035) b	0,069 (0,029) c
e10_25 (%)***	0,350 (0,030) a	0,348 (0,027) a	0,127 (0,050) b
e25_50 (%)**	0,119 (0,026) a	0,310 (0,043) a	0,250 (0,072) ab
Mitj (cm)***	-11,810 (1,245) a	-19,908 (1,790) b	-51,039 (8,147) c
Max (cm)***	-1,724 (0,616) a	-7,083 (1,541) b	-30,433 (7,008) c
Min (cm)***	-30,397 (2,522) a	-37,000 (2,145) a	-63,667 (8,086) b
Osc (cm)	28,672 (2,184) a	29,917 (1,189) a	33,233 (3,764) a

Taula 4.5. Valors de diversos descriptors relatius a la diversitat d'espècies i valors mitjans (i error estàndard) de les variables ambientals als sis grups de vegetació. El nombre d'espècies per rarefacció es calcula per a cada localitat i correspon al del nombre més baix d'inventaris de cada parell de grups. Els valors de les variables ambientals que no presenten diferències significatives no apareixen (els valors de les variables per a cada localitat estan inclosos a la Taula 4.4). Els resultats de la prova de Kruskal-Wallis s'expressen amb lletres (p 0,05–0,01*, 0,01–0,001**, < 0,001***). Totes les proves s'han calculat per parells de grups de la mateixa localitat - i per tant no són comparables entre localitats. Pel significat de les variables vegeu Taula 4.1.

	Ushuaia		Tolhuin		Río Grande	
	grup 1	grup 2	grup 3	grup 4	grup 5	grup 6
Nombre de mostres	10	20	23	7	5	10
Nombre d'espècies totals	39	33	44	12	26	34
Nombre d'espècies per rarefacció	39	28,090	34,583	12	26	25,663
Nombre d'espècies/m ²	14,97 (1,10) a	10,70 (0,92) a	13,48 (0,64) a***	5,26 (0,97) b***	14,77 (0,86) a	12,94 (0,77) a
Química de les aigües						
Na (ppm)	65,487 (6,739) a*	39,138 (3,918) b*
S (ppm)	0,474 (0,194) a*	0,196 (0,045) b*	.	.	8,667 (3,189) a*	1,240 (0,230) b*
Zn (ppm)	.	.	0,016 (0,002) b**	0,0715 (0,025) a**	.	.
Mn (ppm)	.	.	0,366 (0,143) a*	0,038 (0,025) b*	.	.
pH	.	.	6,270 (0,053) a*	5,679 (0,274) b*	.	.
Química dels sòls						
pCOt (%)	.	.	36,862 (2,451) b*	44,937 (0,647) a*	.	.
pNt (%)	.	.	2,135 (0,193) a*	0,883 (0,067) b*	.	.
pCa (ppm)	8409,000 (797,100) a*	3336,500 (751,32) b*
pNa (ppm)	842,500 (146,500) a*	438,000 (87,415) b*
pK (ppm)	501,250 (153,079) a*	247,571 (24,747) b*
Nivell freàtic						
e0_10 (%)	0,258 (0,063) b**	0,526 (0,043) a**	0,388 (0,024) a***	0,008 (0,008) b***	.	.
e25_50 (%)	0,293 (0,031) a***	0,045 (0,017) b***	0,206 (0,039) b***	0,597 (0,057) a***	0 (0) b**	0,375 (0,083) a**
e50_100 (%)	0,017 (0,008) a**	0 (0) b**	0,003 (0,002) b**	0,111 (0,055) a**	0,785 (0,186) a*	0,354 (0,124) b*
sota100 (%)	0,215 (0,186) a*	0 (0) b*
Mitj (cm)	-19,443 (1,499) b***	-8,422 (0,914) a***	-14,847 (1,434) a***	-33,375 (2,918) b***	-91,656 (2,874) b**	-40,069 (6,011) a**
Max (cm)	-5,200 (1,226) b**	-0,325 (0,392) a**	-2,630 (0,841) a***	-19,643 (2,753) b***	-66,500 (1,492) a**	19,650 (4,480) b**
Min (cm)	-44,575 (2,931) b***	-23,538 (1,960) a***	-31,370 (2,367) a***	-50,786 (2,794) b***	-99,125 (2,436) b**	-55,650 (6,817) a**
Osc (cm)	39,375 (2,872) a***	23,213 (1,915) b***

Figura 4.4a

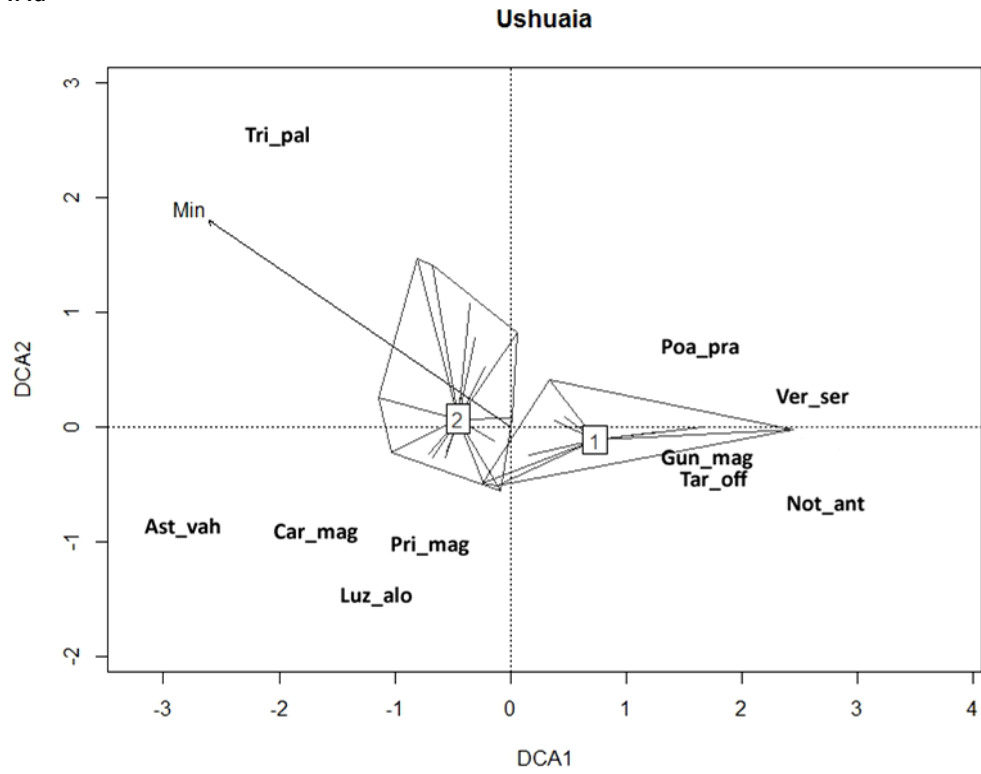


Figura 4.4b

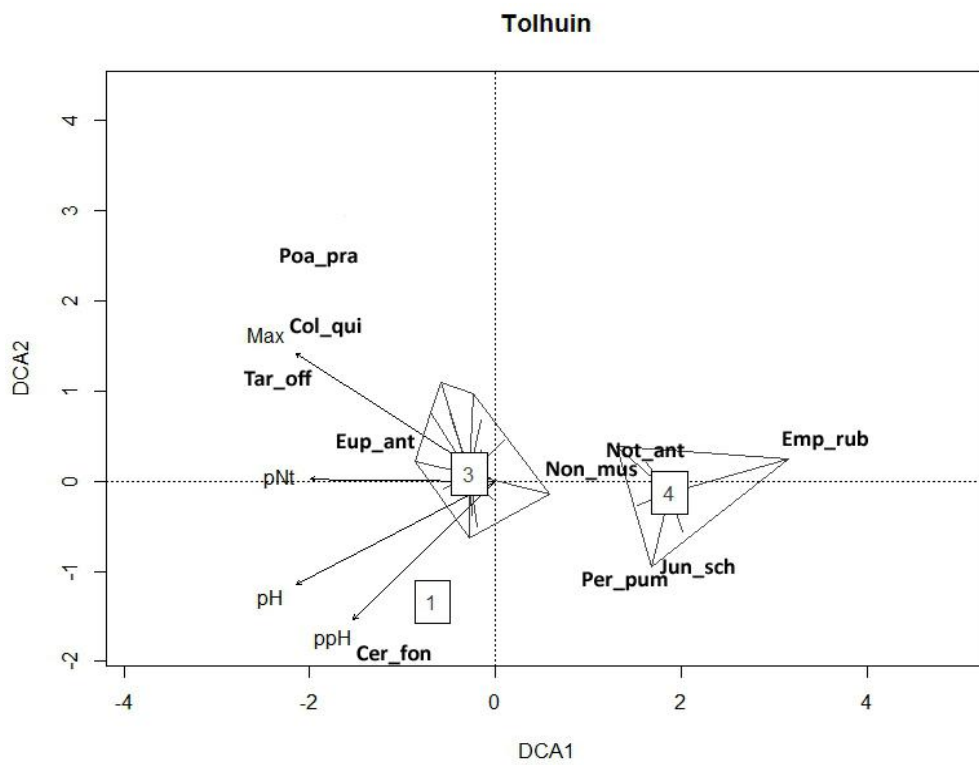


Figura 4.4c

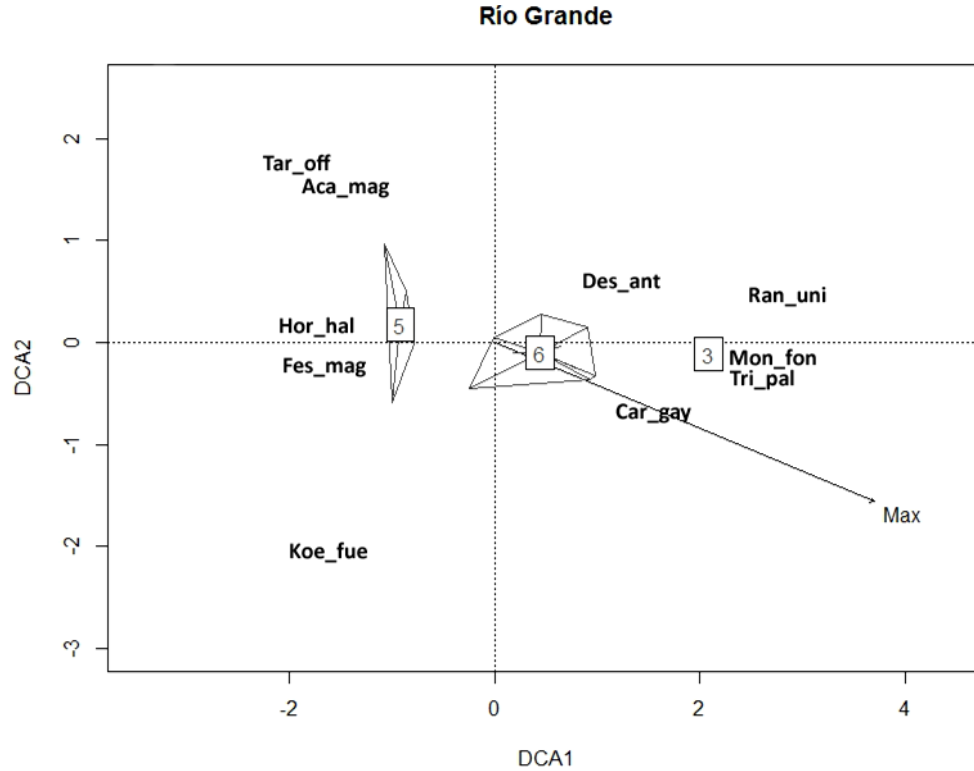


Figura 4.4. Representació dels inventaris de vegetació de cada localitat per separat en tres DCA (valor propi del 1er eix: Ushuaia, 0,455; Tolhuin, 0,500; Río Grande, 0,451). Als tres gràfics s'indica el contorn de cada grup d'inventaris mitjançant una línia contínua. La posició de cada un dels inventaris cal buscar-la al final de les línies radials que neixen a cada centroid. Els nombres tancats en caps indiquen els centroides de cada grup resultant de la classificació. Amb fletxes s'hi representen els ajustos d'aquelles variables amb un valor p inferior a 0,01 i coeficient de correlació de Pearson superior a 0,5 amb l'eix 1 de la corresponent DCA. En el cas que dues o més variables correlacionessin entre elles més de 0,75, hem representat només la de correlació més alta amb primer eix de la corresponent DCA. Hem representat les deu espècies amb més bon ajust damunt el primer eix (que alhora fossin presents almenys en un 10% dels inventaris de cada localitat). Vegeu la Taula 4.1 pel significat de les variables ambientals. Abreviatures de les espècies: Aca_mag, *Acaena magellanica*; Ast_vah, *Aster vahlii*; Car_gay, *Carex gayana*; Car_mag, *Carex magellanica*; Cer_fon, *Cerastium fontanum*; Col_qui, *Colobanthus quitensis*; Des_ant, *Deschampsia antarctica*; Emp_rub, *Empetrum rubrum*; Eup_ant, *Euphrasia antarctica*; Fes_mag, *Festuca magellanica*; Gun_mag, *Gunnera magellanica*; Hor_hal, *Hordeum halophilum*; Jun_sch, *Juncus scheuchzeroides*; Koe_fue, *Koeleria fueguina*; Luz_alo, *Luzula alopecuroides*; Non_mus, *Nonadea muscosa*; Not_ant, *Nothofagus antarctica*; Mon_fon, *Montia fontana*; Per_pum, *Pernettya pumila*; Poa_pra, *Poa pratensis*; Pri_mag, *Primula magellanica*; Ran_uni, *Ranunculus uniflorus*; Tar_off, *Taraxacum officinale* agg.; Tri_pal, *Triglochin palustris*; Ver_ser, *Veronica serpyllifolia*.

Variació ecològica a escala de detall

Mitjançant tres anàlisis DCA, una per a cada localitat, i fixant-nos amb el primer dels eixos, vam evidenciar quin era el principal gradient florístic de cada una d'elles (Figura 4.4). En el cas d'Ushuaia, només quatre variables van resultar significatives en un ajust de vectors i alhora van mostrar un valor de correlació de Pearson superior a 0,5 amb el 1er eix de la DCA. Aquestes són Min, e25_50, Mitj i Osc (Taula 4.1 pels seus significats). No obstant, totes

presenten coeficients de correlació de Pearson superiors a 0,75 entre elles, i per aquest motiu a la Figura 4.4 només hi hem representat la variable amb correlació més alta amb el 1er eix. En el cas de Tolhuin vam obtenir més variables significatives seguint el mateix criteri que per Ushuaia: e0_10, e25_50, e50_100, Mitj, Min, Max, pH, pNt i ppH. Finalment, a Río Grande les variables florísticament més importants van resultar ser Mitj, Min, Max, Na i pCO₂, totes també molt correlacionades. En totes tres localitats la variable més correlacionada amb el primer eix de la DCA va ser del grup de les relacionades amb el règim hidrològic (Min a Ushuaia, i Max a Tolhuin i a Río Grande).

Discussió

Característiques dels hàbitats

En relació al règim hidrològic, de les dues regions biogeogràfiques considerades i el seu ecotò, és a les àrees estèpiques on es poden trobar les torberes amb els valors de nivell freàtic més baixos (Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2013). De fet, els punts més allunyats de les zones de descàrrega hidrològica manifesten més tendència a assecar-se al llarg de l'estiu a la regió de l'Estepa que no pas els de les àrees més plujoses. Això succeeix encara que els rierols i surgències aportin aigua constantment i mantinguin àrees inundades o quasi al llarg de l'estiu. Aquest fet es va manifestar en les nostres tres torberes, ja que tot i que presenten nivells freàtics notablement diferents entre els seus punts, aquestes diferències es van accentuant de nord a sud, seguint el gradient de precipitació creixent. El nivell freàtic, de fet, va arribar a baixar a més d'un metre de profunditat en els punts més marginals de la torbera de Río Grande, estalviant l'estrès per inundació durant bona part del període vegetatiu, i molt probablement condicionant la composició florística tal com ha estat demostrat en nombrosos estudis (Pezeshki 2001; Rydin & Jeglum 2006; Vitt 2006; Kleinebecker et al. 2007).

Pel que fa a les característiques de les aigües i de les torbes, els nivells de pH i de concentració de calci són propis de molleres lleugerament àcides o de tendència alcalina (Wheeler & Proctor 2000; Sjörs & Gunnarsson 2002; Jiménez-Alfaro et al. 2014). Considerant les divisions proposades al llarg del gradient pobre–ric (*poor–rich gradient*), els nostres punts d'estudi es corresponen bé amb la categoria de les molleres intermèdies – *intermediate fens* – (Sjörs 1952; Chee & Vitt 1989; Sjörs & Gunnarsson 2002; Tahvanainen 2004). Fonamenten aquesta assignació els nivells intermedis de calci –entre 18 i 28 ppm– que no mostren diferències significatives entre localitats, i els valors de pH, relativament alts arreu –entre 5,6 i 6,2– (tot i que a Río Grande vam obtenir valors més àcids que a Ushuaia i a Tolhuin). En aquest mateix sentit, els valors alts de conductivitat elèctrica –entre 197 i 290 $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ – indiquen en

tots els casos que es tracta de molleres de forta influència geogènica (Sjörs 1952; Malmer 1986; Økland et al. 2001; Bragazza et al. 2005), també en el cas dels coixinets d'esfagnes (grup 4 de vegetació), que manifestament no són ombrotrofics. La fertilitat, en canvi, és més alta a Río Grande, tant pel que fa al contingut de fòsfor, com al del potassi de les aigües i els sòls (però no pel nitrogen total). Aquest fet està relacionat amb la pastura extensiva que hi ha a la localitat de Río Grande, a diferència de les altres dues molleres. D'altra banda, els nivells de sodi varien al llarg del gradient latitudinal, incrementant vers el nord, potser en part a causa de la influència dels vents que aporten clorur sòdic des del mar. No obstant, a Río Grande el sodi arriba en quantitats notables des d'una llacuna salina durant períodes de pluges fortes (Grootjans et al. 2010). Malgrat això, els nivells mesurats no semblen prou alts com per afavorir l'entrada d'espècies halotolerants (Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2013), però sí per explicar les diferències en la conductivitat elèctrica entre localitats.

En relació als sòls, les nostres dades concorden amb els histosòls hèmics estudiats per Collantes et al. (2009) pel que fa la relació de C:N (situada al voltant de 20). Tan sols s'escapen d'aquesta xifra les torbes rosses d'esfagnes del grup 4, que contenen de mitjana unes 50 vegades més carboni que nitrogen, causat sobretot per la baixada del nitrogen acumulat als teixits de les molses (Rydin & Jeglum 2006). El pH dels sòls, en canvi, resulta només comparable al de la mollera de *Carex* alts de Collantes et al. (2009), amb la qual molts dels nostres inventaris mostren una forta afinitat florística. La resta de comunitats de molleres de l'Estepa magallànica estudiades per Collantes et al. (2009) mostren valors de pH dels sòls considerablement més alts que els nostres. Passa el mateix si comparem els nostres resultats amb els de Filipová et al. (2013).

Flora i vegetació: la singularitat dels coixinets d'esfagnes

Els sis grups de vegetació reconeguts mostren nivells de similitud florística diferents, tal com es pot constatar a la Figura 4.2. La màxima similitud florística es dona entre els parells de grups que prosperen a la mateixa localitat, excepte pel cas de Tolhuin, on la presència de coixinets d'esfagnes trenca aquest patró. Així, les distàncies màximes entre grups es donen sempre entre qualsevol dels grups i el grup 4, els coixinets d'esfagnes. D'altra banda, el grup 3, que inclou les molleres dominades per *Carex gayana* de Tolhuin, és més diferent del grup 4 que no pas de cap dels altres grups, tot i ser més llunyà geogràficament d'aquests darrers. Es constata, doncs, que el desenvolupament de coixinets d'esfagnes és suficient com per alterar profundament la composició de la vegetació vascular mitjançant l'acidificació i l'enfonsament del nivell freàtic, tal com s'ha vist en molts altres estudis (Tahvanainen 2004; Bragazza et al. 2005; Grootjans et al. 2014). A part d'aquest fet, crida l'atenció que en l'ordenació de la PCA, ni les localitats ni les comunitats vegetals s'ordenen segons el gradient latitudinal. La causa

d'això cal cercar-la sobretot en el nivell de similitud entre les molleres del grup 1 (Ushuaia) i les del grup 5 (Río Grande).

La singularitat florística observada en els coixinets d'esfagnes es manifesta també en la comparació de les diversitats (Taula 4.5). Així, mentre que els altres grups presenten diversitats α i γ (totals i obtingudes mitjançant rarefaccions) semblants entre ells, les torberes d'esfagnes generen un ambient molt estressant que acull una comunitat molt pobra en espècies vasculares (Kleinebecker et al. 2010), tal com passa a les torberes de l'hemisferi nord (Tüxen et al. 1972; Malmer 1986; Hájková & Hájek 2004b; Bragazza et al. 2005).

El gradient latitudinal o macroclimàtic

Les principals diferències florístiques trobades entre inventaris i entre grups es deuen al factor localitat. Així, les tres localitats presenten una proporció elevada d'espècies exclusives i d'espècies fidels (al voltant d'un 25%; Taula 4.2), cosa remarcable considerant la seva proximitat geogràfica. Aquest fet s'observa clarament en l'ordenació PCA, on les tres localitats queden manifestament agrupades en l'espai. I també queda clar en la classificació, ja que els sis grups obtinguts es distribueixen per parells a cada localitat amb només dues excepcions d'entre 74 inventaris. Pel que fa a les possibles causes d'aquesta variació florística, es poden apuntar dues idees principals. La primera és el paper de les variables físico-químiques, i la segona el gradient latitudinal o macroclimàtic. Així, a escala regional, és possible que les variables ambientals mesurades (règim hidrològic i química de sòls i aigües) condicionin la presència d'algunes espècies. En aquest sentit cal tenir en compte que, a les torberes, els principals determinants ecològics de la composició florística assenyalats a la bibliografia són el pH, la conductivitat elèctrica (i el contingut de calci i la riquesa en bases), la fertilitat i la profunditat del nivell freàtic (Malmer 1962; Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001; Filipová et al. 2013). Per a aquests gradients principals, els nostres resultats indiquen que els canvis més importants que podrien influir més en la composició de les espècies són la profunditat mitjana del nivell freàtic, més gran a Río Grande (Taula 4.4) i els canvis en els nivells de fertilitat. De fet, la pastura d'oví, que afecta només la localitat de Río Grande, deu estar relacionada amb els nivells més alts de fertilitat (variables K, pK, P, pNt) que hi vam trobar. Pel que fa a la resta de variables mesurades, no tenim evidències a la bibliografia que siguin clau en la organització de les espècies vegetals. Una excepció és el sodi, però esdevé un element determinant a concentracions més elevades de les que nosaltres hem trobat (cf. Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2013). La segona causa que es pot adduir és el gradient latitudinal o macroclimàtic, que és conegut que afecta els principals sistemes de la Terra del Foc, especialment la distribució de boscos i pastures (Pisano 1977; Moore 1985; Roig et al. 1985; Frederiksen 1988; Collantes & Faggi 1999). Així, el clima més rigorós al país de l'Estepa

magallànica impedeix el desenvolupament de certes espècies, incloses les espècies arbòries. En aquest sentit, la principal variable bioclimàtica que afectaria la distribució de la vegetació en general i la de molleres en particular és la relació entre l'evapotranspiració potencial i la precipitació, com ja apunten Grootjans et al. (2010). La important diferència bioclimàtica que suposa que l'evapotranspiració potencial sigui més gran o més petita que la precipitació resulta un punt clau que ajuda a explicar la distribució de les torberes ombrotrofiques (Grootjans et al. 2010), però que podria contribuir també a explicar els patrons observats en les torberes minerotrofiques. Així, podria actuar directament afavorint, entre altres factors, l'assecamment de la torba superficial, causant l'increment de l'oxigenació i la remineralització. També podria accentuar les diferències estacionals en la profunditat del nivell freàtic i, a escala de detall, podria estirar el gradient de profunditat del nivell freàtic en afavorir l'assecamment dels sòls en les àrees marginals de les torberes d'estepa.

També cal tenir en compte que les fortes diferències climàtiques entre les àrees d'estepes fredes del nord i la regió dels boscos del sud han condicionat l'evolució, diversificació i colonització d'una flora i vegetació singulars a cada àrea biogeogràfica (Pisano 1977; Roig et al. 1985; Collantes et al. 2009). La presència de flores regionals diferents afectaria, evidentment, la composició florística de les torberes, tot i que sovint es considera que aquests hàbitats acullen un tipus de vegetació azonal en el paisatge (van der Maarel & Franklin 2012).

Per contra, malgrat les contrastades diferències en la composició de la vegetació, les característiques estructurals de la vegetació de molleres resulten ser molt semblants. Així, les localitats no difereixen en la seva diversitat α (densitat d'espècies) i γ . En canvi, Tolhuin va resultar tenir una diversitat β més elevada. Aquest fet es deu a la presència dels coixinets d'esfagnes i la seva flora vascular associada, pobra però singular. D'altra banda, si ho analitzem des de la perspectiva de Cayuela & Gotelli (2015), podem considerar que les nostres dades es corresponen bé amb tres localitats que difereixen en la seva composició específica però no en les abundàncies relatives de les espècies ni en les riquesa específica. Això s'hauria pogut donar si la flora i la vegetació de les tres àrees biogeogràfiques estudiades hagués evolucionat sota pressions ambientals semblants, però partint de conjunts florístics diferents (Cayuela et al. 2015). Això és consistent amb el fet que cada regió biogeogràfica conté conjunts florístics regionals diferents i que el conjunts florístic locals de molleres disponibles és també diferent a cada localitat.

Gradients a escala de detall

Les ordenacions DCA, una per a cada localitat, expressen en el seu primer eix el gruix de la variació florística, i mostren com aquesta es deu primerament a la profunditat del nivell

freàtic i a la seva dinàmica (Figura 4.4). Per tant, a nivell local la principal font de variació florística es deu al règim hidrològic. Això és consistent amb que a cada localitat hem reconegut dues comunitats vegetals en les quals una sempre presenta el nivell freàtic significativament més elevat que l'altra. Fins on nosaltres sabem, les nostres dades són la primera evidència del paper principal del nivell freàtic en la distribució de les espècies vegetals en torberes minerotròfiques a la Terra del Foc (Collantes et al. 2009; Filipová et al. 2013). El paper relatiu d'aquesta variable depèn de l'escala de l'estudi i ha estat font de controvèrsia quan s'han comparat regions diferents (Wheeler & Proctor 2000; Økland et al. 2001). Malgrat tot això, a les localitats de Tolhuin i Río Grande els gradients són més complexos que no pas a Ushuaia. En el cas de Tolhuin, juntament amb el nivell màxim participen de forma important el pNt, el pH i el ppH (Figura 4.4). Això és a causa de la presència dels coixinets d'esfagnes (grup 4), que modifiquen sensiblement l'hàbitat acidificant-lo, rebaixant la profunditat del nivell freàtic, i conferint-li una fertilitat més baixa. El cas de Río Grande és diferent, ja que tot i que el carboni total dels sòls i el sodi correlacionen fortament amb l'eix 1 de la DCA, alhora ho fan amb les variables del règim hidrològic, i aquestes també entre elles. Donada la importància ben coneguda del nivell freàtic en la distribució dels organismes en les molles (Økland 1990; Vitt 2006; Kleinebecker et al. 2007) i els nivells relativament baixos de sodi, la principal font de variació florística és atribuïble al nivell freàtic també a Río Grande. Finalment, el percentatge de carboni total de la torba es deu deure al fet que la profunditat del nivell freàtic influeix fortament la mineralització de les restes orgàniques (Moore & Basiliko 2006; Rydin & Jeglum 2006).

Observacions finals

Els principals gradients ambientals que condicionen la flora i la vegetació de les torberes minerotròfiques de Terra del Foc són, a escala regional, el gradient latitudinal o macroclimàtic (que actua de forma complexa), i a escala de detall, les variacions en la profunditat del nivell freàtic.

D'una banda, el gradient latitudinal, que ordena la vegetació zonal de la Terra del Foc, també condiona la vegetació pròpia de les torberes minerotròfiques – malgrat que aquesta vegetació es consideri azonal. Des de la darrera glaciació el gradient macroclimàtic ha afectat els fons florístics regionals, i a la vegada també ha condicionat els fons florístics locals. Així, per via de l'increment de l'evapotranspiració del sud cap al nord s'haurien filtrat les espècies que potencialment podrien colonitzar les diferents torberes (Boelcke et al. 1985; Collantes et al. 2009; Grootjans et al. 2010). A més a més, el gradient macroclimàtic afecta les condicions concretes dels hàbitats, especialment a l'hora d'allargar el gradient de profunditat del nivell

freàtic a les torberes de l'Estepa (a escala de detall), ja que la reducció de la precipitació i els forts vents assequen diferencialment les àrees amb alimentació d'aigua més feble o irregular.

D'altra banda, el règim hidrològic és el principal condicionant de la distribució de les plantes vasculars a escala de detall. Concretament, són els nivells extrems, els màxims i els mínims de la profunditat del nivell freàtic, els que més correlació mostren amb la variació florística. No obstant, múltiples gradients afecten significativament la vegetació, tot i que són els esfagnes els que amb el seu desenvolupament causen una alteració més gran en aquests sistemes.

Annex

Taula 4.6. Recobriment mitjà per comunitat de les espècies presents en més d' un inventari. La fidelitat de les espècies (índex phi) als grups i a les localitats s'indica per a cada una d'elles només quan el valor phi és superior a 0,3 (p: 0,01-0.001**, < 0.001***).

Fidelitat al grup	Fidelitat a la localitat	SPP \ CODI INVENTARI	g1	g2	g3	g4	g5	g6
g1**	phi_USH**	<i>Carex vallis-pulchrae</i>	24,0	10,9	0,8		2,4	12,5
g1***	phi_USH**	<i>Veronica serpyllifolia</i>	1,8					
g1***	phi_USH***	<i>Gunnera magellanica</i>	6,9	0,8	0,5			0,2
g2**	phi_USH***	<i>Juncus scheuchzeroides</i>	13,0	22,9	0,3	1,4	10,0	10,5
g2**		<i>Carex magellanica</i>	0,4	10,3	2,4	1,7		
g2**		<i>Triglochin palustris</i>	0,2	3,8	1,5			0,8
g2***	phi_USH***	<i>Carex curta</i>	5,9	14,9	2,0			0,5
	phi_USH**	<i>Epilobium australe</i>	1,6	0,4				
	phi_USH**	<i>Luzula alopecurus</i>	1,2	0,9				
g3**	phi_TOL***	<i>Carex fuscula</i>	0,2		1,7			
g3**	phi_TOL***	<i>Gentianella magellanica</i>	0,4	0,2	1,2		0,8	0,2
g3***	phi_TOL***	<i>Carex gayana</i>	0,2		60,0	5,0		66,3
g4**	phi_TOL**	<i>Nothofagus antarctica</i>	9,0	0,7	3,1	6,0		
g4***	phi_TOL**	<i>Empetrum rubrum</i>				17,7		
g4***		<i>Pernettya pumila</i>	0,8	1,7	0,7	7,4		
	phi_TOL**	<i>Aster vahlii</i>	0,2	0,3	1,3			
	phi_TOL**	<i>Galium antarcticum</i>	0,2		0,9			
	phi_TOL**	<i>Primula magellanica</i>	0,4	0,5	0,9			
	phi_TOL***	<i>Rostkovia magellanica</i>			2,5	5,0		
g5**		<i>Koeleria fuegiana</i>	1,7	0,7	2,8		10,0	0,4
g5**	phi_RGR***	<i>Caltha saggitata</i>	6,7	7,3	0,4		82,5	22,1
g5***		<i>Taraxacum officinale</i> agg.	2,2	0,2	0,5		10,0	0,4
g5***	phi_RGR*	<i>Hordeum halophilum</i>	0,5		1,3		14,5	0,4
g5***	phi_RGR**	<i>Hordeum lechleri</i>					8,0	0,2
g5***		<i>Festuca magellanica</i>	1,0	0,1	6,8		21,5	1,4
g6**	phi_RGR**	<i>Euphrasia antarctica</i>			0,5		2,0	2,8
g6**	phi_RGR***	<i>Deschampsia antarctica</i>		0,2	0,1		0,8	2,1
g6***	phi_RGR***	<i>Pratia repens</i>					4,0	4,9
g6***	phi_RGR***	<i>Stellaria debilis</i>			0,1		0,4	1,2
	phi_RGR**	<i>Phleum alpinum</i>	3,2	0,6	1,0		4,8	3,0
	phi_RGR**	<i>Ranunculus uniflorus</i>			0,4			0,4
	phi_RGR***	<i>Alopecurus magellanicus</i>	1,2		1,1	0,3	5,4	4,9
	phi_RGR***	<i>Cerastium fontanum</i>	3,4	0,4	0,3		4,8	3,5
		<i>Acaena magellanica</i>	6,8	4,1	3,2	0,9	5,4	0,7
		<i>Poa pratensis</i>	12,7	2,5	0,8		11,4	3,7
		<i>Colobanthus quitensis</i>	0,8	1,6	2,0		0,8	0,6
		<i>Schizeilema ranunculus</i>	1,0	1,1	1,1	0,6	1,0	
		<i>Agrostis cf. alba</i>	2,2	0,8	0,7			0,2
		<i>Nonadea muscosa</i>	1,0	0,3	0,4	0,9		

Taula 4.6. Continuació.

Fidelitat al grup	Fidelitat a la localitat	SPP \ CODI INVENTARI	g1	g2	g3	g4	g5	g6
		<i>Calamagrostis stricta</i>		0,1	0,7	0,7	1,0	0,7
		<i>Gentiana prostrata</i>	0,2		0,5		0,4	0,5
		<i>Cotula scariosa</i>	0,9	0,1	0,2			
		<i>Carex decidua</i>			0,6			
		<i>Carex microglochin</i>		0,1	1,8			
		<i>Geum magellanicum</i>	1,2		0,1			
		<i>Ranunculus minutiflorus</i>	0,4					
		<i>Sagina procumbens</i>	2,0					
		<i>Montia fontana</i>			0,1			0,2
		<i>Cardamine glacialis</i>		0,2				
		<i>Osmorrhiza chilensis</i>			0,2			
		<i>Ranunculus fuegianus</i>		0,1				0,2
		<i>Trifolium repens</i>	0,2					0,2
		<i>Viola tridentata</i>		0,2				

Taula 4.7. Coeficients de la correlació de Pearson entre totes les variables. Negreta – coeficient > 0,75.

	Osc	Max	Min	Mitj	sota100	e50_100	e25_50	e10_25	e0_10	mesde0	ppH	pK	pNa	pMg	pCa	pNt	pCot	Cec	pH	Mn	Zn	Fe	Si	S	P	Na	K	Mg
Ca	0,09	-0,43	-0,39	-0,41	0,04	0,44	-0,14	-0,21	-0,23	-0,08	0,26	0,41	0,00	0,23	-0,01	0,07	-0,41	0,95	0,10	0,13	0,22	0,06	0,31	0,94	0,10	0,87	0,31	0,95
Mg	0,08	-0,57	-0,50	-0,55	0,12	0,56	-0,12	-0,34	-0,34	-0,10	-0,09	0,72	0,36	0,63	-0,27	-0,01	-0,37	0,94	0,02	0,10	0,27	0,10	0,42	0,95	0,20	0,94	0,46	
K	0,24	-0,42	-0,44	-0,47	0,49	0,27	0,00	-0,27	-0,30	-0,09	-0,09	0,38	0,17	0,45	-0,12	-0,01	-0,20	0,25	-0,24	-0,02	0,30	0,43	0,40	0,30	0,76	0,35		
Na	0,00	-0,55	-0,45	-0,52	0,12	0,54	-0,15	-0,32	-0,27	-0,12	-0,18	0,75	0,54	0,65	-0,32	-0,02	-0,13	0,92	0,03	0,04	0,25	0,04	0,51	0,92	0,08			
P	0,27	0,06	-0,06	-0,03	-0,03	-0,02	0,21	-0,03	-0,12	-0,03	-0,14	0,20	-0,13	0,17	-0,24	-0,15	-0,30	0,03	-0,29	0,06	0,15	0,59	0,13	0,02				
S	-0,01	-0,47	-0,38	-0,43	0,10	0,45	-0,16	-0,27	-0,22	-0,06	0,01	0,59	0,58	0,68	0,07	0,16	0,01	0,98	0,00	0,00	0,21	0,00	0,23					
Si	0,09	-0,51	-0,45	-0,52	0,28	0,50	-0,06	-0,36	-0,37	-0,09	-0,02	0,67	0,48	0,60	-0,32	0,08	-0,31	0,28	0,16	0,09	0,28	0,01						
Fe	0,06	0,11	0,07	0,07	-0,03	-0,07	-0,04	0,07	0,16	-0,10	-0,28	-0,02	-0,23	-0,18	-0,36	-0,12	-0,44	-0,01	-0,19	0,04	0,04							
Zn	-0,01	-0,46	-0,37	-0,44	0,11	0,39	0,21	-0,32	-0,36	-0,19	0,01	0,19	0,01	0,10	-0,21	-0,14	0,10	0,17	-0,13	-0,09								
Mn	0,02	0,09	0,07	0,08	-0,05	-0,13	0,14	0,15	0,03	-0,12	0,05	0,19	-0,19	-0,06	-0,14	-0,06	-0,47	-0,02	0,21									
pH	-0,20	0,23	0,28	0,26	-0,10	-0,15	-0,34	0,04	0,40	0,17	0,71	-0,13	-0,22	-0,21	0,35	0,48	-0,15	0,05										
Cec	0,01	-0,40	-0,33	-0,37	0,04	0,43	-0,16	-0,23	-0,17	-0,03	0,41	0,44	0,44	0,54	0,30	0,26	0,02											
pCot	0,11	-0,28	-0,26	-0,24	0,08	0,21	0,23	-0,24	-0,23	-0,10	-0,01	-0,15	0,15	0,07	0,29	-0,17												
pNt	-0,02	0,13	0,11	0,10	0,16	-0,15	-0,53	0,40	0,23	0,06	0,41	-0,18	0,14	0,00	0,32													
pCa	-0,17	0,10	0,15	0,15	0,14	-0,17	-0,45	-0,01	0,21	0,36	0,74	-0,16	-0,05	0,09														
pMg	0,27	-0,67	-0,63	-0,69	0,62	0,51	-0,07	-0,53	-0,45	-0,03	-0,01	0,80	0,80															
pNa	0,18	-0,60	-0,53	-0,59	0,55	0,45	-0,14	-0,35	-0,35	-0,09	-0,16	0,63																
pK	0,18	-0,57	-0,52	-0,60	0,47	0,53	0,00	-0,55	-0,47	0,01	-0,15																	
ppH	-0,32	0,26	0,33	0,30	0,05	-0,29	-0,45	-0,04	0,43	0,36																		
mesde0	-0,32	0,24	0,35	0,30	-0,04	-0,13	-0,27	-0,25	0,00																			
e0_10	-0,46	0,63	0,73	0,70	-0,17	-0,53	-0,54	0,25																				
e10_25	-0,11	0,55	0,50	0,55	-0,21	-0,61	-0,09																					
e25_50	0,53	-0,04	-0,28	-0,14	-0,13	-0,11																						
e50_100	0,19	-0,87	-0,79	-0,87	0,09																							
sota100	0,04	-0,44	-0,37	-0,43																								
Mitj	-0,36	0,97	0,95																									
Min	-0,61	0,88																										
Max	-0,17																											

CAPÍTOL V

DIVERSIFICACIÓ FLORÍSTICA I BIOGEOGRÀFICA DE LA VEGETACIÓ D'AIGUAMOLLS DE MUNTANYA A LA MEITAT SEPTENTRIONAL DE LA PENÍNSULA IBÈRICA I ALS PIRINEUS

Introducció

Les muntanyes de la península Ibèrica i els Pirineus acullen una gran diversitat de plantes i comunitats vegetals (Rivas-Martínez et al. 2001; Bolòs et al. 2005; Jiménez-Alfaro et al. 2012). Moltes d'aquestes espècies i comunitats són bons exemples de disjuncions respecte d'altres àrees alpines, boreals o fins i tot temperades (Ozenda 1985; Jiménez-Alfaro et al. 2014). D'entre els diferents hàbitats d'interès que es troben a les muntanyes ibèriques destaquen els sistemes humits. Aquests inclouen elements característics dels massissos alpins del sud d'Europa, com les mollereres i les torberes d'esfagnes, la vegetació de les fonts d'altitud, dels estanys, etc., però també vegetació pròpia d'àrees temperades o d'òptim mediterrani que s'hi enfilen per les façanes més càlides, com les jonqueres.

A les muntanyes, tota aquesta vegetació higròfila sol ocupar àrees molt reduïdes – en marges d'estany, fonts, rierols, surgències de vessant, cubetes reblertes, etc. –, sovint formant mosaics intricats amb altres tipus de vegetació, higròfils o no (Casanovas 1991; Pérez-Haase et al. 2010; Jiménez-Alfaro et al. 2012). A més d'ocupar àrees petites, es troba molt fragmentada en l'espai, ja que les àrees inundables són escasses a causa de la topografia abrupta. Malgrat la fragmentació i l'aïllament, la vegetació higròfila manté un contingent important d'espècies especialistes que representen una important font de diversitat en els sistemes de muntanya (Hájek et al. 2002; Hájková et al. 2006; Jiménez-Alfaro et al. 2014). Totes aquestes espècies s'agrupen de formes complexes, cosa que ha permès als estudiosos de la vegetació reconèixer-hi nombroses comunitats vegetals, sobretot en base a la composició florística (Braun-Blanquet 1948; Fernández Prieto et al. 1987; Rivas-Martínez & Pizarro 1988; Casanovas 1991; Ninot et al. 2000). Gràcies a aquests estudis, principalment fitocenològics, tenim un coneixement relativament detallat dels principals grups de vegetació higròfila i de les seves relacions. De tota manera, manca una síntesi per a les àrees muntanyoses que posi de manifest les relacions florístiques, biogeogràfiques i ecològiques entre els diferents grups higròfils, i també entre els grups higròfils i els no higròfils.

D'entre els tipus de vegetació dels llocs humits destaquen per la seva raresa – i per trobar-se fortament fragmentades en una àrea marginal de de distribució – les classes de vegetació *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* (torberes d'esfagnes) i *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* (mollereres àcides i alcalines). No obstant, aquests tipus de vegetació mantenen a la península Ibèrica i als Pirineus una notable diversitat d'espècies característiques. Els podem caracteritzar per la presència de nombroses espècies del gènere *Carex* i *Sphagnum*, moltes de les quals es troben àmpliament distribuïdes en àrees temperades i boreals (Gore 1983a; Joosten & Clarke 2002; Rydin & Jeglum 2006). Als Alps i a les muntanyes del centre d'Europa, tot i recobrir àrees molt menors, hi són també ben representats (Tüxen et

al. 1972; Gerdol 1995; Jiménez-Alfaro et al. 2014). A la serralada Cantàbrica i als Pirineus aquests tipus de vegetació es troben al seu límit de distribució sud-occidental (Casanovas 1996; Jiménez-Alfaro et al. 2012), tot i que elements més dispersos arriben de forma exigua al sistema Central i a l'Ibèric (Rivas Goday & Borja Carbonell 1961; Rivas-Martínez 1963; Vigo 1968), i ja profundament transformats, a la Sierra Nevada andalusa i a l'Atlas marroquí (Quézel 1957; Martínez Parras 1987). Aquesta situació excèntrica en què la vegetació higròfila de tipus boreal o temperat es troba a les muntanyes que fan la transició cap al bioma mediterrani, sovint comporta canvis en la composició específica, normalment per empobriment en espècies especialistes de l'ambient (Jiménez-Alfaro et al. 2012).

Pel que fa a la classificació d'aquestes comunitats, es pot afirmar que es troba prou ben establerta des d'un punt de vista fitocenològic. Tot i això queden aspectes sintaxonòmics encara per definir. Així, els límits entre les aliances *Molinion caeruleae* i *Caricion davallianae* poden ser difusos en alguns casos i, especialment en àrees de muntanya, no són prou ben conegudes les diferències i relacions entre totes dues (Casanovas 1991). En segon lloc, un dels aspectes més controvertits és la distinció entre molletes (*Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*) i torberes d'esfagnes (*Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum*). Aquests tipus de vegetació han estat organitzats de forma distinta per diferents autors. Així, Braun-Blanquet (1948), Bolòs et al. (2005), Casanovas (1991) i Ninot et al. (2000) opten per no reconèixer la presència de la classe de torberes ombrotrofiques (*Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum*) als Pirineus, però en canvi sí que ho fan altres autors com (Rivas-Martínez et al. 2001) a la península Ibèrica o Fernández Prieto et al. (1987) al litoral atlàntic espanyol i a la serralada Cantàbrica. Els primers van considerar que totes les comunitats relacionades amb aquestes dues classes podien ser incloses dins *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*.

El fet que la vegetació d'aquests ambients es trobi en un límit de distribució a Europa, unit a la seva presència de forma isolada en ambients de muntanya, hauria propiciat un empobriment relatiu en espècies de plantes vasculares. Aquest empobriment afecta directament les classificacions que, com la fitosociològica, es basen en la composició florística. Per aquest motiu resulta d'interès realitzar un treball de revisió de totes les comunitats higròfiles que faci especial èmfasi en la seva ecologia, ja que així es poden comparar les relacions que presenten entre elles. A més a més, cal tenir en compte que les classificacions amb les que comptem actualment es basen totes en el judici expert dels diferents autors. El fet d'aplicar mètodes numèrics sobre inventaris de vegetació permet una aproximació complementària a la classificació jeràrquica de les unitats de vegetació, que pot ajudar a resoldre alguns aspectes controvertits (Mucina 1997; De Cáceres et al. 2015).

D'altra banda, la relació entre vegetació higròfila i medi abiòtic s'ha estudiat en profunditat sobretot en sistemes boreals i temperats (Bellamy & Bellamy 1966; Malmer 1986;

Økland 1989; Wheeler & Proctor 2000). Recentment, diversos estudis han fet llum sobre aquesta relació en sistemes alpins (Bragazza & Gerdol 1999; Hájek et al. 2005; Gerdol et al. 2011; Jiménez-Alfaro et al. 2014). Els gradients ambientals considerats per la majoria d'aquests estudis tenen relació amb la profunditat del nivell freàtic, el pH i la conductivitat elèctrica de l'aigua edàfica, i la fertilitat. No obstant, cal tenir en compte que la importància d'aquestes variables és dependent de l'escala de l'estudi. Així, si a escala de detall els gradients principals solen ser la profunditat del nivell freàtic i la mineralització de les aigües (Bragazza & Gerdol 1999; Hájková & Hájek 2004b), a escales continentals passen a ser la latitud, la temperatura mitjana i el pH (Vitt 2006; Collantes et al. 2009; Jiménez-Alfaro et al. 2014). A la península Ibèrica i els Pirineus, no obstant, es compta amb ben poca informació precisa d'aquest tipus. Tan sols disposem d'alguns estudis parcials, que ajuden a conèixer els gradients més rellevants al llarg dels quals es disposa la vegetació higròfila (Fernández Prieto et al. 1987; Casanovas 1991; Aldasoro et al. 1996; Pérez-Haase & Ninot 2008). Cap dels estudis esmentats, emperò, encara la comparació del conjunt de la vegetació higròfila de muntanya a escala regional a la península Ibèrica i els Pirineus.

Per tot això, considerem un objectiu prioritari fer una anàlisi completa de la vegetació higròfila de muntanya que, partint del bon coneixement descriptiu de les comunitats vegetals i del reconeixement dels principals condicionants ambientals d'aquesta vegetació, permeti una visió fonamentada de la seva diversificació florística, ecològica i biogeogràfica. Per aquest estudi, partim de milers d'inventaris de vegetació procedents de la meitat nord de la península Ibèrica i dels Pirineus francesos, que analitzem en base a la seva organització en comunitats vegetals i a les seves relacions de similitud florística. D'entre la vegetació higròfila, posem l'èmfasi principal en les mollereres i les torberes d'esfagnes. Més concretament, vam plantejar-nos els següents objectius: i) avaluar la singularitat florística de la vegetació higròfila respecte d'altres grups de comunitats higròfiles; i si d'entre la vegetació higròfila, la vegetació de mollereres i de torberes d'esfagnes constitueix un grup ben delimitat; ii) identificar i sospesar les variables ambientals que més condicionen la distribució a escala regional de la vegetació higròfila en general, i de les mollereres i de les torberes d'esfagnes en particular; iii) valorar la concordança entre les classificacions fitosociològiques actuals respecte l'obtinguda mitjançant una classificació numèrica seqüencial, posant l'èmfasi en les mollereres i les torberes d'esfagnes.

Mètodes

El nostre estudi sobre els aiguamolls de muntanya es basa en un total d'uns 6.550 inventaris fitosociològics amb el recobriment de les espècies estimat amb l'escala de recobriment-abundància (Braun-Blanquet 1979). Del total d'inventaris uns 6.400 provenen de la base de dades SIVIM (dades no publ., www.sivim.info, data de consulta: juny 2014) i uns

altres 150 són inèdits (provenen d'una base de dades pròpia). Els inventaris inclosos pertanyen, d'una banda, a totes les aliances fitosociològiques de vegetació higròfila presents a les muntanyes de la meitat septentrional de la península Ibèrica i als Pirineus (que a partir d'ara anomenarem de forma genèrica "vegetació diana"). En aquest grup van quedar incloses, entre d'altres, les torberes d'esfagnes (*Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum*), les molleres (*Scheuchzeria palustris-Caricetum fuscae*), la vegetació de deus i rierols (*Montio-Cardaminetum*, *Nasturtio-Glyceretalia*, *Calthion palustris*, *Filipendulion ulmariae*), les jonqueres i formacions afins (*Molinietalia caeruleae*, *Holoschoenetalia vulgaris*), i la vegetació dels estanys i les basses (*Isoeto-Littorelletum*, *Magnocaricetalia elatae* i *Phragmitetalia*). D'altra banda, en la primera fase de l'estudi vam incloure inventaris de vegetació amb proximitat florística a la vegetació diana (per exemple *Nardion strictae*, *Genisto micranthae-anglicae*, etc.), o vegetació que en el mosaic del paisatge de muntanya confina amb la vegetació diana (per exemple, *Sesleria caeruleae-Pinion uncinatae*, *Potentillo montanae-Brachypodium rupestris*, etc.). En conjunt, aquest segon grup inclou pastures, herbassars, congesteres, landes i boscos (que a partir d'ara anomenarem de forma genèrica "vegetació perifèrica"). La tria dels tots els inventaris la vam fer en base a aliances fitosociològiques que inclouen aquests tipus de vegetació, seguint la proposta i la nomenclatura de Rivas-Martínez et al. (2001) i Rivas-Martínez et al. (2002). Excepcionalment, vam canviar l'atribució dels inventaris de *Carici paniculatae-Eriophoretum latifolii* del *Magnocaricion* al *Caricion davalliana*, tal com es proposa en la síntesi de Casanovas (1991), i vam incloure les torberes de transició en l'aliança *Caricion lasiocarpae* (*Scheuchzeria palustris-Caricetum fuscae*, *Scheuchzerietalia palustris*) seguint Pérez-Haase et al. (2010). La llista completa de les aliances incloses en l'estudi es pot consultar a la Taula 5.1.

Àrea d'estudi

L'àrea d'estudi inclou, a partir de la cota de 1.300 m, les serralades de la meitat nord de la península Ibèrica i els Pirineus francesos que superen els 2.000 metres (Figura 5.1). Aquestes són la serralada Cantàbrica, el sistema Central, el sistema Ibèric i els Pirineus. Tots quatre territoris presenten una flora amb un nombre significatiu d'elements propis de les regions eurosiberiana i boreoalpina. En canvi, les altres muntanyes ibèriques, en especial Sierra Nevada, van quedar fora del treball ja que acullen uns tipus de vegetació massa diferents a la resta de muntanyes de l'estudi, amb molts elements meridionals (Peinado & Rivas-Martínez 1987). Les serralades seleccionades superen àmpliament el límit inferior de l'estatge subalpí (i per extensió el de l'alta muntanya), que se situa aproximadament a uns 1.600 m (Rivas-Martínez et al. 1984; Nava 1988; Ninot et al. 2007). Vam incloure en l'estudi tots els inventaris aixecats per sobre els 1.300 m a fi de tenir ben representats els tipus de vegetació d'alta muntanya i les seves prolongacions cap a l'estatge altimontà. En canvi, per sota d'aquest

llindar, i per tant fora del nostre estudi, van quedar les unitats de vegetació més termòfiles, sobretot les de caire més mediterrani.

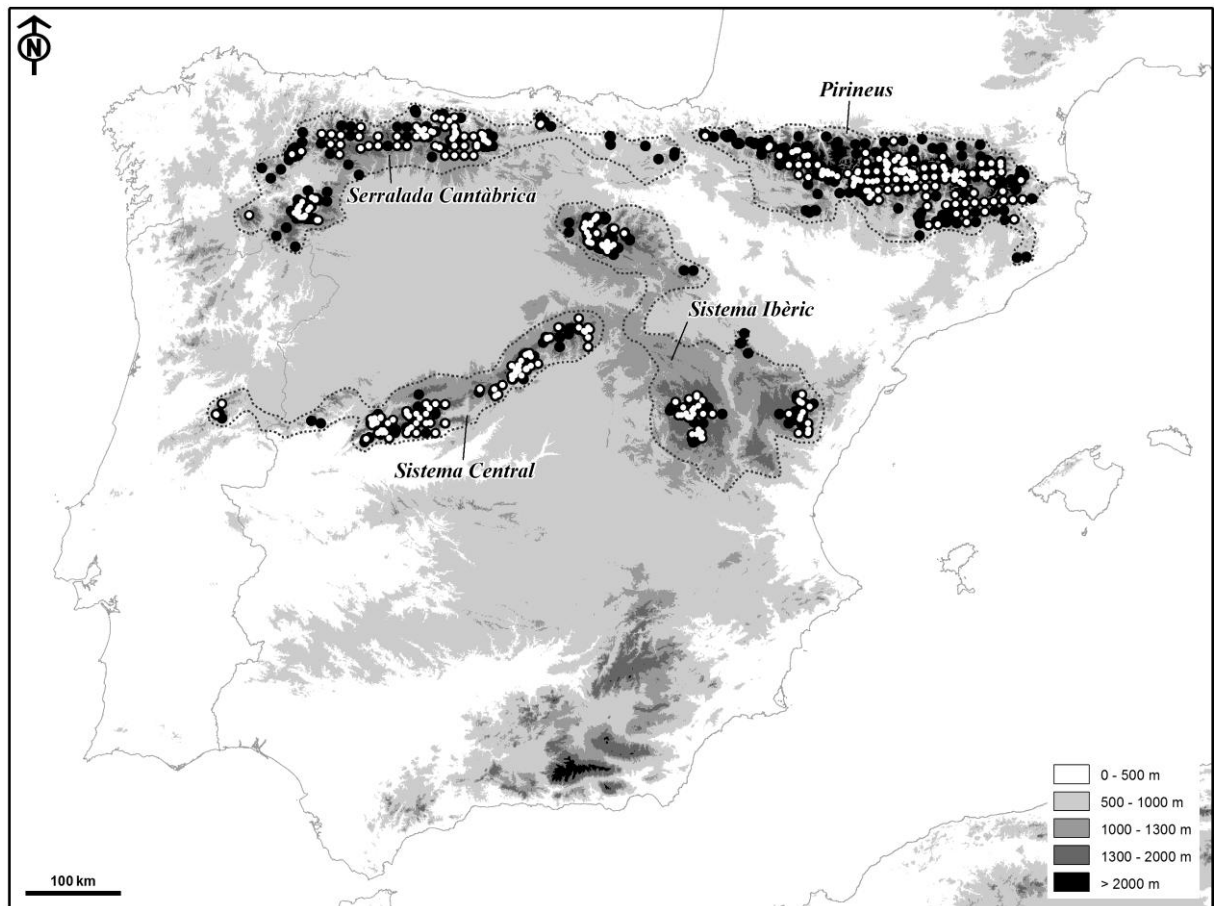


Figura 5.1. Distribució dels inventaris de vegetació considerats a Espanya, França i Portugal. Els punts negres indiquen la situació dels 4.644 inventaris inicials corresponents a aliances de vegetació higròfila (diana) i perifèrica. Els punts blancs corresponen als 713 inventaris de vegetació higròfila seleccionats a partir de l'estratificació HCRr i la classificació jeràrquica dels primers.

Gestió dels inventaris i anàlisis estadístiques

Inventaris de vegetació i estratificació de les dades

Els inventaris compilats els vam emmagatzemar i editar mitjançant el mòdul d'edició d'inventaris de vegetació Quercus (De Cáceres et al. 2013; disponible a biodiver.bio.ub.es/veganaweb/). Vam adaptar i sinonimitzar tots els tàxons segons Flora iberica (1986–2015), l'Index Synonymique de la Flore de France (dades no publ. basades en www2.dijon.inra.fr/flore-france/, data de consulta: octubre 2015) i The Plant List (dades no publ. basades en www.theplantlist.org/, data de consulta: octubre 2015). De la vegetació considerada diana vam quedar-nos amb tots els inventaris (que en cap cas superaven els 538 per una sola aliança). En canvi, per no acumular informació redundant que alentís la computació, la vegetació perifèrica la vam limitar a un màxim de 300 inventaris per aliança.

Per tal de no perdre informació geogràficament estructurada (Knollová et al. 2005), la tria la vam dur a terme mitjançant l'estratificació geogràfica del programa Quercus (De Cáceres et al. 2003) basada en quadrats UTM de 100 km². A més a més, vam eliminar els inventaris sense briòfits de les aliances on les molles tenen un paper estructurador important (*Caricion fuscae*, *Caricion davallianae*, *Cratoneurion commutatae* i *Ericion tetralicis*). A la Figura 5.2 presentem un diagrama dels passos en la gestió dels inventaris i en les anàlisis estadístiques.

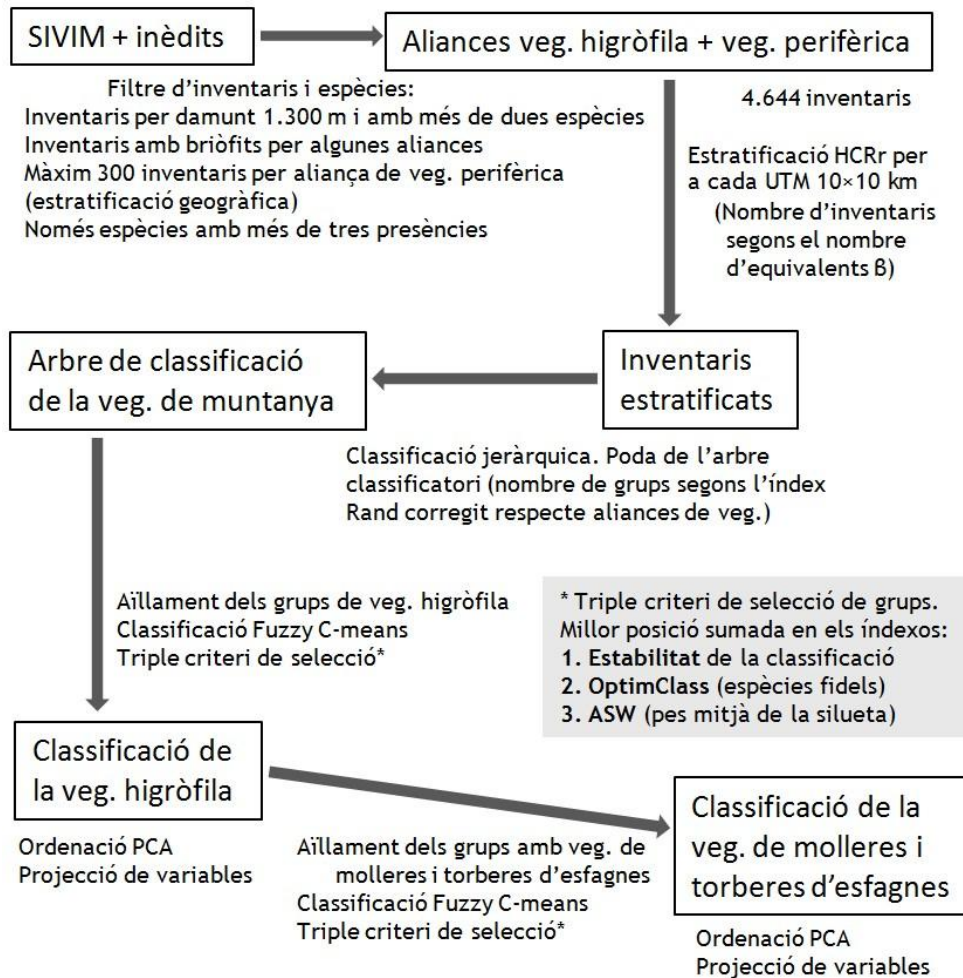


Figura 5.2. Diagrama metodològic on destaquen els principals passos seguits.

Taula 5.1. Llistat de les aliances incloses a l'estudi, separades segons la seva higrofilia en vegetació diana (higròfila) i perifèrica (no higròfila). * – vegetació de molleres àcides; ** – vegetació de molleres alcalines; i *** vegetació de torberes d'esfagnes.

Vegetació diana	Vegetació perifèrica
<i>Anagallido tenellae-Juncion bulbosi*</i>	<i>Adenostylion alliariae</i>
<i>Calthion palustris</i>	<i>Arabidion caeruleae</i>
<i>Cardamino-Montion</i>	<i>Arrhenatherion</i>
<i>Caricion broterianae</i>	<i>Calamagrostion arundinaceae</i>
<i>Caricion davallianae**</i>	<i>Campanulo herminii-Nardion strictae</i>
<i>Caricion fuscae*</i>	<i>Daboecion cantabricae</i>
<i>Caricion juncifoliae**</i>	<i>Ericion umbellatae</i>
<i>Caricion lasiocarpae*</i>	<i>Genistion micaranto-anglicae</i>
<i>Caricion remotae</i>	<i>Genisto-Vaccinion</i>
<i>Cratoneurion commutati</i>	<i>Loiseleurio-Vaccinion</i>
<i>Ericion tetralicis***</i>	<i>Mucizonion sedoidis</i>
<i>Filipendulion ulmariae</i>	<i>Nardion strictae</i>
<i>Glycerio-Sparganion</i>	<i>Potentillo montanae-Brachypodion rupestris</i>
<i>Juncion acutiflori</i>	<i>Rhododendro-Vaccinion</i>
<i>Littorellion</i>	<i>Salicion herbaceae</i>
<i>Magnocaricion</i>	<i>Seslerio caeruleae-Pinion uncinatae</i>
<i>Mentho-Juncion inflexi</i>	<i>Teucurio pyrenaici-Bromion erecti</i>
<i>Molinion caeruleae</i>	<i>Trisetio-Polygonion</i>
<i>Molinion-Holoschoenion</i>	<i>Violion caninae</i>
<i>Myosotidion-stoloniferae</i>	
<i>Nanocyperion</i>	
<i>Nasturtion officinalis</i>	
<i>Phragmition communis</i>	
<i>Poion supinae</i>	
<i>Preslion cervinae</i>	
<i>Ranunculion omiophyllo-hederacei</i>	
<i>Rhynchosporion albae*</i>	

El següent pas va consistir en estratificar tots els inventaris mitjançant el mètode de remostreig anomenat *Heterogeneity-Constrained Random Resampling* o HCRr (Lengyel et al. 2011). Aquest mètode ens va permetre seleccionar un subgrup d'objectes (inventaris) maximitzant la distància florística entre ells, però descartant els grups d'objectes que presentaven variàncies molt altes (evitant així seleccionar els inventaris atípics o *outliers*). L'estratificació HCRr es va computar per a cada quadrat UTM de 100 km² d'on disposàvem d'informació i, per tant, aquesta estratificació és alhora florística i geogràfica. Per triar quants inventaris havíem de retenir per a cada quadrat UTM vam guiar-nos per la diversitat β present a cada un dels quadrats, seguint el model conceptual de Wiser & De Cáceres (2013). De forma resumida, aquest model exposa que com més alta és la diversitat β als quadrats UTM més informació (no repetitiva) contenen i, per tant, s'ha de seleccionar un nombre més alt

d'inventaris per no perdre informació rellevant. Amb aquest objectiu nosaltres vam calcular el nombre d'equivalents de la diversitat β per a cada quadrat UTM de 100 km². Els equivalents de la diversitat β indiquen el nombre efectiu de comunitats diferents per a una mostra donada (Jost 2007) i per tant, poden ser utilitzats com una mesura de la complexitat de les dades. D'aquesta manera, nosaltres vam seleccionar un nombre d'inventaris igual al nombre de comunitats efectives obtingut per a cada quadrat UTM.

Agrupaments

A continuació vam elaborar una primera classificació amb el conjunt de les dades. El mètode triat va ser l'agrupament jeràrquic de β flexible (*beta-flexible hierarchical clustering*) amb valor de $\beta = -0,625$ i amb distància de Hellinger. Aquest és un mètode emprat habitualment en l'anàlisi de matrius d'inventaris (Tichý et al. 2010; Borcard et al. 2011). Només vam considerar les espècies amb almenys tres presències en tot el conjunt de dades. L'escala de recobriment-abundància de Braun-Blanquet la vam transformar en l'escala *combined* (van der Maarel 1979). L'arbre resultant de l'agrupament jeràrquic es va podar 29 vegades a fi d'obtenir els nivells d'agrupament que van de 2 a 30 grups. Vam considerar que el nivell d'agrupament òptim per a les nostres dades era aquell que presentés el valor més alt de l'índex de similitud de Rand corregit (Rand 1971), i que alhora concentrés al màxim la vegetació diana. Amb l'índex de Rand corregit vam comparar la semblança entre els diferents nivells d'agrupament i la classificació fitosociològica a nivell d'aliança.

Seguidament vam seleccionar i fusionar en una sola matriu els inventaris dels grups que concentraven la vegetació diana. Pels següents agrupaments vam emprar l'algoritme Fuzzy C-means que produeix una classificació en què cada objecte pot pertànyer a més d'un grup alhora amb diferents proporcions (Borcard et al. 2011). Tot seguit, per a cada nivell d'agrupament vam establir una classificació categòrica dels inventaris exigint a cada inventari un valor de pertinença d'almenys 0,51 a un grup (De Cáceres 2005). Els inventaris que no van assolir aquest valor per cap grup van ser considerats intermedis, i els vam rebutjar. Les classificacions es van dur a terme per diferents nivells d'agrupament (sempre més de 10) i vam emprar un criteri de parada (*stopping criterion*) de tres passos per seleccionar la millor solució (o nivell d'agrupament òptim). Per trobar-la vam seguir tres mètodes, un de geomètric, el càlcul del pes de la silueta (*average silhouette weight* o ASW), i dos de no geomètrics (Aho et al. 2008). Els no geomètrics van ser l'estabilitat de la classificació tal com es descriu a Tichý et al. (2011) i el mètode OptimClass (Tichý et al. 2010) lleument modificat. El mètode de l'estabilitat calcula la Lambda modificada, un índex que mesura el grau d'estabilitat en la classificació per permutacions (és a dir, permutant la classificació n vegades, té en compte en quantes d'elles els objectes es classifiquen en els mateixos grups). D'altra banda, el mètode OptimClass calcula, per a cada nivell d'agrupament, el total d'espècies ecològicament

significatives mitjançant la prova exacta de Fisher (*Fisher exact test*). No obstant, i a diferència del que proposa OptimClass, per definir florísticament els grups nosaltres vam preferir emprar les espècies indicadores seguint Dufrêne & Legendre (1997) i no pas la prova exacta de Fisher. Aquest mètode d'obtenir les espècies indicadores ha estat molt més àmpliament usat en anàlisis ecològiques i de vegetació que no pas la prova exacta de Fisher (Tichý et al. 2010), tot i que augmenta el temps de computació. Per establir el nombre total d'espècies indicadores de la classificació vam emprar un valor p igual o inferior a 0,00001 (Tichý et al. 2010). Tot seguit, per a cada un dels tres índexs resultants dels tres mètodes vam elaborar un rànquing de millor a pitjor solució per a tots els nivells d'agrupament. Finalment, per a cada nivell d'agrupament vam sumar les posicions (el rang) dels tres índexs i vam triar el que presentava el valor més baix (resultant de combinar, en conjunt, les millors posicions en els tres rànquings). Aquest procés metodològic el vam repetir per classificar els inventaris dels grups (procedents de l'etapa de classificació anterior) que contenien la majoria dels inventaris de molleres i de torberes d'esfagnes.

Relacions entre la vegetació i les variables ambientals

Per establir les relacions florístiques entre els diferents grups de vegetació higròfila i poder-les visualitzar fàcilment vam ordenar els inventaris mitjançant una anàlisi de components principals (PCA). Amb la PCA vam processar la matriu d'inventaris i espècies amb els valors de recobriment transformats primer a l'escala *combined* de van der Maarel i tot seguit emulant la distància de Hellinger (van der Maarel 1979; Legendre & Gallagher 2001; Borcard et al. 2011). A més a més, per mostrar les relacions entre els grups també vam elaborar una classificació jeràrquica de β flexible (vegeu més amunt) a partir de les taules sintètiques dels grups obtinguts amb les classificacions Fuzzy. Per fer-ho, primer vam calcular la freqüència de les espècies als diferents grups i vam després vam classificar-los.

D'altra banda, vam estudiar també la relació entre les variables ambientals i la vegetació higròfila (primer en el seu conjunt, i específicament per les molleres i les torberes d'esfagnes després). Per a cada inventari vam obtenir els valors de les següents variables:

1) Els valors indicadors d'Ellenberg (Ellenberg 1979), que indiquen l'òptim de les espècies en sis gradients principals. Aquests són i) llum (L), ii) humitat del sòl (F); iii) pH o reacció (R) ; iv) fertilitat (N); v) continentalitat (K); i vi) temperatura (T). Vam descartar la salinitat (S) pel poc pes que té en la vegetació higròfila de muntanya. Vam obtenir els valors d'Ellenberg de la French Flora Database (dades no publ., philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm, data de consulta: octubre 2014) ja que per a la flora ibèrica i pirinenca es tracta de la base de dades més completa. Per a cada variable d'Ellenberg, vam caracteritzar

tots els inventaris a partir de la mitjana dels valors de les espècies que els composaven (sense ponderar pels recobriments).

2) Una selecció de les variables bioclimàtiques servides per WorldClim (dades no publ., www.worldclim.org/, data de consulta: octubre 2014; Hijmans et al. 2005). Després de descartar-ne una de cada parella altament correlacionada (coeficient de Pearson superior a 0,75), ens vam quedar amb: i) Bio7, interval anual de temperatures; ii) Bio12, precipitació anual; iii) Bio18, precipitació del període càlid (juny, juliol i agost). Per la nostra part, a partir de les variables del WorldClim vam també calcular i) Bio20, mitjana de les màximes del període càlid (juny, juliol i agost); ii) Bio21, mitjana de les mínimes del període fred (desembre, gener i febrer); i iii) ETP, Evapotranspiració potencial (Thornthwaite 1948). Els valors de les variables climàtiques per a cada inventari els vam obtenir fent les mitjanes dels valors que ofereix WorldClim (malla de $900 \times 700 \text{ m}^2$) inclosos dintre un radi de 5 km al voltant de la coordenada de cada inventari (majoritàriament amb precisió de 10 km, tot i que també una porció significativa d'1 km).

3) La longitud i la latitud de la posició dels inventaris, obtingudes de les coordenades geogràfiques (UTM de 10 km de costat, precisió 10 km) i l'altitud, que deriven de la pròpia base de dades de SIVIM.

Per avaluar el pes de les diferents variables, vam projectar-les damunt les ordenacions obtingudes a partir del contingut florístic dels inventaris, a fi de poder interpretar les relacions entre vegetació i hàbitats. La projecció es basa en un ajust de vectors damunt els dos primers de l'ordenació PCA, i indica la direcció de màxim canvi de la variable (Borcard et al. 2011). La significació de l'ajust s'obté per permutacions.

Totes les anàlisis les vam realitzar amb el programari R versió 3.0.2 (R Core Team 2013), excepte l'estratificació geogràfica feta amb Quercus (De Cáceres et al. 2003). L'estratificació HCRr i la classificació Fuzzy C-means les vam realitzar amb el paquet vegclust versió 1.6.3 (de Cáceres 2013); l'índex de Rand corregit amb el paquet mclust versió 5.1 (Fraley et al. 2015); la classificació jeràrquica i el càlcul de la silueta amb el paquet Cluster versió 1.14.4 (Maechler et al. 2015); l'ordenació PCA, l'ajust i projecció de variables i la transformació de Hellinger amb el paquet Vegan versió 2.2-1 (Oksanen et al. 2015); l'OptimClass amb el paquet Vegsoup versió 0.2-2 (disponible a https://r-forge.r-project.org/R/?group_id=1116) modificat per nosaltres, emprant pel càlcul dels valors indicadors (espècies fidels) el paquet Indicspecies versió 1.7.5 (De Cáceres & Jansen 2015); i, finalment, la prova d'estabilitat amb la implantació d'aquesta en R a partir d'una connexió des del programari Juice (disponible a gwww.sci.muni.cz/botany/juice/; Tichý 2002).

Resultats

Estratificació

Vam quedar-nos amb 4.644 inventaris de 46 aliances (27 de vegetació higròfila o diana i 19 de no higròfila o perifèrica), un cop passats els primers filtres sobre els 6.550 inventaris originals. Tots aquests complien les condicions de situar-se per damunt de 1.300 m i presentar més de dues espècies. L'estratificació HCRr dels 4.644 inventaris en va seleccionar un total de 1.852 (un 40% dels inicials). De les 1.187 espècies inicials en els 4.644 inventaris, en van quedar 1.172, fet que indica la bondat de l'estratificació.

Singularització de la vegetació higròfila de muntanya

Fruit d'una primera anàlisi mitjançant el mètode d'agrupament jeràrquic de β flexible, vam obtenir una classificació òptima de tretze grups. Els inventaris de zones humides (la vegetació diana) van ser classificats quasi completament en sis grups (Taula 5.2). Tots sis grups van quedar aïllats en una mateixa branca de l'arbre classificatori que només els enclouïa a ells (Figura 5.3). Cada un d'aquests grups estava format en almenys un 93% per vegetació diana (Taula 5.2). Al mateix temps, els altres set grups incloïen vegetació perifèrica (boscos, matollars i prats diversos) i gairebé cap inventari de vegetació diana. No obstant, la fracció més higròfila de les landes atlàntiques del *Genistion micrantho-anglicae* i dels prats humits acidòfils del *Campanulo herminii-Nardion strictae* (un 13% i un 18% de cada grup respectivament) van quedar immersos entre la vegetació diana. Fruit de la comparació dels grups diana i dels perifèrics vam obtenir 77 tàxons altament fidels (amb valor indicador (IndVal) $> 0,30$ i valor $p < 0,01$) a la vegetació higròfila (Taula 5.9 de l'Annex). No obstant, no vam detectar cap tàxon fidel a tots sis grups de vegetació higròfila a la vegada.

D'altra banda, les molleres àcides i les torberes d'esfagnes (sobretot *Caricion fuscae* i *Ericion tetralicis*, respectivament) van ser classificades en un mateix grup (Grup 1, molleres i torberes d'esfagnes) conjuntament amb una part de les molleres alcalines (*Caricion davallianae*). La resta de les molleres alcalines van quedar agrupades al costat dels herbassars higròfils del *Molinion caeruleae* i de les jonqueres del *Mentho-Juncion inflexi* (Grup 2, Jonqueres amb *Molinia caerulea*). En les següents anàlisis vam considerar com a vegetació higròfila tots els inventaris inclosos en els sis grups que concentraven els inventaris de les aliances diana (grups de l'1 al 6). A la vegada, els pocs inventaris que formaven part d'alguna aliança de vegetació diana, però que no van ser classificats en cap dels sis grups de vegetació higròfila obtinguts mitjançant la classificació jeràrquica, van ser considerats perifèrics i descartats en les classificacions posteriors.

Taula 5.2. Proporció en tant per u dels inventaris de cada aliança que pertanyen als grups resultants de la classificació jeràrquica. Només s'hi inclouen les aliances que presenten almenys un 10% dels inventaris en algun dels grups que concentren els inventaris diana (de l'1 al 6). Les dues darreres files recullen la informació resumida per vegetació *diana* i *perifèrica*. L'asterisc indica aliances no considerades diana durant la selecció *a priori*. En negreta marquem el percentatge més alt de pertinença a un grup de cada aliança.

GRUP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Anagallido tenellae-Juncion bulbosi</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Cardamino-Montion</i>	0,00	0,00	0,02	0,00	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion davallianae</i>	0,52	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
<i>Caricion fuscae</i>	0,89	0,02	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion juncifoliae</i>	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion lasiocarpae</i>	0,41	0,00	0,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion remotae</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Cratoneurion commutati</i>	0,77	0,00	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ericion tetralicis</i>	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Juncion acutiflori</i>	0,01	0,01	0,03	0,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Littorellion</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
<i>Magnocaricion</i>	0,03	0,64	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Mentho-Juncion inflexi</i>	0,00	0,94	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Molinion caeruleae</i>	0,03	0,86	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00
<i>Molinion-Holoschoenion</i>	0,14	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Myosotidion-stoloniferae</i>	0,04	0,00	0,19	0,00	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Nanocyperion</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Nasturtion officinalis</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Phragmition communis</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Poion supinae</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Preslion cervinae</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ranunculion omiophyllo-hederacei</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rhynchosporion albae</i>	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Calthion palustris</i>	0,06	0,07	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,03	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion broterianae</i>	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Glycerio-Sparganion</i>	0,00	0,00	0,35	0,00	0,00	0,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05
<i>Filipendulion ulmariae</i>	0,00	0,25	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40
<i>Campanulo herminii-Nardion strictae*</i>	0,18	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,79	0,07	0,00	0,00
<i>Genistion micranto-anglicae*</i>	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,87	0,00	0,00
Vegetació diana	0,17	0,18	0,13	0,18	0,12	0,18	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,01
Vegetació perifèrica	0,01	0,00	0,04	0,00	0,05	0,00	0,13	0,13	0,13	0,12	0,13	0,13	0,13

Taula 5.3. Taula amb les sis espècies més abundants a cada grup de vegetació higròfila (negretes). Per a cada una indiquem l'abundància mitjana calculada a partir de l'escala de 10 categories de van der Maarel (1979).

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
	Veg. de rierols	Landes humides atlàntiques i prats afins	Molleres alcalines	Veg. de basses i prats higròfils ruderalitzats	Molleres àcides i torberes d'esfagnes	Jonqueres alcalines	Jonqueres àcides
<i>Stellaria alsine</i>	1,6	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1
<i>Saxifraga stellaris</i>	1,5	0,0	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>Caltha palustris</i>	1,4	0,1	0,8	0,1	0,3	0,4	0,5
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cardamine raphanifolia</i> subsp. <i>raphanifolia</i>	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0
<i>Epilobium alsinifolium</i>	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Erica tetralix</i>	0,0	3,4	0,1	0,0	0,1	0,0	0,2
<i>Nardus stricta</i>	0,1	3,0	0,2	0,1	1,7	0,0	1,1
<i>Juncus squarrosus</i>	0,0	3,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,4
<i>Potentilla erecta</i>	0,1	2,5	2,0	0,0	1,7	0,2	1,2
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,0	2,1	0,8	0,1	1,7	0,0	0,0
<i>Calluna vulgaris</i>	0,0	2,1	0,2	0,0	1,0	0,0	0,0
<i>Carex davalliana</i>	0,0	0,0	3,2	0,0	0,4	0,0	0,0
<i>Carex lepidocarpa</i>	0,0	0,2	3,2	0,1	0,4	0,1	0,1
<i>Molinia caerulea</i>	0,0	0,4	2,6	0,0	0,3	0,6	0,3
<i>Carex nigra</i>	0,3	1,7	2,3	0,0	5,8	0,1	0,2
<i>Briza media</i>	0,1	0,0	2,1	0,1	0,1	0,8	0,7
<i>Parnassia palustris</i>	0,1	0,4	2,1	0,0	1,8	0,1	0,4
<i>Poa supina</i>	0,4	0,0	0,0	1,1	0,3	0,0	0,0
<i>Sparganium angustifolium</i>	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0
<i>Juncus tenageia</i>	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0
<i>Glyceria fluitans</i> subsp. <i>declinata</i>	0,1	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,3
<i>Alopecurus aequalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0
<i>Eleocharis austriaca</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,2	0,1
<i>Carex echinata</i>	0,1	1,6	0,7	0,0	3,0	0,0	1,0
<i>Viola palustris</i>	0,1	0,1	0,2	0,0	2,2	0,0	0,2
<i>Mentha longifolia</i>	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	4,3	0,2
<i>Juncus inflexus</i>	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	2,6	0,0
<i>Ranunculus repens</i>	0,7	0,0	0,1	0,1	0,0	2,2	0,9
<i>Poa trivialis</i> subsp. <i>trivialis</i>	0,4	0,0	0,0	0,1	0,0	1,2	1,0
<i>Cirsium monspessulanum</i>	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	1,1	0,0
<i>Agrostis stolonifera</i>	0,1	0,0	0,2	0,2	0,1	1,1	0,7
<i>Juncus effusus</i>	0,1	0,2	0,1	0,1	0,0	0,4	4,8
<i>Juncus acutiflorus</i>	0,0	0,2	0,1	0,1	0,0	0,4	3,5
<i>Lotus pedunculatus</i>	0,1	0,1	0,1	0,0	0,0	0,1	2,9
<i>Carum verticillatum</i>	0,0	0,2	0,4	0,1	0,1	0,1	2,5
<i>Holcus lanatus</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,9	1,9
<i>Carex leporina</i>	0,1	0,2	0,1	0,0	0,1	0,2	1,6

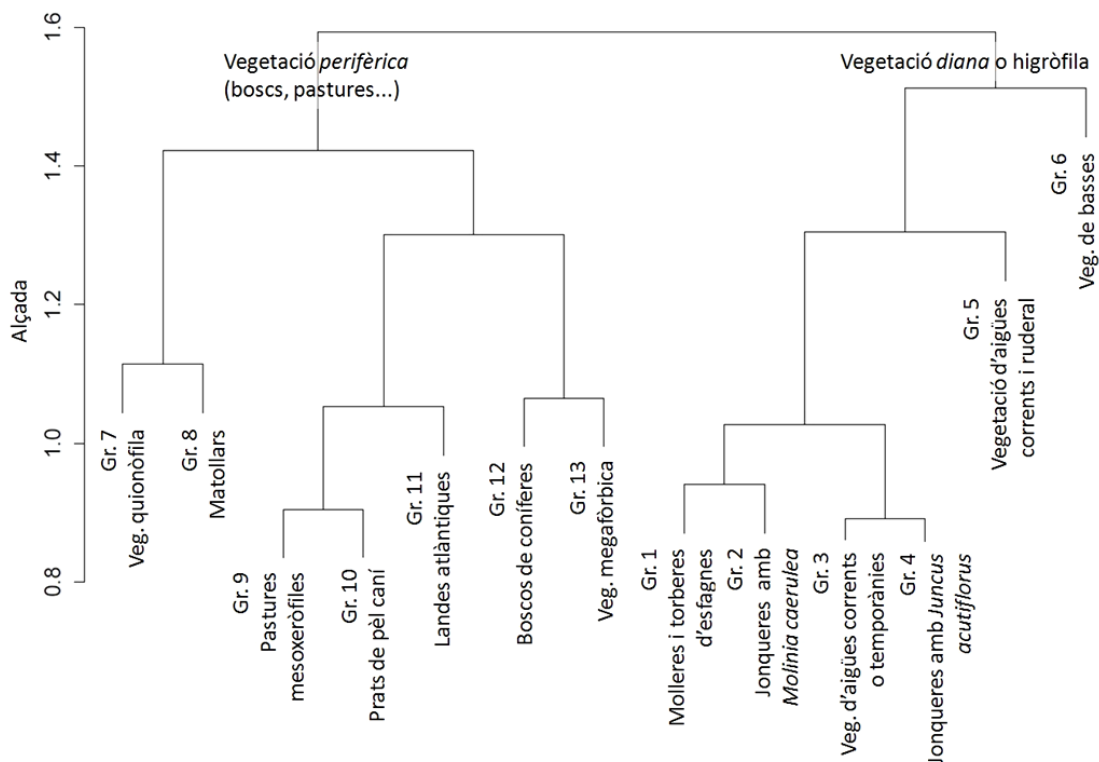


Figura 5.3. Arbre de classificació dels inventaris inclosos en l'estudi. La primera divisió separa la vegetació higròfila (o diana) de la resta (perifèria).

Taula 5.4. Proporció en tant per u dels inventaris de cada aliança que pertanyen als grups resultants de la classificació de la vegetació higròfila en set grups. Només inclou les aliances que representen almenys el 10% dels inventaris totals en algun dels set grups. La darrera fila, en canvi, informa del percentatge d'inventaris de cada grup que pertanyen a vegetació de molleres (*Scheuchzerio palustris-Caricetea nigrae*) i torberes d'esfagnes (*Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici*). En negreta marquem el percentatge més alt de pertinença a un grup de cada aliança. * – vegetació de molleres àcides; ** – vegetació de molleres alcalines; i *** vegetació de torberes d'esfagnes

ALIANÇA \ GRUP	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
Nombre d'inventaris	107	80	103	130	133	91	69
<i>Campanulo herminii-Nardion strictae</i>	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Cardamino-Montion</i>	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion davallianae</i> **	0,05	0,00	0,83	0,00	0,13	0,00	0,00
<i>Caricion fuscae</i> *	0,01	0,11	0,10	0,02	0,73	0,00	0,04
<i>Caricion remotae</i>	0,92	0,00	0,00	0,02	0,00	0,06	0,00
<i>Ericion tetralicis</i> ***	0,00	0,59	0,08	0,00	0,33	0,00	0,00
<i>Glycerio-Sparganion</i>	0,00	0,00	0,00	0,66	0,00	0,34	0,00
<i>Juncion acutiflori</i>	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,02	0,96
<i>Littorellion</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Mentho-Juncion inflexi</i>	0,00	0,00	0,05	0,01	0,00	0,94	0,00
<i>Molinion caeruleae</i>	0,00	0,00	0,65	0,03	0,00	0,25	0,07
<i>Myosotidion stoloniferae</i>	0,92	0,00	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00
<i>Poion supinae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Preslion cervinae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici + Scheuchzerio palustris-Caricetea nigrae</i>	3,8%	64,3%	76,4%	5,4%	96,0%	0,0%	5,8%

Vegetació higròfila de muntanya

Grups principals

El següent pas va ser classificar, mitjançant l'algoritme Fuzzy C-means, la vegetació higròfila de muntanya, corresponent al conjunt des sis grups extrets amb la classificació jeràrquica inicial. Aquest cop, el nombre òptim de grups va ser de set. Un resum de la repartició dels inventaris als grups i la seva assignació fitosociològica es pot veure a la Taula 5.4 i a la Taula 5.10 de l'Annex, i a la Taula 5.3 presentem una taula sintètica amb les espècies més abundants. Tres d'aquests grups contenien una gran majoria dels inventaris de molleres i de torberes d'esfagnes (grups M2, M3 i M5). Les landes humides atlàntiques i del sistema Central i els bonys d'esfagnes amb ericàcies (pirinencs i atlàntics) van quedar agrupats al grup M2, juntament amb prats higròfils del *Campanulo herminii-Nardion strictae* (cantàbrics i del sistema Central), fet que va reduir la proporció d'inventaris de vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes. El grup M3 conté les molleres alcalines (*Caricion davallianae*) i els herbassars higròfils (*Molinion caeruleae*). Finalment, al grup M5 van quedar-hi agrupades les molleres àcides (sobretot *Caricion fuscae*) i alguns bonys d'esfagnes (sobretot *Ericion tetralicis*). D'altra banda, les altres tipologies de vegetació higròfila van quedar agrupades en uns altres quatre grups. La vegetació de rierols i aigües corrents (sobretot *Montio-Cardaminetea*) va quedar formar el grup M1. El grup M6 inclou les jonqueres alcalines (*Mentho-Juncion inflexi*) i l'M7 les àcides (*Juncion acutiflori*). Finalment, el grup M4 és el més heterogeni i de difícil interpretació, ja que inclou des de formacions de basses i estanys (*Littorellion* i *Preslion cervinae*) a prats higròfils ruderalitzats (*Poion supinae*). D'altra banda, tots els grups van presentar almenys 35 espècies indicadores cada un i van quedar, per tant, ben definits florísticament (valor $p < 0,05$; Taula 5.5).

Gradients

L'ordenació PCA dels inventaris de la vegetació higròfila (és a dir, els dels grups 1 a 6 de la classificació jeràrquica inicial) mostra com les molleres àcides i les torberes d'esfagnes (grups M2 i M5) se situen a part de la resta de la vegetació higròfila i molt pròximes entre elles (Figura 5.4). Les molleres alcalines i els herbassars higròfils calcícoles (M3), en canvi, són els més allunyades de la resta dels inventaris de molleres i de torberes d'esfagnes.

Pel que fa a les variables explicatives, totes les projeccions damunt els dos primers eixos de la PCA van resultar estadísticament significatives (valor $p < 0,001$), malgrat que algunes variables explicaven molta més variància que les altres. Així, la fertilitat del sòl (N) seguida del pH (R) van constituir els dos gradients ecològicament més significatius (Figura 5.4). La fertilitat està altament correlacionada amb el primer eix. Les espècies més correlacionades positivament amb el primer eix són *Mentha longifolia*, *Ranunculus repens*, *Poa trivialis* subsp. *trivialis*,

Juncus inflexus i *Holcus lanatus*. D'altra banda, les molles i les torberes d'esfagnes (M2, M3, M5) es van situar en l'àrea de valors més baixos de fertilitat que la resta de la vegetació higròfila (Figura 5.5). Tot i això, les molles calcícoles (M3) van presentar valors marcadament més alts de fertilitat que les molles àcides i torberes d'esfagnes. També pel pH les molles àcides i les torberes d'esfagnes (M2 i M5) van presentar els valors més baixos juntament amb les jonqueres àcides (M7), mentre que les molles alcalines (M2) tenien valors netament més alts. Per l'altitud, clarament les jonqueres (M6 i M7) presentaven els valors més baixos, mentre que la humitat edàfica no sembla ser una bona variable que discrimini entre grups.

Taula 5.5. Valors indicadors (IndVal) dels tàxons fidels als grups de vegetació higròfila resultants de la classificació Fuzzy de la vegetació higròfila (*diana*). Tan sols es mostren els tàxons ecològicament més significatius (valor indicador superior a 0,3 i valor p inferior a 0,001). Al final de la taula es donen els tàxons més fidels a les molles i les torberes d'esfagnes preses alhora.

Grup i tàxons fidels	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxons fidels	Valor Indicador (IndVal)
M1 – Veg. de rierols		M3 – Molles alcalines	
<i>Stellaria alsine</i>	0,583	<i>Carex lepidocarpa</i>	0,725
<i>Epilobium alsinifolium</i>	0,565	<i>Carex davalliana</i>	0,722
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	0,521	<i>Briza media</i>	0,616
<i>Saxifraga stellaris</i>	0,515	<i>Carex panicea</i>	0,566
<i>Cardamine raphanifolia</i> subsp. <i>raphanifolia</i>	0,45	<i>Primula farinosa</i>	0,559
<i>Philonotis seriata</i>	0,414	<i>Tofieldia calyculata</i>	0,552
<i>Caltha palustris</i>	0,392	<i>Molinia caerulea</i>	0,545
<i>Saxifraga aquatica</i>	0,349	<i>Succisa pratensis</i>	0,542
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	0,342	<i>Eriophorum latifolium</i>	0,52
<i>Montia fontana</i>	0,339	<i>Parnassia palustris</i>	0,511
<i>Brachythecium rivulare</i>	0,327	<i>Juncus articulatus</i>	0,487
<i>Cerastium cerastioides</i>	0,31	<i>Lotus corniculatus</i>	0,475
<i>Bryum schleicheri</i>	0,302	<i>Swertia perennis</i>	0,44
		<i>Campylium stellatum</i>	0,437
M2 – Landes humides atlàntiques i prats afins		<i>Selaginella selaginoides</i>	0,429
<i>Erica tetralix</i>	0,757	<i>Triglochin palustris</i>	0,428
<i>Juncus squarrosus</i>	0,747	<i>Carex flacca</i>	0,412
<i>Calluna vulgaris</i>	0,581	<i>Pinguicula vulgaris</i>	0,395
<i>Nardus stricta</i>	0,539	<i>Bartsia alpina</i>	0,383
<i>Potentilla erecta</i>	0,497	<i>Carex paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	0,378
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,458	<i>Pinguicula grandiflora</i>	0,354
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,444	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	0,323
<i>Sphagnum</i> sp.	0,427	<i>Plantago media</i>	0,32
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,425	<i>Dactylorhiza maculata</i>	0,313
<i>Festuca iberica</i>	0,413	<i>Palustriella commutata</i>	0,31
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,376		
<i>Narcissus graellsii</i>	0,354		
<i>Pedicularis sylvatica</i>	0,351		
<i>Luzula campestris</i>	0,333		
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	0,331		
<i>Narthecium ossifragum</i>	0,308		

Taula 5.5. Continuació.

Grup i tàxons fidels	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxons fidels	Valor Indicador (IndVal)
M4 – Veg. de basses i prats higròfils ruderalitzats		M6 – Jonqueres alcalines	
<i>Sparganium angustifolium</i>	0,372	<i>Mentha longifolia</i>	0,875
<i>Spergularia capillacea</i>	0,372	<i>Juncus inflexus</i>	0,697
<i>Alopecurus aequalis</i>	0,34	<i>Ranunculus repens</i>	0,605
<i>Juncus tenageia</i>	0,34	<i>Lathyrus pratensis</i>	0,46
<i>Callitriche brutia</i>	0,328	<i>Poa trivialis</i> subsp. <i>trivialis</i>	0,427
<i>Glyceria fluitans</i> subsp. <i>declinata</i>	0,322	<i>Cirsium monspessulanum</i>	0,41
<i>Poa supina</i>	0,322	<i>Agrostis stolonifera</i>	0,399
		<i>Tussilago farfara</i>	0,37
			0,359
M5 – Molleres àcides i torberes d'esfagnes		<i>Veronica beccabunga</i>	
<i>Carex nigra</i>	0,729	<i>Cirsium pyrenaicum</i>	0,349
<i>Viola palustris</i>	0,608	<i>Glyceria notata</i>	0,343
<i>Carex echinata</i>	0,565	<i>Dactylis glomerata</i>	0,325
<i>Selinum pyrenaicum</i>	0,473	<i>Festuca arundinacea</i>	0,32
<i>Leontodon duboisii</i>	0,45		
	0,414	M7 – Jonqueres àcides	
<i>Primula integrifolia</i>		<i>Juncus effusus</i>	0,83
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	0,366	<i>Lotus pedunculatus</i>	0,793
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0,365	<i>Juncus acutiflorus</i>	0,711
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	0,359	<i>Carum verticillatum</i>	0,676
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,302	<i>Holcus lanatus</i>	0,592
<i>Warnstorfia exannulata</i>	0,301	<i>Carex leporina</i>	0,586
		<i>Cynosurus cristatus</i>	0,575
M2, M3 i M5		<i>Galium palustre</i>	0,548
<i>Carex nigra</i>	0,797	<i>Ranunculus flammula</i>	0,511
<i>Potentilla erecta</i>	0,668	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,49
<i>Dactylorhiza maculata</i>	0,371	<i>Prunella vulgaris</i>	0,411
		<i>Festuca rothmaleri</i>	0,406
		<i>Deschampsia hispanica</i>	0,401
		<i>Trifolium pratense</i>	0,389
		<i>Galium rivulare</i>	0,38
		<i>Veronica scutellata</i>	0,359
		<i>Trifolium repens</i>	0,353
		<i>Carex binervis</i>	0,351
		<i>Epilobium palustre</i>	0,346

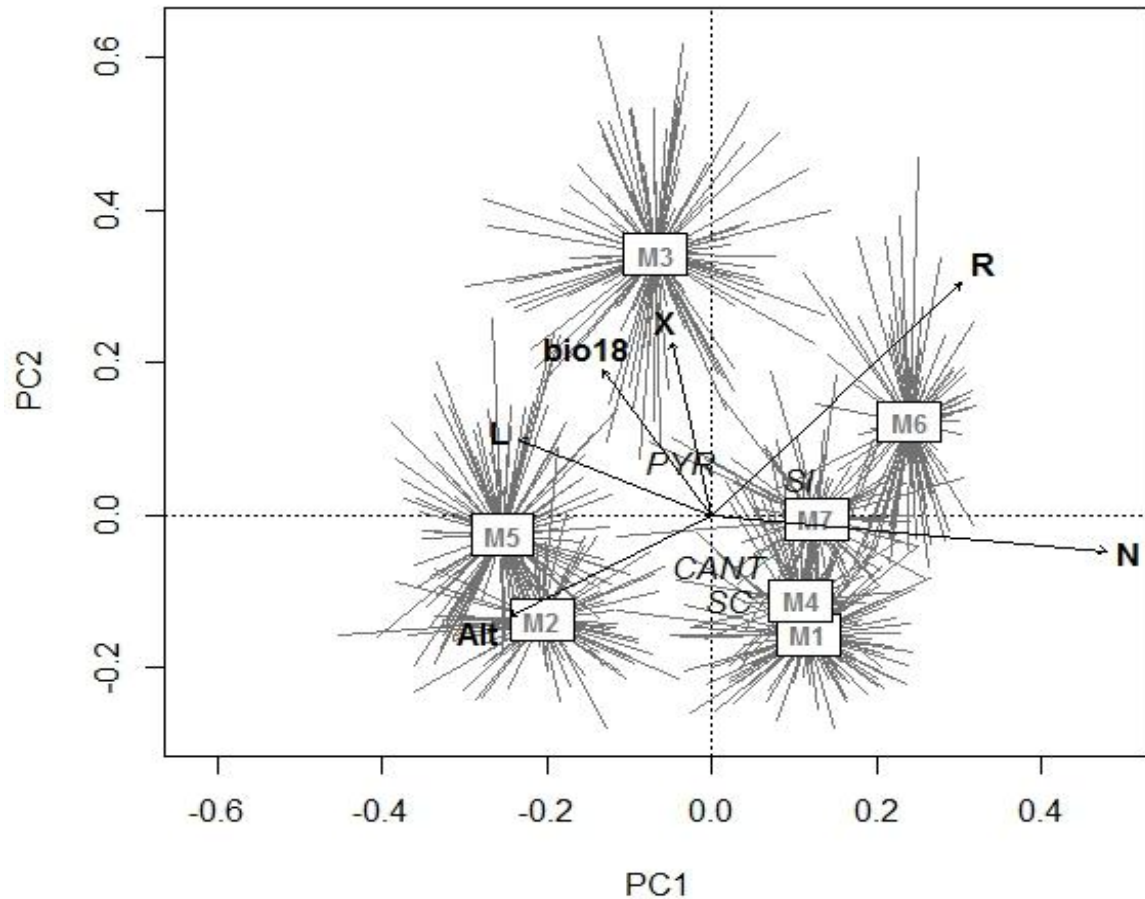


Figura 5.4. Ordenació PCA dels inventaris de la vegetació higròfila (o *diana*). Els centroides dels grups (d'M1 a M6) s'indiquen a dins de caixes a partir d'on es vinculen els inventaris de cada grup amb línies grises. Les variables ambientals més explicatives es mostren amb fletxes. R^2 explicada per les variables: N (Fertilitat d'Ellenberg) 0,70; R (Reacció o pH d'Ellenberg) 0,56; Alt (Altitud) 0,24; L (Llum d'Ellenberg) 0,20; bio18 (precipitació d'estiu) 0,16; X (coordenada X o longitud) 0,16. S'indica amb l'etiqueta CANT, PIR, SC i SI el centroide corresponent als grups d'inventaris provinents de la serralada Cantàbrica, els Pirineus, el Sistema Central i el Sistema Ibèric. Valors propis del 1er eix 0,061, i del 2n eix 0,036. A la Taula 5.4 s'indica la vegetació inclosa als set grups.

Molleres i torberes d'esfagnes

Principals subgrups

La classificació de les landes humides i els prats de tendència atlàntica (grup M2) va resultar en un òptim de dos grups (Taula 5.6). El primer inclou bàsicament les formacions camefítiques de l'*Ericion tetralicis* (torberes d'esfagnes) i l'altre les pastures hemicriptofítiques del *Campanulo herminii-Nardion strictae*. Al seu torn, les molleres alcalines (grup M3) van ser dividides en cinc grups; un aproximadament corresponent als herbassars higròfils (*Molinion caeruleae*) i els altres quatre assignables a les molleres alcalines (*Caricion davalliana*). Alguns d'aquests grups vénen determinats per les espècies dominants, com és el cas de *Carex paniculata* (grup M3_1) i el de *Carex lepidocarpa* (grup M3_2). Finalment, el grup M5, que

incloïa sobretot molleres àcides de distribució majoritàriament pirinenca, va ser també dividit en cinc grups (Taula 5.6). D'entre els inventaris del grup M5, la vegetació pertanyent a l'*Ericion tetralicis* va ser sobretot inclosa en un sol grup, que conté les molleres dominades per *Scirpus cespitosus*. La resta de grups van incloure els inventaris assignats a *Caricion fuscae*. D'aquests, el grup M5_4 inclou la vegetació de transició entre molleres àcides i torberes d'esfagnes, i el grup M5_1 les molleres alterades per pastura (assignades a *Caricion fuscae* o a *Caricion davallianae*). A la Taula 5.7 i a la Taula 5.11 de l'Annex presentem les espècies més fidels i les més abundants dels grups de vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes. D'altra banda, en conjunt, les molleres àcides van presentar-se a altituds més elevades, fet relacionat amb la seva presència més abundant als Pirineus.

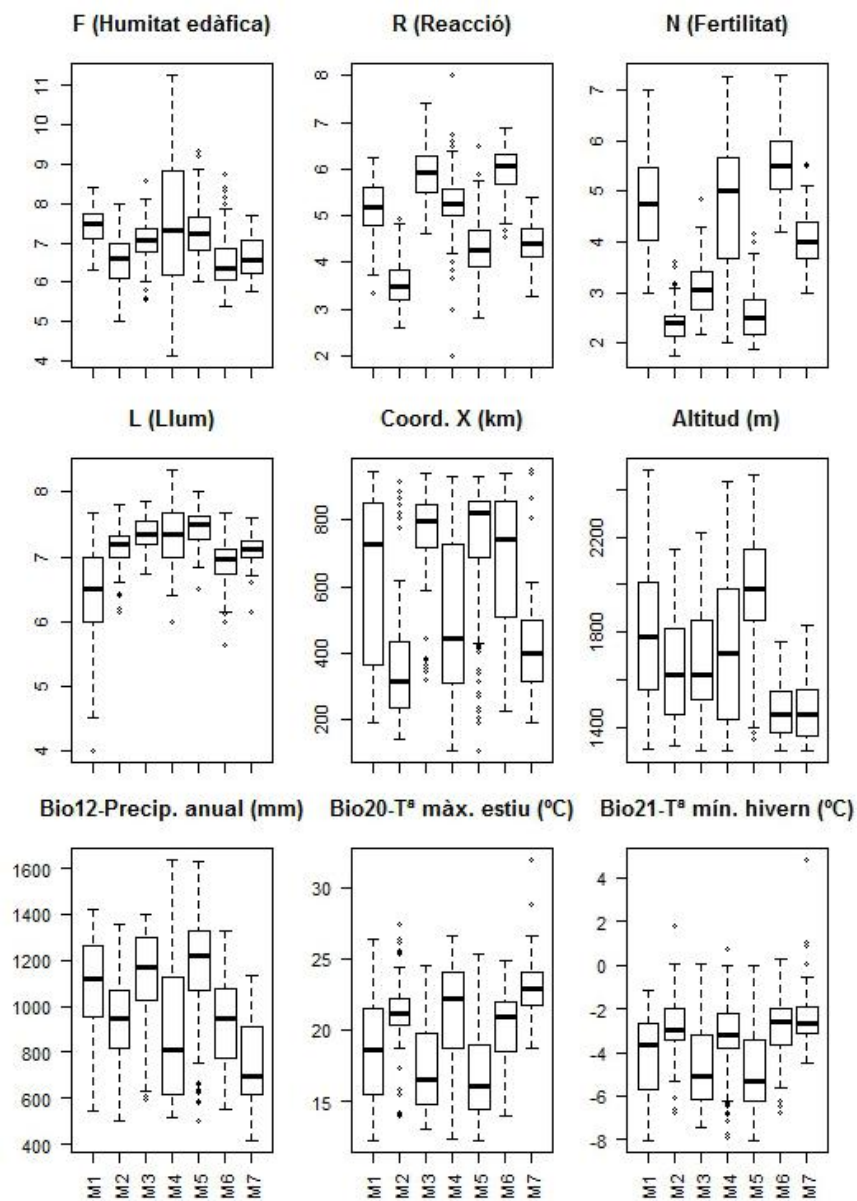


Figura 5.5. Diagrames de caixa de les principals variables ambientals (segons els ajustos damunt la PCA) per als grups de la vegetació higrofila. A la Taula 5.4 s'indica la vegetació inclosa als set grups.

Taula 5.6. Proporció en tant per u dels inventaris de cada aliança que pertanyen als grups resultants de les classificacions de les molleres i les torberes d'esfagnes (grups M2, M3 i M5). Només s'hi inclouen les aliances que representen almenys el 10% dels inventaris totals en algun dels grups.

M2 – Landes humides atlàntiques i prats afins	M2_1	M2_2			
<i>Campanulo herminii-Nardion strictae</i>	1,00	0,00			
<i>Ericion tetralicis</i>	0,00	1,00			
<i>Genistion micaranto-anglicae</i>	0,00	1,00			
M3 – Molleres alcalines	M3_1	M3_2	M3_3	M3_4	M3_5
<i>Caricion davallianae</i>	0,08	0,25	0,03	0,33	0,31
<i>Caricion fuscae</i>	0,00	0,49	0,00	0,12	0,38
<i>Ericion tetralicis</i>	0,00	0,00	0,00	0,79	0,21
<i>Molinion caeruleae</i>	0,00	0,07	0,93	0,00	0,00
M5 – Molleres àcides i torberes d'esfagnes	M5_1	M5_2	M5_3	M5_4	M5_5
<i>Caricion davallianae</i>	0,79	0,09	0,00	0,12	0,00
<i>Caricion fuscae</i>	0,22	0,25	0,02	0,22	0,29
<i>Ericion tetralicis</i>	0,00	0,08	0,60	0,21	0,11
<i>Myosotidion stoloniferae</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00

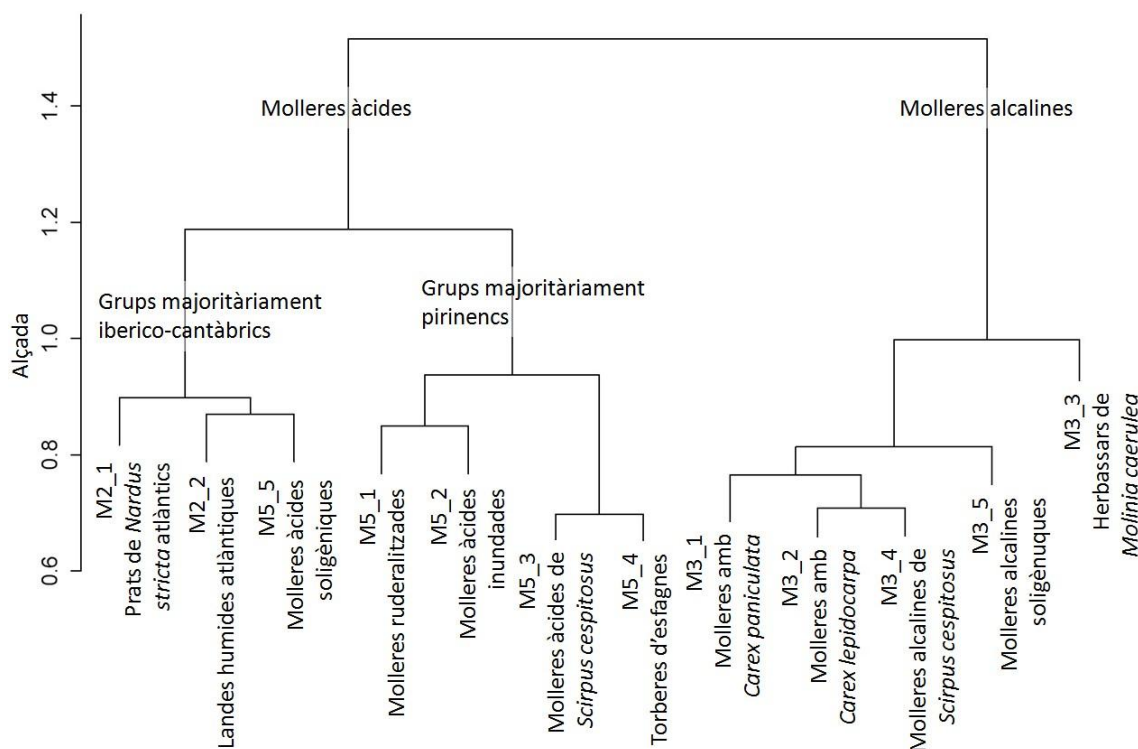


Figura 5.6. Dendrograma resultant de la classificació de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes (grups M2, M3 i M5). A la Taula 5.6 s'indica la composició fitosociològica dels inventaris dels dotze grups.

Considerant la classificació jeràrquica (Figura 5.6), la primera divisió va separar la vegetació calcícola de l'acidòfila. A la vegada, a la branca calcícola els herbassars higròfils van ser els primers a divergir. En relació a la vegetació acidòfila, els grups atlàntics (M2_1, M2_2) juntament el grup M5_5 (principalment ibero-atlàntic) van ser separats de la resta.

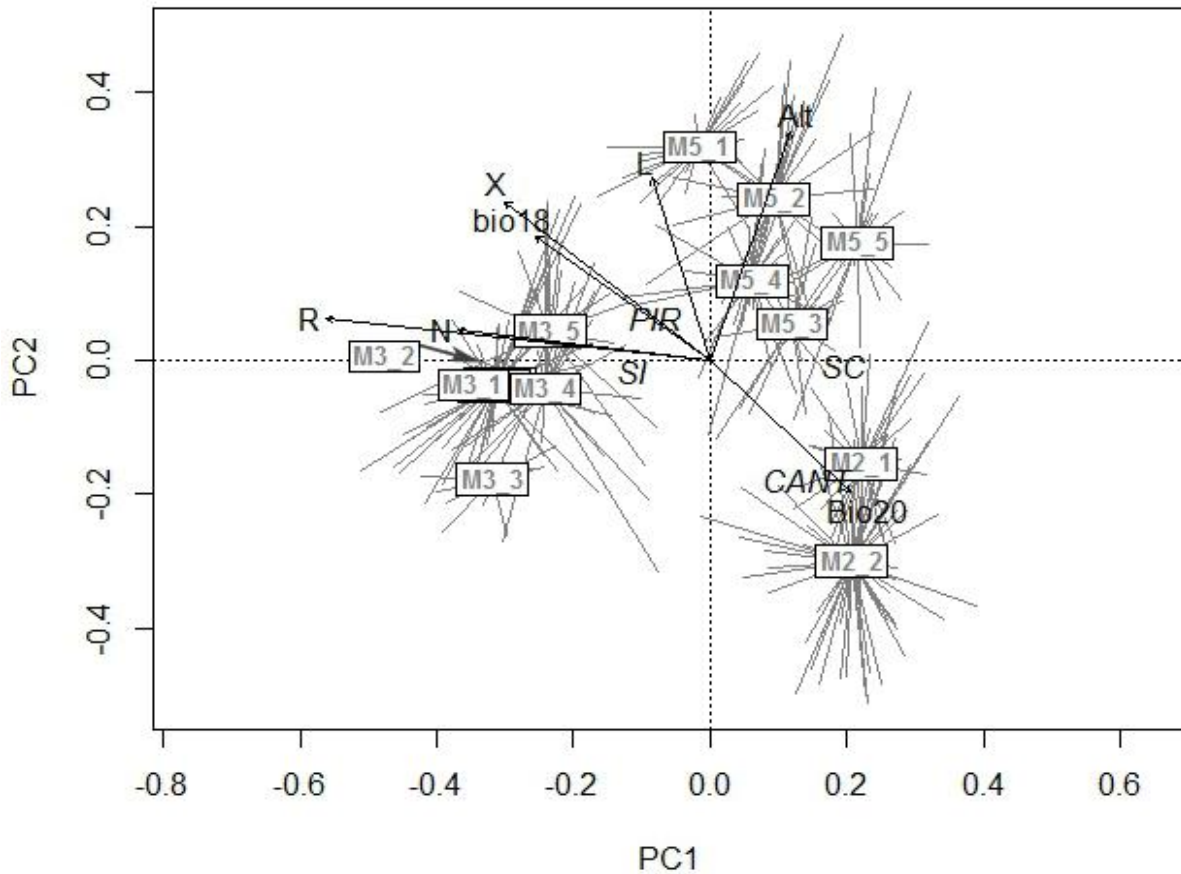


Figura 5.7. Ordenació PCA dels inventaris de la vegetació de molles i de torberes d'esfagnes. Els centroides dels grups (d'M2_1 a M5_5) s'indiquen a dins de caixes a partir d'on es vinculen els objectes de cada grup amb línies grises. Les variables ambientals més explicatives es mostren amb fletxes. R^2 explicada per les variables: R (pH o Reacció d'Ellenberg) 0,82; X (coordenada X o longitud) 0,37; N (Fertilitat d'Ellenberg) 0,35; Alt (Altitud) 0,33; Bio18 (precipitació d'estiu) 0,25; Bio20 (T^a mitjana de les màximes d'estiu) 0,21; L (Llum d'Ellenberg) 0,21. S'indica amb l'etiqueta CANT, PIR, SC i SI el centroide corresponent als grups d'inventaris provinents de la serralada Cantàbrica, els Pirineus, el Sistema Central i el Sistema Ibèric. Valors propis del 1er eix 0,076, i del 2n eix 0,054. A la Figura 5.6 donem una interpretació succinta dels grups.

Taula 5.7. Valors indicadors (IndVal) dels tàxons fidels als grups de molleres i de torberes d'esfagnes (grups M2, M3 i M5) resultants d'una classificació Fuzzy. Tan sols es mostren els tàxons ecològicament més significatius (valor indicador superior a 0,3 i valor p inferior a 0,01). ** p entre 0,01 i 0,001; *** p inferior a 0,001.

Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)
M2_1 – Prats de <i>Nardus stricta</i> atlàntics		M3_4 – Molleres alcalines de <i>Scirpus cespitosus</i>	
<i>Nardus stricta</i>	0,917***	<i>Tofieldia calyculata</i>	0,641***
<i>Juncus squarrosus</i>	0,813***	<i>Primula farinosa</i>	0,614***
<i>Potentilla erecta</i>	0,756**	<i>Scirpus cespitosus</i>	0,598***
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,742***	<i>Primula integrifolia</i>	0,566***
<i>Luzula campestris</i>	0,680***	<i>Selaginella selaginoides</i>	0,559***
<i>Festuca iberica</i>	0,648***	<i>Scorpidium cossonii</i>	0,559***
<i>Narcissus graellsii</i>	0,609***	<i>Saxifraga aizoides</i>	0,547***
<i>Pedicularis sylvatica</i>	0,545**	<i>Bartsia alpina</i>	0,543**
<i>Polygala vulgaris</i>	0,499***	<i>Campylium stellatum</i>	0,542**
<i>Galium saxatile</i>	0,463***	<i>Carex flava</i>	0,540***
<i>Agrostis capillaris</i>	0,449**	<i>Carex davalliana</i>	0,534**
		<i>Drosera rotundifolia</i>	0,473**
M2_2 – Landes humides atlàntiques		M3_5 – Molleres alcalines soligèniques	
<i>Erica tetralix</i>	0,856***	<i>Caltha palustris</i>	0,574***
<i>Calluna vulgaris</i>	0,740***	<i>Carex lepidocarpa</i>	0,560**
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,735***	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,534***
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,686***	<i>Pinguicula grandiflora</i>	0,518**
<i>Sphagnum sp.</i>	0,658***	<i>Senecio aquaticus</i>	0,500**
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,583**		
<i>Narthecium ossifragum</i>	0,532**		
M3_1 – Molleres amb <i>Carex paniculata</i>		M5_1 – Molleres ruderalitzades	
<i>Carex paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	0,927***	<i>Poa supina</i>	0,628***
<i>Polygonum bistorta</i>	0,707***	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,591***
<i>Selinum pyrenaicum</i>	0,622***	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	0,561***
<i>Potentilla erecta</i>	0,594***	<i>Leontodon duboisii</i>	0,507**
<i>Pinguicula sp.</i>	0,536***	<i>Carex nigra</i>	0,506***
		<i>Palustriella falcata</i>	0,442***
		<i>Juncus filiformis</i>	0,410**
		<i>Phleum alpinum</i>	0,397**
M3_2 – Molleres amb <i>Carex lepidocarpa</i>		M5_2 – Molleres àcides inundades	
<i>Triglochin palustris</i>	0,591***	<i>Sphagnum subsecundum</i>	0,488***
<i>Pinguicula vulgaris</i>	0,533**	<i>Warnstorfia exannulata</i>	0,470**
		<i>Carex rostrata</i>	0,408**
M3_3 – Herbassars amb <i>Molinia caerulea</i>		M5_3 – Molleres àcides de <i>Scirpus cespitosus</i>	
<i>Molinia caerulea</i>	0,725***	<i>Scirpus cespitosus</i>	0,856***
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,586***	<i>Primula integrifolia</i>	0,833***
<i>Holcus lanatus</i>	0,536***	<i>Pinguicula vulgaris</i>	0,603***
<i>Carex flacca</i>	0,529**	<i>Nardus stricta</i>	0,544***
<i>Gymnadenia conopsea</i>	0,440**	<i>Dactylorhiza majalis</i>	0,423**
<i>Centaurea jacea</i>	0,433**		

Taula 5.7. Continuació.

Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)
M5_4 – Torberes d’esfagnes		M5_5 – Molleres àcides soligèniques	
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,697***	<i>Sphagnum sp.</i>	0,782***
<i>Selinum pyrenaicum</i>	0,671***	<i>Carex echinata</i>	0,531**
<i>Potentilla erecta</i>	0,659***	<i>Agrostis canina</i>	0,483***
<i>Calluna vulgaris</i>	0,600***	<i>Drosera rotundifolia</i>	0,429**
<i>Parnassia palustris</i>	0,582***	<i>Juncus squarrosus</i>	0,408**
<i>Trifolium pratense</i>	0,581***	<i>Myosotis stolonifera</i>	0,354**
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	0,567***	<i>Sagina saginoides</i>	0,354**
<i>Succisa pratensis</i>	0,564***		
<i>Viola palustris</i>	0,560***		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,544***		
<i>Dactylorhiza maculata</i>	0,503***		
<i>Homogyne alpina</i>	0,500***		
<i>Luzula multiflora</i>	0,481***		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,470***		
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	0,437**		
<i>Pinus uncinata</i>	0,434**		
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>commutata</i>	0,425**		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,418**		
<i>Dicranum bonjeanii</i>	0,365**		

Gradients i distribució

L'ordenació PCA mostra els tres grups de molleres i de torberes d'esfagnes clarament delimitats en l'espai (Figura 5.7). La distància més gran és entre els centroides de les torberes d'esfagnes i els prats atlàntics (grup M2) i el de les molleres alcalines (grup M3), mentre que els grups d'òptim iberoatlàntic (M2_1, M2_2 i M5_5) són els que presenten valors més alts damunt el primer eix. D'altra banda, damunt l'ordenació PCA de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes, les variables amb millor ajust van ser el pH i la longitud (coordenada X). La longitud indica la posició en l'eix est-oest.

Tocant a la presència dels dotze tipus de vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes, els Pirineus són el territori més divers i el sistema Ibèric el més pobre (Taula 5.8). A la serralada Cantàbrica també s'hi troben força representants dels dotze grups, però sovint amb pocs inventaris.

Taula 5.8. Percentatge d'inventaris dels grups de mollerres i de torberes d'esfagnes segons la seva posició a les quatre grans serralades considerades, i resum de les distribucions dels grups en dues categories: quan el nombre d'inventaris d'un grup superava el 10% en un determinat territori el consideràvem ben representat allí; si tenia dos o menys inventaris i menys d'un 10% de la representació del grup el consideràvem mal representat. Entre parèntesis al costat del nom del grup s'hi indica el nombre d'inventaris que el formen.

Grups	S. Cantàbrica	Pirineus	S. Central	S. Ibèric
M2_1 – Prats de <i>Nardus stricta</i> atlàntics (27)	29,6	0,0	70,4	0,0
M2_2 – Landes humides atlàntiques i prats afins (53)	69,8	18,9	11,3	0,0
M3_1 – Mollerres amb <i>Carex paniculata</i> (14)	0,0	100,0	0,0	0,0
M3_2 – Mollerres amb <i>Carex lepidocarpa</i> (31)	6,5	64,5	0,0	29,0
M3_3 – Herbassars amb <i>Molinia caerulea</i> (16)	0,0	81,3	0,0	18,8
M3_4 – Mollerres alcalines de <i>Scirpus cespitosus</i> (25)	8,0	92,0	0,0	0,0
M3_5 – Mollerres alcalines soligèniques (16)	37,5	62,5	0,0	0,0
M5_1 – Mollerres ruderalitzades (25)	8,0	88,0	4,0	0,0
M5_2 – Mollerres àcides inundades (35)	20,0	65,7	5,7	8,6
M5_3 – Mollerres àcides de <i>Scirpus cespitosus</i> (19)	0,0	100,0	0,0	0,0
M5_4 – Torberes d'esfagnes (28)	0,0	100,0	0,0	0,0
M5_5 – Mollerres àcides soligèniques (24)	16,0	25,0	58,3	0,0
Grups ben representats	5	11	3	3
Grups marginalment representats	3	0	2	0
Grups presents	8	11	5	3

Discussió

Classificació de la vegetació higròfila

La classificació del conjunt de totes les dades demostra que tots els tipus de vegetació higròfila del nord de la península Ibèrica i dels Pirineus comparteixen un conjunt florístic relativament compacte. Així, la vegetació higròfila va quedar clarament separada de la perifèrica i es pot distingir clarament de boscos humits, pastures mèsiques, congesteres, etc. Malgrat això, no vam trobar tàxons que fossin fidels a tots els grups de vegetació higròfila a la vegada. Això es podria deure a que la vegetació higròfila es troba florísticament molt diversificada (Ninot et al. 2000; Rivas-Martínez 2011). D'altra banda, les fraccions més higròfiles d'algunes comunitats perifèriques (algunes landes i pastures) van ser classificades en grups dominats per vegetació d'aliances higròfiles, mentre que la majoria dels seus inventaris van romandre entre la vegetació perifèrica. Per tot això, la humitat edàfica es pot considerar com el primer gradient que permet separar alhora tota la vegetació inclosa en l'estudi. A més a més, tenint en compte l'ampli ventall de comunitats vegetals estudiades, podem considerar que és un dels primers determinants ecològics que regeixen el canvi de composició florística en la vegetació de

muntanya. Aquest resultat era previsible, però no era evident que la semblança florística entre els diferents hàbitats humits permetés aïllar-los en bloc de la resta de vegetació de muntanya.

La classificació Fuzzy de la vegetació higròfila en set grups, en conjunt, resulta prou coherent amb l'actual estructura fitosociològica (Ninot et al. 2000; Rivas-Martínez et al. 2001). Els grups més compactes són els que inclouen la vegetació de rierols d'aigües àcides o carbonatades (grup M1) fonamentat en nombroses espècies reòfiles (*Stellaria alsine*, *Saxifraga stellaris*, *Cardamine raphanifolia*, etc.) i les jonqueres àcides (grup M7) també amb nombroses espècies fidels (*Juncus effusus*, *Juncus acutiflorus*, *Lotus pedunculatus*, etc.). En canvi, el grup més heterogeni (M4) inclou la vegetació de basses i estanys acompanyada de la de prats humits ruderalitzats (i presenta espècies fidels amb molt poca afinitat compartida pels mateixos hàbitats, com *Poa supina* i *Sparganium angustifolium*). Les molleres i les torberes d'esfagnes van mostrar l'heterogeneïtat i la diversificació destacada en força treballs (Casanovas 1991; Jiménez-Alfaro et al. 2010; Pérez-Haase et al. 2010) en constituir tres dels grups (M2, M3 i M5), dels que en parlem a continuació específicament.

Classificació de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes

Els nostres resultats indiquen que la vegetació de les molleres i les torberes d'esfagnes està florísticament prou ben delimitada a la península Ibèrica i als Pirineus (Taula 5.4; Figura 5.4). Només uns pocs inventaris no pertanyents a *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* o a *Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum* van resultar inclosos dins dels grups ocupats majoritàriament per aquests tipus de vegetació (M2, M3 i M5). Aquests inventaris provenien bàsicament de tres aliances: *Genistion micrantho-anglica*, *Campanulo herminii-Nardion strictae* i *Molinion caeruleae*. De fet, la petita fracció tant de les landes atlàntiques del *Genistion micrantho-anglica* com de les pastures del *Campanulo herminii-Nardion strictae* van mostrar una gran afinitat amb les landes humides i bonys d'esfagnes de l'*Ericion tetralicis*. Aquests pocs inventaris no mereixerien cap nou estatus sintaxonòmic, sinó que poden ser simplement considerats formes de transició entre les aliances esmentades. En canvi, el cas dels herbassars humits alcalins (*Molinion caeruleae*) és diferent. Aquesta vegetació va aparèixer sempre junt amb la de les molleres alcalines (*Caricion davallianae*) en totes les etapes de classificació, excepte una porció que va agrupar-se juntament amb les jonqueres alcalines (Taula 5.4). Per aquest motiu es podria pensar en modificar la classificació fitosociològica actual, en la qual el *Caricion davallianae* i el *Molinion caeruleae* es troben en ordres i classes diferents (Ninot et al. 2000; Rivas-Martínez et al. 2002; Bolòs et al. 2005). És clar que els nostres resultats mostren una gran proximitat entre els dos grups de vegetació. No obstant això, cal considerar que es van excloure tots els inventaris per sota els 1.300 m quan vam delimitar l'interval altitudinal. Com que el *Molinion caeruleae* es troba molt ben representat per sota d'aquesta cota (dades no

publ. basades en SIVIM, www.sivim.info/, data de consulta: juny 2015), creiem que no podem arribar a una conclusió definitiva sobre la inclusió d'una part de l'aliança *Molinion caeruleae* dins de l'estructura sintaxonòmica de les molleres alcalines. En qualsevol cas, alguns autors ja destaquen la gran similitud florística entre aquestes dues aliances pel que fa a algunes associacions vegetals (Casanovas 1991; Ninot et al. 2000). Sens dubte, caldrien estudis específics per aclarir aquest punt; fins que no es realitzin és preferible mantenir els herbassars de *Molinia caerulea* en una aliança pròpia dins la classe *Molinio-Arrheneteretea* (Rivas-Martínez 2011).

D'altra banda, la classificació numèrica no dóna suport clar a l'existència de la classe *Oxycocco palustris-Sphagnetes magellanici* (centrada en l'aliança *Ericion tetralicis*) a les muntanyes ibèriques i als Pirineus. En primer lloc, la vegetació acidòfila s'hi troba més interrelacionada florísticament, independentment de les classes de vegetació (*Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* o *Oxycocco palustris-Sphagnetes magellanici*) que no pas amb les molleres alcalines. Això es pot explicar perquè les molleres alcalines són les més ben caracteritzades florísticament. Estan compostades per un conjunt florístic singular d'origen majoritàriament alpí (Jiménez-Alfaro et al. 2014), diferent de la flora acidòfila d'òptim boreotemperat, en part compartida per molleres àcides i torberes d'esfagnes (Tüxen et al. 1972). A més a més, les torberes d'esfagnes es troben segregades sobretot en dos grups diferents de la classificació de la vegetació higròfila (M2 i M5) depenent bàsicament del seu origen geogràfic, iberocantàbric o pirinenc (Figura 5.6). Per explicar aquests fets podríem aduir que la vegetació dels *Oxycocco palustris-Sphagnetes magellanici* està en el seu límit sud-occidental extrem (Casanovas 1991; Aldasoro et al. 1996). En conseqüència, molts tàxons característics d'aquest grup presents l'Europa atlàntica, central i boreal (*Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*, *Carex pauciflora*, *Sphagnum fuscum*, etc.) no es troben aquí, o hi presenten poblacions escasses i aïllades (Casanovas 1991). Aquest empobriment florístic en una classe que ja és pobra en espècies de diagnòstic (Tüxen et al. 1972; Malmer 1986) podria ser la causa de la superposició de les dues classes de vegetació (Pignatti et al. 1995). D'altra banda, una altra possible explicació és que a la península Ibèrica i als Pirineus les torberes veritablement ombrotrofiques són molt escasses. Aquestes es troben majoritàriament en altituds moderades al llarg de la costa atlàntica, altament exposades a la humitat oceànica (Fernández Prieto et al. 1987; Aldasoro et al. 1996). Aquestes torberes, en realitat, només es coneixen relativament bé a l'extrem nord-oest d'Espanya (Martínez Cortizas & García-Rodeja Gayoso 2001). De fet, com que sovint apareixen a terra baixa i a altituds modestes, han quedat fora d'aquest estudi. En canvi, estan força més estesos els bonys minero-ombrotrofics d'esfagnes que prosperen en una matriu molleres minerotrofiques, si bé són també molt escassos. Aquests bonys freqüentment tenen una alçada de només 30–40 cm (Casanovas 1996; Pérez-Haase & Ninot 2008) i ocupen superfícies molt petites, que generalment no

excedeixen els 4–5 m². Sembla versemblant que, a causa de la raresa, la miniaturització i les condicions minero–ombrotròfiques d'aquests hàbitats, molts tàxons específics, que definirien millor la vegetació dels *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici*, no es trobin en l'àrea estudiada. Aquestes mateixes causes explicarien també perquè molts tàxons característics de les molles àcides (i fins i tot de les molles alcalines) poden créixer en torberes d'esfagnes (com *Carex nigra*, *Carex davalliana*, *Bartsia alpina*, *Parnassia palustris*, etc.), formant hàbitats de transició (Thébaud et al. 2009; Pérez-Haase et al. 2010). Per aquest motiu, els algorismes de classificació tendeixen a aproximar també aquests tipus de vegetació, i les diferències entre les classes *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* i *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* es desdibuixen. Finalment, cal afegir que certs tipus de vegetació clarament minerogènics han estat inclosos, potser de forma un xic abusiva, dins els *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici*. És el cas d'algunes molles dominades per *Scirpus cespitosus*, que es col·loquen dins dels les torberes d'esfagnes per alguns autors (Fernández Prieto et al. 1987), emprant com a característiques espècies que estan ben representades al llarg del gradient d'ombrotròfia–minerotròfia, com el mateix *Scirpus cespitosus* o *Drosera rotundifolia* (Casanovas 1991; Pérez-Haase et al. 2010). Malgrat tot això, en la nostra opinió, és útil mantenir la classe de vegetació *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* a la península Ibèrica i als Pirineus per incloure-hi la vegetació clarament ombrotròfica o minero–ombrotròfica (com els bonys d'esfagnes amb ericàcies), encara que tinguin poques espècies diagnòstiques. En aquest sentit, coincidim amb altres autors que defensen que les classes de vegetació poden tenir una justificació ecològica i no només florística (Tüxen et al. 1972; Pignatti et al. 1995; Bragazza & Gerdol 1999). A més a més, és el model seguit en àrees properes com el massís Central francès, pel cas de l'*Avenello flexuosae-Sphagnetum capillifolium*, també ombrogènic però amb influència geogènica (Thébaud et al. 2009). De tota manera, caldria abordar una síntesi completa que no provingués d'àrees marginals en la distribució d'aquests tipus de vegetació, com són les muntanyes del sud-oest europeu, sinó que hauria d'englobar tota la seva àrea d'ocupació a escala continental.

Principals gradients ambientals

Considerant el conjunt de vegetació higròfila de muntanya, la fertilitat va ser la variable que més ben ajustada va quedar damunt l'ordenació PCA. Per tant, podem considerar la fertilitat com el principal gradient que condiona la composició florística d'aquestes comunitats. La fertilitat és una variable important a l'hora de dirigir la substitució d'espècies i comunitats en aiguamolls arreu del món, en els que actua, segons els nivells, permetent el creixement d'algunes espècies i accentuant la competència (Weiher & Keddy 1995; Bedford et al. 1999; Wheeler & Proctor 2000; Hájek et al. 2006). Entre la vegetació higròfila, les molles i les torberes d'esfagnes van presentar els valors més baixos de fertilitat, mentre que les jonqueres alcalines van presentar els valors més elevats (Figura 5.5). Això es pot interpretar

també en clau de paisatge, ja que les jonqueres viuen a altituds més baixes que les molles i les torberes d'esfagnes (Figura 5.5), cosa que normalment també implica viure en paisatges més fortament humanitzats, sota condicions de fertilitat més elevades.

La segona variable més important per al conjunt de la vegetació higròfila va ser el pH. La relació entre la fertilitat i el pH de les aigües la destaquen especialment els autors escandinaus, que arriben a considerar aquests dos factors com a constituents d'un sol gradient pobre-ric (Økland et al. 2001). No obstant, si considerem tota la vegetació higròfila (Figura 5.4) es mostren com a gradients distints, en consonància amb força altres estudis (Wheeler & Proctor 2000; Bragazza et al. 2005; Hájek et al. 2006). A més a més, diversos autors han afirmat que el pH de l'aigua és el millor predictor de la presència de certes comunitats vegetals d'aiguamolls (Bragazza & Gerdol 2002; Hájek et al. 2006; Sekulová et al. 2013). D'altra banda, d'entre els valors indicadors d'Ellenberg considerats, el pH és el millor estimador de la mineralització de l'aigua ja que les correlacions entre el pH i cations importants com ara el calci i el magnesi sovint són elevades (Hájek et al. 2002; Sjörs & Gunnarsson 2002). En aquest sentit, els nostres resultats coincideixen amb aquests estudis previs. Les molles alcalines i els herbassars higròfils (grup M3), juntament amb les jonqueres alcalines (*Mentho-Juncion inflexi*; grup M6) van presentar els valors de pH més alts. No obstant, les jonqueres tenen l'òptim a l'estatge montà, mentre que les molles alcalines el tenen al subalpí (Figura 5.5; Casanovas 1991; Ninot et al. 2000), pel que quedarien ben separades en el gradient altitudinal (que és el tercer determinant ambiental en importància damunt la PCA).

Si considerem només molles i torberes d'esfagnes, el pH és la variable amb un millor ajust damunt la PCA. En conseqüència, el pH pot ser considerat com el gradient ecològic més important al llarg del qual s'arrangen les espècies i les comunitats de molles i de torberes d'esfagnes a escala regional. La principal variació florística es dona doncs entre la vegetació acidòfila i la calcícola, tant si ho analitzem amb una PCA com si ho fem mitjançant la classificació jeràrquica de la vegetació de molles i de torberes d'esfagnes. De fet, la variància explicada pel pH en la PCA dobla la de la següent variable, la longitud geogràfica (coordinada X). Per la seva banda, el que ens indica la variable longitud és el pes de les flors regionals en la vegetació de molles i de torberes d'esfagnes. Així, els inventaris occidentals, corresponents sobretot al sistema Central i a la serralada Cantàbrica, tenen una influència forta sobre la vegetació acidòfila, i condicionen la formació del grup M5, amb flora de caràcter atlàntic (*Erica tetralix*, *Juncus squarrosus*, *Narthecium ossifragum*, *Gentiana pneumonanthe*, etc.). Per tant, tot i tractar-se de vegetació azonal (van der Maarel & Franklin 2012), mostra una clara influència regional. La diferenciació regional no només tindria relació amb les conegudes províncies biogeogràfiques pirinenca i càntabro-atlànica (Berastegi Garziandia et al. 1997) sinó que, a grans trets, també vincularia el sistema Ibèric amb la primera, i bona part del sistema

Central amb la segona. D'altra banda, entre les molles i les torberes d'esfagnes, el pH i la fertilitat mostren una correlació positiva més elevada que en el cas de la vegetació higròfila en general (del 0,56). Si bé són en bona part independents, sobre els dos primers eixos de la PCA ajuden a explicar els mateixos patrons de vegetació (Figura 5.7).

Finalment, és important esmentar que, a escala regional, la humitat edàfica (molt relacionada en els aiguamolls amb la profunditat del nivell freàtic) només és important en la separació de la vegetació perifèrica de la diana, indicant una frontera clara entre les dues. En canvi, no és el principal condicionant ambiental de la variació florística, ni de la vegetació higròfila considerada separatament, ni de la vegetació de molles i de torberes d'esfagnes, tot i que hi participa de forma significativa. Aquest fet podria ser més sorprenent donat que es tracta de vegetació higròfila, però cal tenir en compte que el paper de les diferents variables ambientals en l'arranjament d'espècies i comunitats és dependent de l'escala d'estudi (Økland et al. 2001). Així, sovint en estudis sobre un o pocs sistemes de molles (escala de detall) es posa l'èmfasi en la profunditat del nivell freàtic (Malmer 1962; Økland 1989; Bragazza & Gerdol 1999; Marini et al. 2008) com a principal gradient. En canvi, a nivell regional sovint intervenen altres factors, com la mateixa situació biogeogràfica, variables bioclimàtiques (continentalitat, temperatura...), el pH, la duresa de les aigües, etc. (Wheeler & Proctor 2000; Hájek et al. 2006; Wieder & Vitt 2006; Collantes et al. 2009). En el nostre cas, doncs, confirmem que a escala regional es posa de manifest el paper secundari de la humitat edàfica.

Biogeografia: distribucions.

En relació a la diversitat de comunitats vegetals de molles i de torberes d'esfagnes a les quatre grans serralades considerades, les nostres dades mostren una forta variació. Com era previsible, la vegetació en estudi es troba més diversificada com més alta i àmplia és la serralada, més favorable hi és el clima, i més ben connectada es troba amb les principals àrees de diversificació d'aquestes comunitats. Així, la mida i l'alçada més grans dels Pirineus i la serralada Cantàbrica respecte els sistemes Central i Ibèric, haurien estat uns factors de primera importància pel manteniment de més diversitat de tipus de molles i de torberes d'esfagnes, ja que la mida de l'ecosistema està molt relacionada amb la diversitat que acull (Gotelli 1995; Fukami 2004). Així, per exemple, que les molles àcides siguin més diverses i generalitzades a les valls pirinenques pot deure's a l'extensió més gran de paisatges glacials sobre roques cristal·lines (Casanovas 1991; Pérez-Haase & Ninot 2004). Un altre factor important és la connexió biogeogràfica. Així, la proximitat dels Pirineus al massís Central francès i als Alps hauria afavorit el manteniment d'una flora més diversificada al llarg dels canvis climàtics quaternaris, que es tradueix alhora en una més gran diversificació de molles d'influència minerotròfica, tal i com ja esmenten Jiménez-Alfaro et al. (2012) pel cas de les molles

alcalines. En les nostres dades, a més a més, s'observa una disminució brusca de la diversitat de comunitats cap a les serralades del sud (sistemes Central i Ibèric), força més aïllades per amplis paisatges mediterranis de baixa altitud. Aquest empobriment és coherent amb l'increment dels rigors del clima mediterrani de muntanya que envolta els pocs indrets favorables disponibles pel desenvolupament de la vegetació dels *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* i *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* (Vigo 1968; Gavilán et al. 1998).

D'altra banda, les landes i torberes relacionades amb la classe *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* es troben més esteses per la serralada Cantàbrica i el sistema Central que no pas als Pirineus ja que la influència del clima atlàntic afavoreix el desenvolupament d'aquestes formacions. Així, el gradient d'oceanitat–continentalitat (també reflectit damunt l'ordenació PCA per la latitud), juga un paper important sobre aquest tipus de vegetació de tendència ombrotòfica i fortament dependent de les condicions atmosfèriques (Rydin & Jeglum 2006; Vitt 2006).

Síntesi i observacions finals

Els paisatges de muntanya de la península Ibèrica i dels Pirineus acullen una gran diversificació de comunitats vegetals higròfiles que es refugien en uns pocs indrets favorables. Tot i la gran diversitat, comparteixen un conjunt florístic comú que permet separar-les en bloc de la resta de vegetació que les envolta formant, en conjunt, un mosaic complex i divers. Dintre la vegetació higròfila en podem separar de forma relativament neta les molleres i les torberes d'esfagnes en base a la seva composició florística, tot i que alguns altres tipus de vegetació són indistinguibles en aquests nivells alts de la classificació jeràrquica (el cas més rellevant és el *Molinion caeruleae*). En canvi, la tradicional separació dels dos tipus hidrològics principals, molleres geogèniques i torberes ombrogèniques, en les dues classes de vegetació *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae* i *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* no es veu reflectida en les classificacions florístiques. Així, les molleres àcides (*Caricion nigrae*, sobretot) són florísticament més properes a les torberes d'esfagnes (*Ericion tetralicis*) – amb les quals es troben barrejades en els agrupaments segons la seva procedència occidental (atlàntica) o oriental –, que no pas a les molleres alcalines (sobretot *Caricion davallianae*), que estan molt ben caracteritzades florísticament per nombroses espècies fidels. Malgrat tot això, la conveniència que les classes de vegetació es corresponguin bé amb hàbitats ben definits ecològicament ens fa ser partidaris de mantenir la classe *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici*, ben caracteritzada per les condicions ombrogèniques (o quasi) dels seus hàbitats.

Múltiples gradients ecològics afecten significativament la composició de la vegetació higròfila en general i la de les molleres i les torberes d'esfagnes en particular (altitud, evapotranspiració potencial, humitat edàfica, etc.). D'entre tots ells, a escala regional, sobresurten la fertilitat, el pH i la longitud geogràfica. La longitud expressa en part el gradient d'oceanitat–continentalitat, que al seu torn està connectat amb el canvi del conjunt d'espècies regional.

Pel que fa a la biogeografia, les àrees geogràficament més complexes (grans, altes i amb ampli modelat glacial) i més ben connectades amb àrees on la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes es troba més estesa (especialment els Alps i altres àrees atlàntiques més septentrionals), van presentar més diversitat de tipologies de vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes.

Les muntanyes ibèriques i els Pirineus acullen nombroses espècies i comunitats vegetals en poblacions fragmentades i hàbitats relictos que ocupen superfícies molt reduïdes (Jiménez-Alfaro et al. 2012). Aquestes particularitats els fan especialment fràgils i els atorguen un interès prioritari de conservació (Directiva Habitats 92/43/EEC del 21 de maig de 1992; (Hájek et al. 2002; Jiménez-Alfaro et al. 2012; Jiménez-Alfaro et al. 2014)). Per gestionar adequadament aquests hàbitats tan complexos cal tenir en compte la diversificació que es dona tant a escales regionals, amb canvis en el conjunt florístic i el clima general, com locals o de paisatge, amb variacions en les variables ambientals dels hàbitats a causa de la diferent geologia, la complexitat topogràfica.

Annex

Taula 5.9. Valors indicadors (IndVal) dels tàxons fidels als grups de vegetació higròfila resultants de la classificació jeràrquica de tota la vegetació (*diana* i *perifèrica*). Tan sols es mostren els tàxons ecològicament més significatius (valor indicador superior a 0,25 i valor p inferior a 0,001).

Grup	Valor indicador	Grup	Valor indicador
Grup 1. Molleres i torberes d'esfagnes		Grup 4. Jonqueres amb <i>Juncus acutiflorus</i>	
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,54 ***	<i>Juncus effusus</i>	0,857 ***
<i>Carex echinata</i>	0,527 ***	<i>Lotus pedunculatus</i>	0,824 ***
<i>Leontodon duboisii</i>	0,429 ***	<i>Juncus acutiflorus</i>	0,701 ***
<i>Parnassia palustris</i>	0,425 ***	<i>Carum verticillatum</i>	0,626 ***
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,421 ***	<i>Carex leporina</i>	0,61 ***
<i>Viola palustris</i>	0,417 ***	<i>Holcus lanatus</i>	0,599 ***
<i>Sphagnum</i> sp.	0,399 ***	<i>Cynosurus cristatus</i>	0,532 ***
<i>Carex nigra</i>	0,377 ***	<i>Galium palustre</i>	0,52 ***
<i>Potentilla erecta</i>	0,35 ***	<i>Ranunculus flammula</i>	0,462 ***
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,348 ***	<i>Prunella vulgaris</i>	0,452 ***
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	0,327 ***	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,426 ***
<i>Erica tetralix</i>	0,319 ***	<i>Deschampsia hispanica</i>	0,416 ***
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0,316 ***	<i>Veronica scutellata</i>	0,394 ***
Grup 2. Jonqueres amb <i>Molinia caerulea</i>		<i>Galium rivulare</i>	0,384 ***
<i>Juncus inflexus</i>	0,662 ***	<i>Carex binervis</i>	0,373 ***
<i>Mentha longifolia</i>	0,652 ***	<i>Poa trivialis</i> subsp. <i>trivialis</i>	0,372 ***
<i>Molinia caerulea</i>	0,535 ***	<i>Epilobium palustre</i>	0,351 ***
<i>Briza media</i>	0,498 ***	<i>Wahlenbergia hederacea</i>	0,324 ***
<i>Cirsium monspessulanum</i>	0,455 ***	<i>Trifolium repens</i>	0,315 ***
<i>Carex flacca</i>	0,446 ***	<i>Epilobium obscurum</i>	0,314 ***
<i>Carex lepidocarpa</i>	0,427 ***	<i>Agrostis stolonifera</i>	0,311 ***
<i>Carex davalliana</i>	0,416 ***	<i>Festuca rothmaleri</i>	0,303 ***
<i>Juncus articulatus</i>	0,399 ***	Grup 5. Vegetació d'aigües corrents i higròfila ruderal	
<i>Succisa pratensis</i>	0,395 ***	<i>Poa supina</i>	0,72 ***
<i>Ranunculus repens</i>	0,377 ***	<i>Saxifraga stellaris</i>	0,614 ***
<i>Carex paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	0,349 ***	<i>Epilobium alsinifolium</i>	0,557 ***
<i>Tussilago farfara</i>	0,341 ***	<i>Philonotis seriata</i>	0,54 ***
<i>Triglochin palustris</i>	0,334 ***	<i>Saxifraga aquatica</i>	0,443 ***
<i>Carex panicea</i>	0,328 ***	<i>Brachythecium rivulare</i>	0,402 ***
<i>Festuca arundinacea</i>	0,318 ***	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	0,362 ***
<i>Eriophorum latifolium</i>	0,304 ***	<i>Taraxacum pyrenaicum</i>	0,33 ***
<i>Lathyrus pratensis</i>	0,3 ***	<i>Bryum schleicheri</i>	0,314 ***
<i>Tetragonolobus maritimus</i>	0,3 ***	Grup 6. Vegetació de basses i estanys	
Grup 3. Vegetació d'aigües corrents i temporànies		<i>Sparganium angustifolium</i>	0,845 ***
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	0,344 ***	<i>Callitriche brutia</i>	0,704 ***
<i>Veronica beccabunga</i>	0,322 ***	<i>Isoetes echinosporum</i>	0,598 ***
<i>Stellaria alsine</i>	0,307 ***	<i>Subularia aquatica</i>	0,591 ***
		<i>Alopecurus aequalis</i>	0,576 ***
		<i>Isoetes velatum</i> subsp. <i>asturicense</i>	0,53 ***
		<i>Juncus bulbosus</i>	0,529 ***
		<i>Antinoria agrostidea</i> subsp. <i>natans</i>	0,378 ***
		<i>Baldellia alpestris</i>	0,327 ***
		<i>Lythrum longidentatum</i>	0,327 ***
		<i>Isoetes lacustris</i>	0,314 ***

Taula 5.10. Proporció en tant per u dels inventaris de cada aliança que pertanyen als grups resultants de la classificació de la vegetació higròfila en set grups. Les dues darreres files recullen la informació resumida per vegetació *diana* i *perifèrica*. L'asterisc indica aliances no considerades diana durant la selecció *a priori*.

Sintàxons	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
<i>Adenostylin alliariae*</i>	0,30	0,30	0,00	0,06	0,00	0,35	0,00
<i>Anagallido tenellae-Juncion bulbosi</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
<i>Calthion palustris</i>	0,41	0,00	0,12	0,34	0,00	0,14	0,00
<i>Campanulo herminii-Nardion strictae*</i>	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Cardamino-Montion</i>	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion broterianae</i>	0,00	0,00	0,00	0,41	0,00	0,12	0,47
<i>Caricion davallianae</i>	0,05	0,00	0,83	0,00	0,13	0,00	0,00
<i>Caricion fuscae</i>	0,01	0,11	0,10	0,02	0,73	0,00	0,04
<i>Caricion juncifoliae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Caricion lasiocarpae</i>	0,00	0,00	0,30	0,47	0,23	0,00	0,00
<i>Caricion remotae</i>	0,92	0,00	0,00	0,02	0,00	0,06	0,00
<i>Cratoneurion commutati</i>	0,83	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00
<i>Ericion tetralicis</i>	0,00	0,59	0,08	0,00	0,33	0,00	0,00
<i>Filipendulion ulmariae</i>	0,00	0,00	0,00	0,58	0,00	0,42	0,00
<i>Genistion micaranto-anglicae*</i>	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Glycerio-Sparganion</i>	0,00	0,00	0,00	0,66	0,00	0,34	0,00
<i>Juncion acutiflori</i>	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,02	0,96
<i>Littorellion</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Magnocaricion</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Mentho-Juncion inflexi</i>	0,00	0,00	0,05	0,01	0,00	0,94	0,00
<i>Molinion caeruleae</i>	0,00	0,00	0,65	0,03	0,00	0,25	0,07
<i>Molinion-Holoschoenion</i>	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,88	0,00
<i>Myosotidion stoloniferae</i>	0,92	0,00	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00
<i>Nanocyperion</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Nardion strictae*</i>	0,00	0,62	0,00	0,38	0,00	0,00	0,00
<i>Nasturtion officinalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,71	0,00
<i>Phragmition communis</i>	0,00	0,00	0,00	0,51	0,49	0,00	0,00
<i>Poion supinae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Preslion cervinae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ranunculion omiophyllo-hederacei</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rhynchosporion albae</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
<i>Salicion herbaceae*</i>	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
Diana	0,16	0,11	0,17	0,09	0,16	0,14	0,17
Perifèria	0,04	0,33	0,00	0,47	0,01	0,15	0,00

Taula 5.11. Taula amb les cinc espècies més abundants a cada grup de vegetació de molleres i de torberes d'espagnes. Per a cada una indiquem l'abundància mitjana calculada a partir de l'escala de 10 categories de van der Maarel (1979).

Tàxons	M2_1	M2_2	M3_1	M3_2	M3_3	M3_4	M3_5	M5_1	M5_2	M5_3	M5_4	M5_5
<i>Nardus stricta</i>	6,56	1,25	0,00	0,16	0,00	0,28	0,56	0,76	0,23	3,16	3,18	2,21
<i>Juncus squarrosus</i>	4,96	1,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33
<i>Potentilla erecta</i>	3,56	1,98	3,71	3,10	1,19	1,60	0,19	0,36	0,63	1,68	4,25	1,46
<i>Carex nigra</i>	2,26	1,38	2,07	3,45	0,13	2,32	2,69	7,36	5,66	4,11	5,93	5,67
<i>Erica tetralix</i>	0,63	4,75	0,00	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,08
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,44	2,92	0,00	0,06	0,00	2,72	0,56	0,20	1,69	7,37	0,50	0,29
<i>Calluna vulgaris</i>	0,67	2,75	0,14	0,19	0,00	0,64	0,00	0,00	0,09	2,16	2,82	0,25
<i>Sphagnum sp.</i>	0,11	2,49	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31	0,28	0,06	0,58	0,18	4,83
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,00	2,36	0,00	0,23	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,37	3,57	0,00
<i>Carex paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	0,00	0,00	6,71	0,16	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Carex davalliana</i>	0,00	0,00	3,86	4,39	0,31	4,68	1,19	0,44	0,40	0,00	0,89	0,00
<i>Succisa pratensis</i>	0,07	0,23	3,21	2,26	2,63	1,28	0,88	0,28	0,00	0,32	1,57	0,13
<i>Briza media</i>	0,00	0,04	2,57	2,48	2,25	1,52	1,63	0,08	0,00	0,11	0,18	0,00
<i>Carex lepidocarpa</i>	0,00	0,23	2,50	4,48	1,44	1,92	5,19	0,68	0,09	0,16	1,00	0,00
<i>Juncus articulatus</i>	0,11	0,13	0,86	2,52	1,19	0,76	1,94	0,40	0,14	0,37	0,68	0,29
<i>Molinia caerulea</i>	0,00	0,57	1,64	2,48	7,19	1,92	0,44	0,00	0,26	0,74	0,57	0,00
<i>Carex flacca</i>	0,19	0,06	0,29	1,55	2,19	0,60	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tofieldia calyculata</i>	0,00	0,13	0,36	0,84	1,00	2,92	0,56	0,08	0,00	0,37	0,39	0,00
<i>Primula farinosa</i>	0,00	0,00	0,86	0,35	0,69	2,92	1,06	0,08	0,09	0,00	0,00	0,00
<i>Campylium stellatum</i>	0,00	0,00	1,07	1,03	0,00	2,80	0,44	0,48	0,74	0,63	0,64	0,00
<i>Parnassia palustris</i>	0,07	0,57	2,36	1,74	1,38	2,36	2,75	1,04	1,09	2,63	3,64	0,83
<i>Caltha palustris</i>	0,07	0,13	1,79	0,23	0,13	0,52	2,44	0,32	0,26	0,21	0,71	0,13
<i>Leontodon duboisii</i>	0,00	0,00	0,00	0,26	0,00	1,00	1,00	2,56	0,09	1,89	1,82	0,00
<i>Viola palustris</i>	0,07	0,09	0,36	0,23	0,00	0,32	0,00	1,88	1,17	1,00	4,14	2,67
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,19	0,00	0,36	0,29	0,00	0,44	1,44	1,72	0,00	0,00	0,25	0,00
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	0,00	0,00	0,57	0,32	0,31	0,64	1,44	1,68	0,11	0,00	0,00	0,13
<i>Carex echinata</i>	1,37	1,70	0,36	0,61	0,13	0,80	1,50	0,60	3,09	2,53	4,36	4,42
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0,00	0,26	0,14	0,32	0,19	0,20	0,00	0,72	1,49	0,53	0,79	0,46
<i>Warnstorfia exannulata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,56	0,96	1,86	0,00	0,07	0,00
<i>Primula integrifolia</i>	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	1,04	0,00	0,48	0,00	4,74	1,25	0,00

Taula 5.12. Valors indicadors (IndVal) dels tàxons fidels als grups de molleres i de torberes d'esfagnes (grups M2, M3 i M5) resultants d'una classificació Fuzzy. Tan sols es mostren els tàxons ecològicament més significatius (valor indicador superior a 0,3 i valor p inferior a 0,01). ** p entre 0,01 i 0,001; *** p inferior a 0,001.

Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)
M2_1 – Prats de <i>Nardus stricta</i> atlàntics		M3_4 – Molleres alcalines de <i>Scirpus cespitosus</i>	
<i>Nardus stricta</i>	0,917***	<i>Tofieldia calyculata</i>	0,641***
<i>Juncus squarrosus</i>	0,813***	<i>Primula farinosa</i>	0,614***
<i>Potentilla erecta</i>	0,756**	<i>Scirpus cespitosus</i>	0,598***
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,742***	<i>Primula integrifolia</i>	0,566***
<i>Luzula campestris</i>	0,680***	<i>Selaginella selaginoides</i>	0,559***
<i>Festuca iberica</i>	0,648***	<i>Scorpidium cossonii</i>	0,559***
<i>Narcissus graellsii</i>	0,609***	<i>Saxifraga aizoides</i>	0,547***
<i>Pedicularis sylvatica</i>	0,545**	<i>Bartsia alpina</i>	0,543**
<i>Polygala vulgaris</i>	0,499***	<i>Campylium stellatum</i>	0,542**
<i>Galium saxatile</i>	0,463***	<i>Carex flava</i>	0,540***
<i>Agrostis capillaris</i>	0,449**	<i>Carex davalliana</i>	0,534**
		<i>Drosera rotundifolia</i>	0,473**
M2_2 – Landes humides atlàntiques		M3_5 – Molleres alcalines soligèniques	
<i>Erica tetralix</i>	0,856***	<i>Caltha palustris</i>	0,574***
<i>Calluna vulgaris</i>	0,740***	<i>Carex lepidocarpa</i>	0,560**
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,735***	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,534***
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,686***	<i>Pinguicula grandiflora</i>	0,518**
<i>Sphagnum sp.</i>	0,658***	<i>Senecio aquaticus</i>	0,500**
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,583**		
<i>Narthecium ossifragum</i>	0,532**		
M3_1 – Molleres amb <i>Carex paniculata</i>		M5_1 – Molleres ruderalitzades	
<i>Carex paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	0,927***	<i>Poa supina</i>	0,628***
<i>Polygonum bistorta</i>	0,707***	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,591***
<i>Selinum pyrenaicum</i>	0,622***	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	0,561***
<i>Potentilla erecta</i>	0,594***	<i>Leontodon duboisii</i>	0,507**
<i>Pinguicula sp.</i>	0,536***	<i>Carex nigra</i>	0,506***
		<i>Palustriella falcata</i>	0,442***
		<i>Juncus filiformis</i>	0,410**
		<i>Phleum alpinum</i>	0,397**
M3_2 – Molleres amb <i>Carex lepidocarpa</i>		M5_2 – Molleres àcides inundades	
<i>Triglochin palustris</i>	0,591***	<i>Sphagnum subsecundum</i>	0,488***
<i>Pinguicula vulgaris</i>	0,533**	<i>Warnstorfia exannulata</i>	0,470**
		<i>Carex rostrata</i>	0,408**
M3_3 – Herbassars amb <i>Molinia caerulea</i>		M5_3 – Molleres àcides de <i>Scirpus cespitosus</i>	
<i>Molinia caerulea</i>	0,725***	<i>Scirpus cespitosus</i>	0,856***
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,586***	<i>Primula integrifolia</i>	0,833***
<i>Holcus lanatus</i>	0,536***	<i>Pinguicula vulgaris</i>	0,603***
<i>Carex flacca</i>	0,529**	<i>Nardus stricta</i>	0,544***
<i>Gymnadenia conopsea</i>	0,440**	<i>Dactylorhiza majalis</i>	0,423**
<i>Centaurea jacea</i>	0,433**		

Taula 5.12. Continuació.

Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)	Grup i tàxon	Valor Indicador (IndVal)
M5_4 – Torberes d'esfagnes		M5_5 – Molleres àcides soligèniques	
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0,697***	<i>Sphagnum sp.</i>	0,782***
<i>Selinum pyrenaicum</i>	0,671***	<i>Carex echinata</i>	0,531**
<i>Potentilla erecta</i>	0,659***	<i>Agrostis canina</i>	0,483***
<i>Calluna vulgaris</i>	0,600***	<i>Drosera rotundifolia</i>	0,429**
<i>Parnassia palustris</i>	0,582***	<i>Juncus squarrosus</i>	0,408**
<i>Trifolium pratense</i>	0,581***	<i>Myosotis stolonifera</i>	0,354**
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	0,567***	<i>Sagina saginoides</i>	0,354**
<i>Succisa pratensis</i>	0,564***		
<i>Viola palustris</i>	0,560***		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,544***		
<i>Dactylorhiza maculata</i>	0,503***		
<i>Homogyne alpina</i>	0,500***		
<i>Luzula multiflora</i>	0,481***		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,470***		
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	0,437**		
<i>Pinus uncinata</i>	0,434**		
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>commutata</i>	0,425**		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,418**		
<i>Dicranum bonjeanii</i>	0,365**		

CAPÍTOL VI

DIVERSITAT DE COMUNITATS VEGETALS A LES MOLLERES DE LA VALL D'ARAN (PIRINEUS CENTRALS)²

² Aquest treball va ser publicat a Pérez-Haase, A., Carrillo, E., Batriu, E. & Ninot, J.M. (2010) Diversitat de comunitats vegetals a les molles de la Vall d'Aran (Pirineus centrals). *Acta Botanica Barcinonensia* 53: 61-112.

Introducció

En geobotànica, les molleres es defineixen com a comunitats herbàcies (o més rarament dominades per briòfits) que creixen en sòls amarats d'aigua i que poden romandre sempre inundats, o bé assecar-se més o menys superficialment a l'estiu. A les molleres s'hi pot formar torba, i aleshores ens hi podem referir també com a torberes, o bé pot no formar-se'n. En qualsevol cas sempre es tracta d'aiguamolls de muntanya amb una flora relacionada amb les classes de vegetació *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* i *Oxycocco-Sphagnetes*³, que ocupen els indrets favorables des de l'estatge altimontà fins a l'alpi, amb un òptim clar a la part basal de l'estatge subalpí (Casanovas 1991). D'altra banda, les molleres es poden separar en dues grans tipologies hidrològiques (Gore 1983a): les ombrotròfiques, que són nodrides exclusivament per aigua de pluja, i per això són extremament oligotròfiques (es relacionen amb la vegetació dels *Oxycocco-Sphagnetes*); i les minerotròfiques, que reben aigua que ha circulat pel substrat mineral, i que solen ser més mineralitzades (relacionades amb la vegetació dels *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*).

Les torberes i molleres es troben en biomes molt diversos, des de les zones àrtiques i boreals, on cobreixen extensions molt grans a causa del mal drenatge ocasionat pel permafrost, fins als països tropicals (Rydin & Jeglum 2006). A Europa són especialment extenses també cap a la zona atlàntica, però perden importància cap al sud del continent. A les zones de muntanya alpina, com als Alps o als Pirineus, ocupen petites superfícies lligades sovint al modelat glacial (Casanovas 1991). Tot i que la flora relacionada amb aquests ambients troba un òptim en climes atlàntics del nord d'Europa, als Alps i als sistemes perifèrics com el Jura o el Massís Central francès encara conserven la majoria dels seus elements més significatius (Royer et al. 1980; Gallandat 1982; Thébaud et al. 2009). A les muntanyes més meridionals, com els Pirineus, aquesta flora s'empobreix ràpidament (Jiménez-Alfaro et al. 2012).

En el cas dels Pirineus podem establir dues àrees prou ben diferenciades a causa de la direcció general est-oest que presenta la serralada: un vessant septentrional molt humit, i un vessant meridional, ibèric, més eixut. No obstant, com que la serralada perd alçada gradualment per ponent fins a les muntanyes basques, el clima atlàntic s'estén també pel vessant ibèric dels Pirineus occidentals. La resta del vessant sud presenta, amb escasses

³ En aquest capítol, per excepció, fem un ús més ampli del terme mollera, que inclou també les torberes d'esfagnes.

excepcions, un clima més o menys influït pel Mediterrani, amb estius lluminosos i secs (Braun-Blanquet 1948). Aquestes diferències afecten significativament els tipus de mollereres que s'hi poden desenvolupar. Al vessant sud predominen àmpliament les mollereres que depenen de l'aigua fluent de fonts o dels estanys, mentre que al vessant nord i a les àrees pròximes del vessant sud, a més a més d'aquestes, també se n'hi troben de tipus ombrotròfic – o quasi –, com a darrera expressió meridional d'aquesta vegetació molt lligada a climes plujosos i boirosos.

La Vall d'Aran, situada al vessant nord dels Pirineus, té una marcada influència atlàntica. S'hi combinen una bona diversitat de tipus hidrològics de mollereres amb una notable diversitat de substrats i una certa riquesa d'espècies lligades als ambients aigualosos (Carrillo et al. 2008; Pérez-Haase & Ninot 2008). Els sistemes de mollereres de mida mitjana hi són molt ben representants, especialment als estatges altimontà i subalpí, precisament on la vegetació de mollereres troba un òptim. Per tot això, i malgrat el coneixement relativament complet de la vegetació pirinenca en general, aprofundir en l'estudi de les mollereres i torberes araneses ja feia preveure la detecció de tipus de vegetació molt rars o nous per als Pirineus (Ballesteros 1989; Carrillo et al. 2008). La seva definició en termes florístics, ecològics i distribuicionals és un important objectiu científic, per la singularitat d'aquesta vegetació; i una prioritat en l'àmbit de la gestió per la conservació, per la raresa de les plantes i comunitats incloses, i per les amenaces que afronten.

L'objectiu principal d'aquest treball és l'estudi de la diversitat de comunitats vegetals dels aiguamolls d'alta muntanya de la Vall d'Aran. En aquest sentit, presentem una anàlisi fitosociològica de la vegetació de mollereres, torberes i hàbitats afins, a partir d'inventaris florístics i de paràmetres ecològics inèdits. Descrivim les diferents comunitats identificades (associacions, més rarament altres categories) en base a les corresponents taules d'inventaris, i discutim les seves principals característiques ecològiques (qualitat de l'aigua, descriptors del terreny), corològiques, florístiques i sintaxonòmiques.

Mètodes

Les dades que presentem van ser preses en dues fases. La primera correspon a un mostreig realitzat de manera difusa per tot el territori aranès durant diverses campanyes d'estudi de la vegetació, principalment entre els anys 1996–2005, en les quals es van aixecar inventaris fitosociològics segons la metodologia de l'escola de Zúric-Montpeller (Braun-Blanquet 1979). Per la segona fase, en canvi, vam seleccionar 12 sistemes de mollereres (Fig. 6.1), amb l'objectiu de conèixer els factors ecològics que condicionen la distribució de les comunitats i en els que vam situar un total de 143 punts d'estudi. Aquests punts els vam

seleccionar de manera que quedessin representats tots els tipus fisiognòmics i hidrològics de molleres presents a cada localitat, segons el coneixement adquirit durant les campanyes precedents. El mostreig es va dur a terme la tercera setmana de juliol dels anys 2007, 2008 i 2009. A cada un dels punts d'estudi vam aixecar un inventari en una superfície quadrada de 2,5 m de costat, o molt més rarament rectangular, homogènia, de 6,25 m², valorant el recobriment de les espècies segons l'escala de Domin (Bannister 1966; Rodwell 1991) lleugerament modificada. En els resultats que ara presentem, no obstant, s'han transformat a l'escala de recobriment/abundància de Braun-Blanquet (1979) per tal de presentar taules homogènies i fàcilment comparables. D'altra banda, hem eliminat alguns dels inventaris que per criteris de proximitat resultaven superflus. Finalment, cal tenir en compte que les moltes (excepte els esfagnes) i les hepàtiques sovint s'han exclòs de les taules quan presentaven un grau de recobriment inferior a 1 en l'escala de Braun-Blanquet.

Dels inventaris aixecats en la segona fase en vam mesurar algunes variables ecològiques, com la profunditat del nivell freàtic (o del nivell del sòl saturat d'aigua) i la potència de l'horitzó de torba (quan la mesura és inferior als 30 cm hem d'entendre la dada com a profunditat de l'horitzó híctic). De l'aigua capil·lar del sòl en vam mesurar al camp el pH, amb un sensor Electrode SenTix 20 WTW, i la conductivitat, amb un sensor Tetracond 325 WTW; i al laboratori vam obtenir la concentració dels principals cations (pels detalls metodològics vegeu Pérez-Haase et al. (2011). Tot i que no presentem aquí aquestes dades de manera sistemàtica, ens en servim per discutir aspectes generals de l'ecologia de les comunitats.

Per la nomenclatura de les plantes vasculares hem seguit Bolòs et al. (2005) i per la dels briòfits Sérgio et al. (2006), amb algunes excepcions. Cal precisar que hem hagut de designar alguns tàxons de forma col·lectiva a causa de problemes d'identificació. És el cas de *Drosera anglica* (= *Drosera longifolia* nom. dub.; Cheek 1998; Brummit 2000) i *D. intermedia*, que sovint apareixen juntes i que en algunes ocasions no s'han pogut identificar amb seguretat⁴. Una cosa semblant passa amb les plantes del gènere *Pinguicula*. Tots els exemplars que hem vist en flor corresponen a *Pinguicula grandiflora*, tàxon que presenta molta variabilitat en la forma i mida de la flor. No hem vist cap exemplar que es pugui atribuir sense dubtes a *Pinguicula vulgaris*, però aquesta espècie ens pot haver passat desapercebuda ja que té una floració relativament primerenca, i no es pot identificar amb certesa a través de les rosetes de fulles basals ni dels fruits. Per això, en cas de dubte hem deixat la determinació a nivell de gènere. També el grup de *Carex flava* és conflictiu, ja que si bé en algunes ocasions hi ha plantes clarament atribuïbles

⁴ Posteriorment a la publicació d'aquest text vam poder comprovar que tot el material és assignable a *Drosera longifolia* L. Aymerich & Sáez (2015) també van arribar a la mateixa conclusió.

a un tàxon determinat (p. ex. *Carex lepidocarpa*) més sovint n'hi ha que són formes introgressives, en l'origen de les quals hi ha *C. lepidocarpa*, *C. flava* i *C. demissa* Luceño & Mejías (2008). Tenint això en compte, a les taules citem aquestes formes sota el nom *Carex demissa* s.l.

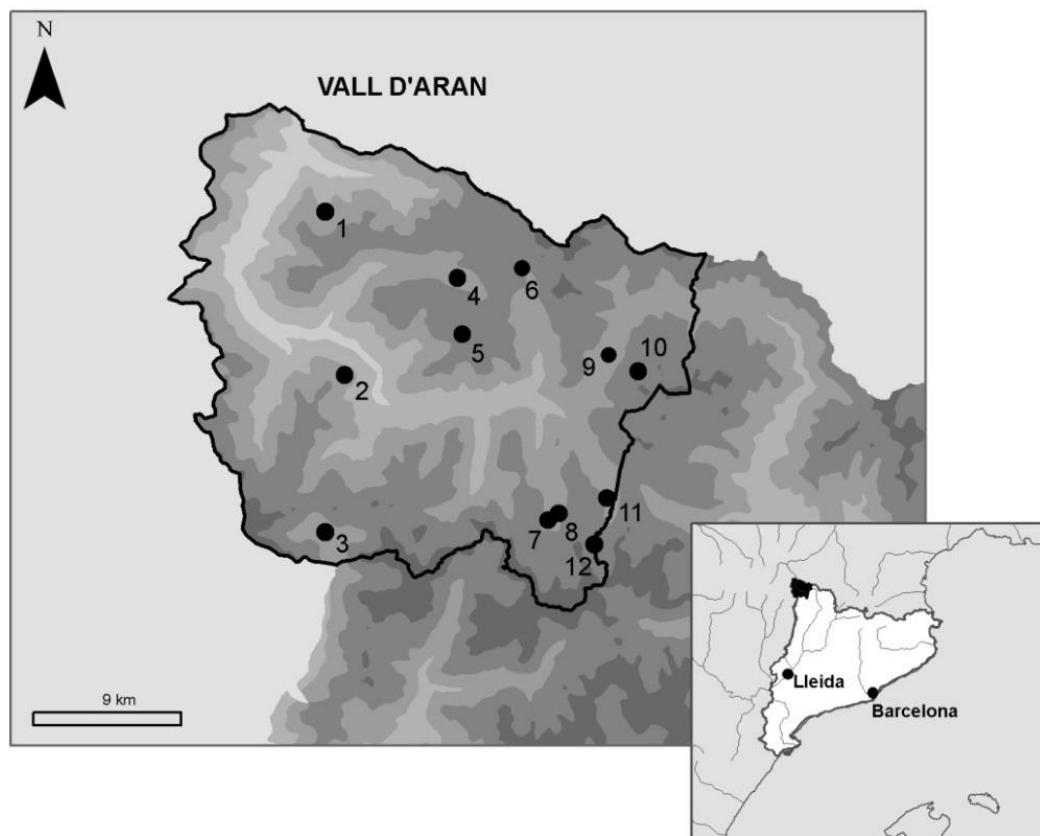


Figura 6.1. Localització dels sistemes de molleres i torberes estudiats intensivament a la Vall d'Aran (anys 2007–2009): 1, Toran; 2, bassa dera Piusa; 3, vall de Molières; 4, vall de Varradòs; 5, Somont; 6, pla de Tor; 7, bassa Nera; 8, planhòla d'Aiguamòg; 9, pla de Beret; 10, clòt der Os; 11, Locampo; 12, Saboredò.

Resultats i discussió

1. Vegetació de les bassetes amb aigua distròfica (*Utricularietea intermedio-minoris* Pietsch 1965)

En alguns sistemes de torberes l'aigua tendeix a circular lentament i origina petites bassetes, que són un ambient molt particular. La vegetació que les colonitza forma part de la classe *Utricularietea intermedio-minoris* (Bardat et al. 2004) caracteritzada per unes poques espècies, particularment del gènere *Utricularia*. A les torberes d'aigües distròfiques *Utricularia minor* i algunes molses brunes formen poblaments molt característics i relativament freqüents a centreeuropa (Grabherr & Mucina 1993). Als Pirineus aquests ambients estan escassament representats, i les espècies que s'hi fan són només una petita part d'un conjunt pobre en si mateix. Malgrat tot hem identificat a la vall de Ruda, a la d'Aiguamòg i al pla de Beret poblacions

Taula 6.1. Scorpido-Utricularietum minoris (*Scorpido-Utricularion minoris*, *Utricularietalia intermedio-minoris*, *Utricularietea intermedio-minoris*).

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altitud (m s.n.m.)	1828	1829	1889	1773	1784	1774	1874	1866	1800
Cobertura total (%)	35	35	80	25	45	40	85	35	-
pH de l'aigua lliure	5,87	5,75	5,8	6,27	6,55	6,45	6,32	5,98	-
Conductivitat de l'aigua lliure ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	51	25	62	75	84	74	277	220	-
Profunditat de la basseta (cm)	-	-	-	5	2	3	-	-	-
Àrea (m^2)	2	2,5	3	2,5	2	3	6	4	2
Característiques d'associació i unitats superiors									
<i>Utricularia minor</i> L.	1	1	1	2	1	1	4	2	5
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	1	1	2	+
Transgressives de <i>Scheuchzerietalia</i>									
<i>Drosera anglica</i> Huds. +									
<i>D. intermedia</i> Hayne	+	+	3	+	+	+	.	.	.
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	.	.	1
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	1	.	.
Companyes més freqüents									
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	.	2	+	2	1	+	+	+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O. Jensen	+	+	.	+	1	1	.	.	2
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	.	.	.	+	+	+	4	2	.
<i>Carex panicea</i> L.	+	.	.	+	+	+	.	.	.
<i>Equisetum hyemale</i> L.	+	.	.	+	+	+	.	.	.
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	.	+	.	+	+	.	.	.	+
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	1	.	+
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	.	.	.	+	1	1	.	.	.
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	+	+
Companyes presents en un o dos inventaris									
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske (inv. 7:1), <i>Carex demissa</i> s.l. (inv. 1 i 5), <i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh. (inv. 2:1 i 3:1), <i>Carex nigra</i> (L.) Reichard (inv. 8 i 9), <i>Equisetum fluviatile</i> L. em. Ehrh. (inv. 3), <i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney (inv. 4 i 6), <i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix. (inv. 5), <i>Juncus articulatus</i> L. (inv. 7), <i>Juncus balticus</i> Willd. subsp. <i>pyrenaicus</i> (Timb.-Lagr. et Jeanb.) P. Fourn (inv. 6 i 8), <i>Pinguicula grandiflora</i> Lam. (inv. 5), <i>Sphagnum contortum</i> Schultz (inv. 9), <i>Sphagnum papillosum</i> Lindb. (inv. 2), <i>Sphagnum subsecundum</i> Nees (inv. 2).									
Procedència dels inventaris									
1	(AI08): Planhòla d' Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330496 4723669). Data: 20/07/2009.								
2	(AI11): Planhòla d' Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330507 4723519). Data: 21/07/2009.								
3	(AI19): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329930 4722886). Data: 21/07/2009.								
4	(LC11): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333703 4724319). Data: 28/07/2008.								
5	(LC12): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333723 4724376). Data: 28/07/2008.								
6	(LC13): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333695 4724360). Data: 28/07/2008.								
7	(BE07): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332354 4731171). Data: 22/07/2009.								
8	(BE13): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332665 4731266). Data: 22/07/2009.								
9	(V-AI0524): Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330555 4723797). Data: 31/08/2005.								

d'*Utricularia minor* que referim a l'associació ***Scorpidio-Utricularietum minoris*** (Ilschner) Müller et Görs 1960 (Taula 6.1). Hi són presents *Scorpidium scorpioides*, *Campylium stellatum*, *Scorpidium cossonii*..., molses brunes diferencials de l'aliança *Scorpidio-Utricularion*, i també espècies pròpies de les molleres, que per raó de veïnatge envaeixen poc o molt aquestes formacions. A més dels llocs indicats, coneixem l'associació dels estanys del clòt der Os, on *Utricularia minor* fa poblacions pràcticament monoespecífiques. La mineralització de l'aigua en general és baixa, excepte a les bassetes del pla de Beret, on l'aigua lliure pot presentar valors de fins a 277 µS/cm. El contingut de calci també es manté en concentracions relativament baixes [(3,8) 10,5–12,7 (28,8) mg/l]. La temperatura de l'aigua pot ser relativament alta a l'estiu (hem mesurat valors propers als 30 °C); això explicaria segons Dítě et al. (2006) que s'hi doni una disminució en la concentració d'oxigen, el que limitaria el creixement de les plantes.

2. Vegetació helofítica dels marges de rius i estanys (***Phragmitetea*** Tüxen et Preising 1942)

Aquesta mena de vegetació, més aviat pròpia de les terres baixes, està encara ben representada a l'estatge montà, i arriba molt empobrida a l'estatge subalpí. Malgrat tot, a les basses i estanys soms o en algun meandre, amb fons sorrenc o llimós, hi són freqüents les cintures d'helòfits dominades per càrexs de mida gran arrelats als fons inundats.

En aquests ambients s'hi troben poblacions quasi monoespecífiques d'*Equisetum fluviatile* L. em. Ehrh. (= *E. limosum* L.) que fan una mena d'herbei verd totalment xop. Es van descriure a centreeuropa sota el nom d'***Equisetetum limosi*** Steffen 1931 i presenten, com passa a moltes de les comunitats lligades als ambients aquàtics, dominància total de l'espècie característica i que dóna nom a l'associació. Considerem que s'hi poden referir algunes de les poblacions que aquest equiset fa a la vall d'Aiguamòg. Donem dos inventaris aixecats a la Planhòla, el 21/07/2009. L'inventari AI14 correspon a un meandre del riu (31 330525 4723762, 1828 m) on la vegetació cobria el 85% d'una superfície de 6,25 m², i estava formada per *Equisetum fluviatile* (4) i *Carex rostrata* (3); l'aigua presentava una conductivitat de 50 µS/cm i un pH de 5,61. L'inventari AI13 es va prendre en el marge d'un rierol lateral (31 330516 4723600, 1829 m) i reflecteix una situació de trànsit cap a la vegetació veïna formada per poblaments d'*Utricularia minor*; en una superfície de 6 m² on la vegetació recobria un 45% les espècies anotades van ser *Equisetum fluviatile* (3), *Carex rostrata* (+), *Carex nigra* (2), *Equisetum palustre* (1), *Utricularia minor* (1), *Drosera longifolia* (+), *Scorpidium* sp. (+), *Sphagnum teres* (+) i *Sphagnum subsecundum* (+); l'aigua presentava una conductivitat de 53 µS/cm i un pH de 6,04.

És més usual, però, trobar poblacions d'*Equisetum fluviatile* barrejades amb les formacions de *Carex lasiocarpa*, que creixen a la frontera entre les torberes de transició i l'aigua lliure. La composició florística dels inventaris que hem pres a la bassa Nera (Taula 6.2) és molt semblant, especialment pel que fa a les espècies dominants, a la dels inventaris que Julve, P. inclou dins de l'associació **Potentillo-Caricetum lasiocarpae** Balátová-Tuláčková & Hübl 1985 (dades no publ. basades en *Tela Botanica. Le réseau de la botanica francophone*, www.tela-botanica.org./projet tableaux phytosociologiques, data de consulta: octubre 2010). Per tot això, considerem que els nostres inventaris corresponen a aquesta associació, que incloem dins de l'aliança *Magnocaricion*, seguint el criteri de Balátová-Tuláčková & Hübl (1985).

Taula 6.2. *Potentillo palustris-Caricetum lasiocarpae* (*Magnocaricion elatae*, *Magnocaricetalia elatae*, *Phragmiti australis-Magnocaricetea elatae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5
Altitud (m s.n.m.)	1889	1889	1889	1890	1889
pH de l'aigua lliure	6,27	5,86	6,06	6,27	6,23
Conductivitat de l'aigua lliure ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	57	59	90	68	99
Gruix de la capa de torba (cm)	> 50	> 50	-	12	> 50
Àrea (m^2)	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació i unitats superiors					
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	+	4	4	5	5
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	3	2	5	4	4
<i>Equisetum fluviatile</i> L. em. Ehrh.	3	4	4	2	2
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	1	5	2	.	2
<i>Carex rostrata</i> Stokes	5	2	+	.	.
<i>Equisetum palustre</i> L.	.	.	.	1	.
Companyes					
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	.	.	2	.
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O. Jensen	.	.	.	+	.
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	1
<i>Utricularia minor</i> L.	.	.	.	+	+
Procedència dels inventaris					
1	(607): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329866 4722903). Data: 20/07/2005.				
2	(608): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329864 4722907). Data: 20/07/2005.				
3	(615): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329870 4722951). Data: 20/07/2005.				
4	(624): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329879 4722978). Data: 20/07/2005.				
5	(626): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329904 4722957). Data: 20/07/2005.				

A més d'aquestes dues comunitats d'helòfits, a les basses de l'estatge subalpí amb aigües oligotròfiques hi ha formacions dominades per *Carex rostrata* (quasi sempre monoespecífiques) que s'han referit tradicionalment al **Caricetum rostratae** Rübél ex Osvald 1923 (Carrillo & Ninot 1992; Rivas-Martínez & Costa 1998). Cap a la pleta de Saboredo aquestes poblacions de *Carex*

rostrata es barregen amb *Carex limosa*. En vam inventariar tres mostres el 25/07/2008 en un estanyol (31 332745 4721479) situat a 2.183 m i quasi reblert, d'aigües feblement mineralitzades (26–33 µS/cm) i pH força baix (4,83–5,55). L'inventari SB09, de 6,25 m² i amb un recobriment total de la vegetació del 95%, presentava *Carex limosa* (4), *Carex rostrata* (2), *Carex nigra* (+), *Straminergon stramineum* (+) i *Sphagnum subsecundum* (1). En les dues altres mostres la llista d'espècies es reduïa a les dues espècies de *Carex*. L'inventari SB04, amb una cobertura de la vegetació del 70%, presentava *Carex limosa* (5) i *Carex rostrata* (3); i l'inventari SB06, amb un 65% de recobriment, duia *Carex limosa* (4) i *Carex rostrata* (1). En cap de les tres mostres s'hi va observar formació de torba, i els valors més baixos de pH i conductivitat corresponen a l'inventari SB09. La feble caracterització dels inventaris i la seva excepcionalitat fa que els referim al mateix *Caricetum rostratae*.

En indrets d'altitud més baixa hem trobat poblacions mixtes de *Carex rostrata* i *Carex vesicaria*. En els llocs més inundats de la bassa dera Piusa, a Mijaran (31 317552 4731767, 1.634 m) hem aixecat un inventari (BO10, 20 m² de superfície, 22/07/2007) que porta *Carex rostrata* (3), *Carex vesicaria* (3) i *Scorpidium cossonii* (1), que referim a l'associació ***Caricetum vesicariae*** Chouard 1924.

3. Vegetació de les molleres minerogèniques (*Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Tüxen 1937)

L'ampli i particular ventall de condicions de vida que tenen les molleres minerogèniques permet el creixement d'un bon nombre d'espècies especialistes, sobretot als països on aquests ambients són extensos. Als Pirineus, l'aïllament, la posició marginal vers el sud i el clima menys humit que a centreeuropa o a les terres boreals, han portat a que el nombre de tàxons especialistes que constitueixen les molleres sigui una mica més reduït. Hi manquen algunes de les característiques dels ambients més torbosos i de les comunitats més dependents de l'aigua (*Scheuchzeria palustris*, *Trichophorum alpinum*, *Carex hostiana*, etc.). Això ha fet que alguns autors (Braun-Blanquet 1948; Bolòs & Vigo 1984) considerin que en aquest territori només hi està representat un sol ordre (*Caricetalia fuscae*) de la classe *Scheuchzerio-Caricetea*. L'exploració més detallada dels darrers anys ha permès descobrir nous sistemes de molleres, d'ecologia particular, que acullen unes poques espècies molt rares als Pirineus. Aquests sistemes constitueixen a la Vall d'Aran formacions relativament extenses i similars a les descrites a centreeuropa, i malgrat l'empobriment d'espècies característiques, podem considerar-los encara una extensió meridional de l'ordre *Scheuchzerietalia palustris*. Aquest ordre correspon a les formacions pioneres marginals de les torberes altes, o catifes tremoloses que colonitzen tant aigües oligotròfiques–distròfiques com mesotròfiques, i que porten espècies com

Rhynchospora alba, *R. fusca*, *Drosera intermedia*, *D. anglica* i *Carex limosa* (Schubert et al. 1995). Hom hi diferencia l'aliança *Rhynchosporion albae*, pròpia de torberes pobres en nutrients o distròfiques, de sòls sorrencs o torbosos, i l'aliança *Caricion lasiocarpae*, que correspon a torberes alcalines o de transició. Totes dues aliances estan representades a la Vall d'Aran per associacions que, a part de la presència d'algunes de les espècies dominants (que defineixen tant l'associació com l'hàbitat), no tenen quasi cap altre tàxon característic.

3.1. Vegetació colonitzadora de bassetes, canalets i torberes de transició o torberes tremoloses (*Scheuchzerietalia palustris* Nordhagen 1936)

Les ribes de basses i estanys molt reblerts de sediments, en un país de clima atlàntic com la Vall d'Aran, permeten el creixement d'extenses catifes d'esfagnes, que poc a poc generen sòls hístics amarats d'aigua. Per la morfologia i per les espècies que les formen constitueixen veritables torberes flotants. El nivell freàtic es manté alt fins i tot a l'estiu i permet el creixement de diverses menes de càrexs que es reparteixen el domini segons la qualitat de l'aigua i el grau d'inundació (Pérez-Haase & Ninot 2008).

Drosero longifoliae-Caricetum limosae Rivas-Martínez in Loidi et al. 1997 corr. Rivas-Martínez et al. 2002

Als indrets on l'aigua es manté en superfície fins i tot en els períodes més eixuts de l'estiu hi creix *Carex limosa*. Aquesta espècie, molt rara als Pirineus (Bolòs & Vigo 2001; Penin et al. 2003) ateny, per la part atlàntica de la península Ibèrica, les muntanyes de Zamora (Aedo et al. 1993) i el Sistema Ibèric septentrional (Navarro 1986). A la Vall d'Aran *C. limosa* abunda als canals i clotets de la torbera limnogènica de la bassa Nera, sobretot allí on la capa d'esfagnes té mala vitalitat. Aquestes formacions es poden adscriure al *Drosero intermediae-Caricetum limosae*, que Loidi et al. (1997) van descriure del Sistema Ibèric; d'altra banda, aquesta associació és molt semblant al *Caricetum limosae* medioeuropeu, tret de l'empobriment i d'algunes espècies acompanyants pròpies del territori. En canvi, a la zona de rebliment de la bassa de Saboredó l'extens tapís de *Carex limosa* correspon, com hem dit, a una forma particular del *Caricetum rostratae* (*Magnocaricion*).

Sphagno fallacis-Caricetum lasiocarpae Steffen ex Passarge 1964, ***Eriophoro gracilis-Caricetum lasiocarpae*** Vollmar ex Passarge 1964

Carex lasiocarpa, de distribució lateboreoalpina, és un dels càrexs més rars als Pirineus, que apareix només en algunes localitats del vessant atlàntic de la serralada i a l'Alta Cerdanya i al

Capcir (Bolòs & Vigo 2001). Malgrat la seva raresa, fa part de diverses comunitats. A centreuropa i a les terres boreals té una ecologia relativament àmplia, si bé actua sempre com a espècie colonitzadora d'ambients inundats. La tolerància a la inundació li permet créixer tant en formacions arrelades als llims de basses i estanyols (*Magnocaricion*) com en torberes intermèdies o flotants (*Caricion lasiocarpae*). Aquestes torberes són catifes de colonització, i les coneixem únicament de la bassa Nera (on cobreixen una superfície relativament extensa) i d'era planhòla d'Aiguamòg (clapes petites); i també, ja fora de la Vall d'Aran, dels abundants aiguamolls entre el Carlit i el roc d'Aude (Capcir). En aigües oligotròfiques estan formades per diverses espècies d'esfagnes (*Sphagnum teres*, *S. denticulatum*, *S. subsecundum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*...), per algunes plantes típiques de l'aliança *Caricion lasiocarpae* (*Drosera anglica*, *D. intermedia*, *Potentilla palustris*, *Equisetum fluviatile*...) i per un cert nombre d'espècies transgressives dels *Caricetalia nigrae* (com *Viola palustris*). Als llocs on el nivell d'inundació és més alt i l'aigua més mineralitzada, la catifa s'empobreix en esfagnes, que cedeixen el seu lloc a molses brunes com *Scorpidium scorpiodes*, *S. cossonii* o *Campylium stellatum*. Hi trobem també un bon nombre d'espècies calcícoles que diferencien aquesta formació de l'anterior (*Swertia perennis*, *Carex davalliana*, etc.). Les diferències florístiques entre aquestes comunitats araneses i les medioeuropees són considerables, especialment per manca d'algunes espècies, però no considerem adequat diferenciar-les com a associacions diferents, ja que les pirinenques no tenen espècies pròpies. A partir de diversos inventaris presentats aquí i dels publicats per Pérez-Haase & Ninot (2008) referim al ***Sphagno fallacis-Caricetum lasiocarpae*** Steffen ex Passarge 1964 la torbera acidoclina (Taula 6.3), i a l'***Eriophoro gracilis-Caricetum lasiocarpae*** Vollmar ex Passarge 1964 (Taula 6.4) la torbera basiclina.

Sphagno-Caricetum rostratae Steffen 1931

Carex rostrata és molt comú als Pirineus, però les catifes torboses dominades per aquesta espècie són molt rares. La majoria de les vegades *Carex rostrata* creix aplevat als marges llimosos dels estanys en formacions monoespècífiques, que corresponen al *Magnocaricion*. Més rarament, es barreja amb algunes espècies molt hidròfiles (*Calliergonella cuspidata*, *Potentilla palustris*, *Carex curta*,...) iniciant els processos de rebliment de basses i petits estanyols (vegeu més envant, *Caricetum fuscae comaretosum*) o fa part de les molleres de *Carex nigra* més hidròfiles. La situació més excepcional és que vagi associat a un mantell d'esfagnes i constitueixi torberes similars a les de *Carex lasiocarpa*. De fet, el fons florístic és força semblant entre les torberes dominades per *Carex lasiocarpa* i les dominades per *C. rostrata*, tret que en aquestes darreres hi manquen espècies com *Carex limosa*, *C. diandra*, *Drosera anglica*, *D. intermedia*... o el mateix *Carex lasiocarpa*. La resta d'espècies, especialment els briòfits, només mostren variacions en l'abundància relativa. Hem considerat

Taula 6.3. *Sphagno fallacis-Caricetum lasiocarpae* (*Caricion lasiocarpae*, *Scheuchzerietalia palustris*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*).

Número d'inventari	1	2	3	4	5	6
Altitud (m snm)	1889	1889	1889	1889	1889	1889
Cobertura total (%)	-	100	100	90	-	100
pH	4,55	-	-	-	-	-
Conductivitat (µS/cm)	33	-	-	-	-	-
Àrea (m ²)	6	6	8	12	8	10
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-2	-	-	-	-	-
Característiques d'associació, aliança i ordre						
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	1	3	2	1	4	2
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	3	2	3	+	2	2
<i>Drosera anglica</i> Huds. + <i>D. intermedia</i> Hayne	1	+	+	2	+	2
<i>Equisetum fluviatile</i> L. em. Ehrh.	+	1	2	+	1	+
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	+	2	2	.	.	.
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	.	1	+	.	2
<i>Carex limosa</i> L.	.	+	+	+	.	2
<i>Carex diandra</i> Schrank	.	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeny	.	.	+	.	.	.
Característiques de classe						
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	+	4	4	.	.	.
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	1	.	.	3	1	3
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	1	2	.	1	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	1	2	.	+	.	.
<i>Sphagnum denticulatum</i> Brid.	.	.	.	3	.	.
<i>Viola palustris</i> L.	.	1	+	.	+	.
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	+	.	.	1	.	.
<i>Carex curta</i> Good.	+	+
<i>Epilobium palustre</i> L.	.	+
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	.	.	.	+	.	.
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	+	.
Transgressives d'Oxycocco-Sphagnetea						
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	5	1	1	3	1	3
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	.	+	.	2	3	3
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russow) C.E.O. Jensen	.	+	.	.	4	.
<i>Sphagnum subnitens</i> Russow & Warnst	.	.	1	.	1	2
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	.	1	1	.	1
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	.	+
Companyes més freqüents						
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	3	3	3	+	2	1
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	.	+	.	.	+	.

Companyes presents en només un inventari

Equisetum palustre L. (inv. 3), *Pedicularis pyrenaica* Gay (inv. 2), *Polytrichum commune* Hedw. subsp. *commune* (inv. 5: 2), *Selinum pyrenaicum* (L.) Gouan (inv. 5).

Procedència dels inventaris

- 1 (AI15): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329965 4722925). Data: 21/07/2009.
- 2 (V-AI0516): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329962 4722919). Data: 30/08/2005.
- 3 (V-AI0504): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329867 4722890). Data: 13/07/2005.
- 4 (V-AI0515): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329961 4722893). Data: 30/08/2005.
- 5 (V-AI0514): Bassa Nera, marge bosc torbós, Vall d'Aran (31 329961 4722893). Data: 30/08/2005.
- 6 (V-AI0503): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329946 4722873). Data: 13/07/2005.

Taula 6.4. *Eriophoro gracilis-Caricetum lasiocarpae* (*Caricion lasiocarpae*, *Scheuchzerietalia palustris*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*).

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6
Altitud (m s.n.m.)	1889	1890	1889	1891	1889	1829
Orientació	-	-	-	-	-	pla
Inclinació (°)	-	-	-	-	-	0
Cobertura total (%)	85	100	100	100	50	100
pH	-	6,09	-	5,79	-	5,9
Conductivitat (µS/cm)	-	114	-	117	-	61
Gruix de la capa de torba (cm)	-	22	-	20	-	0
Àrea (m ²)	6	6,25	6	6,25	6	6,25
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-	0	-	2	-	-2
Característiques d'associació, aliança i ordre						
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	4	5	5	5	3	5
<i>Equisetum fluviatile</i> L. em. Ehrh.	+	2	2	1	+	.
<i>Drosera anglica</i> Huds. + <i>D. intermedia</i> Hayne	2	.	2	.	.	.
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	.	.	.	2	.
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	.	.	+	1	.
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	.	.	+	.	+	.
Diferencials calcícoles						
<i>Carex panicea</i> L.	.	1	.	1	+	+
<i>Primula farinosa</i> L.	.	+	+	+	+	.
<i>Swertia perennis</i> L.	.	.	+	+	+	1
<i>Orchis majalis</i> Reichenb.	.	+	.	+	+	.
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	.	cf.2	.	.	2
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	.	2	.	.	+
<i>Carex davalliana</i> Sm.	+	1
<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>lepidocarpa</i> (Tausch) Nyman	+	.
<i>Sphagnum contortum</i> Schultz	+
Característiques de <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>						
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O. Jensen	1	1	.	3	2	1
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	+	+	4	.	+	1
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	1	.	2	1	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	.	+	.	.	+
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	.	.	1	.	+	.
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	.	.	1	.	.	.
<i>Viola palustris</i> L.	.	.	1	.	.	.
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	+	.
<i>Carex echinata</i> Murray	+
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	+	.
Transgressives d' <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>						
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	.	2	+	1	+
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	.
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	+	.
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	.	.	+	.	.	.
Transgressives dels <i>Utricularietea</i>						
<i>Utricularia minor</i> L.	.	+	.	+	2	.
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	4
Companya més freqüent						
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	.	1	2	1	.	1

Companyes presents en un o dos inventaris

Briza media L. (inv. 3), *Equisetum palustre* L. (inv. 3:1 i 5), *Orchis maculata* L. (inv. 3), *Pedicularis* sp. (inv. 5), *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (inv. 5), *Potentilla erecta* (L.) Rauschel (inv. 3 i 6), *Selaginella selaginoides* (L.) C. F. Mart. (inv. 3), *Succisa pratensis* Moench (inv. 6).

Procedència dels inventaris

- 1 (V-AI0522): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329852 4723017). Data: 30/08/2005.
- 2 (AI26): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329891 4722982). Data: 21/07/2009.
- 3 (V-AI0508): Bassa Nera, marge nord, Vall d'Aran (31 329923 4722980). Data: 14/07/2005.
- 4 (AI23): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329861 4722973). Data: 21/07/2009.
- 5 (V-AI0517): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329896 4722978). Data: 30/08/2005. Presenta petites bassetes de molses brunes i *Utricularia minor*.
- 6 (AI09): Planhòla d' Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330510 4723542). Data: 21/07/2009.

les mostres araneses prou semblants a les medioeuropees, i les referim al *Sphagno-Caricetum rostratae* (Taula 6.5). En tots els casos es tracta de molleres clarament minerotròfiques, sovint amb el nivell freàtic molt alt i poc variable al llarg de l'estiu. Com també passava a les torberes de *Carex lasiocarpa*, es poden reconèixer aquí unes formes basiclines i unes altres d'acidoclines. Dins del ventall de valors baixos en el grau de mineralització de les aigües d'aquesta associació (conductivitat elèctrica entre 46 i 124 $\mu\text{S}/\text{cm}$), les formes basiclines els presenten relativament alts (inv. 3–5). L'escassa representació del *Sphagno-Caricetum rostratae* no ens permet establir cap diferenciació sintaxonòmica de la comunitat aranesa dins d'aquesta associació.

3.2. Vegetació de les molleres acidòfiles (*Caricetalia fuscae* Koch 1926)

Les molleres alimentades per aigües oligotròfiques – de baixa mineralització – que es formen per entollament del sòl als marges de fonts, rierols i estanys són les més comunes als Pirineus, i s'inclouen en l'ordre *Caricetalia fuscae* i en l'aliança *Caricion fuscae*. Tenen una certa diversitat i riquesa florística, condicionades sobretot pel règim hidrològic al que estan sotmeses. A la Vall d'Aran hi són especialment ben representades als sistemes de vessant i de fons de vall, fent mosaics de diferents comunitats que es reparteixen l'espai segons el grau d'inundació i de mineralització de l'aigua. Això fa que aquests sistemes incloguin quasi sempre representació de comunitats acidòfiles i basòfiles, sovint barrejades a petita escala.

Caricetum fuscae Br.-Bl. 1915

Aquesta associació és molt comuna als Pirineus i presenta alhora força variabilitat. Bona part d'aquesta variabilitat ja va ser descrita per Casanovas (1996) però caldria seguir estudiant-la, especialment des d'un punt de vista funcional, per entendre-la i poder delimitar-la millor. Els

Taula 6.5. *Sphagno-Caricetum rostratae* (*Caricion lasiocarpae*, *Scheuchzerietalia palustris*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5
Altitud (m s.n.m.)	1889	1889	1882	1829	1800
Orientació	pla	pla	W	pla	pla
Inclinació (°)	-	-	2	0	0
Cobertura total (%)	85	-	100	100	100
pH	-	4,43	5,33	5,34	5,3
Conductivitat (µS/cm)	-	46	54	124	80
Gruix de la capa de torba (cm)	-	-	26	40	0
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-	-30	-20	-3	-
Àrea (m ²)	12	1	6,25	6,25	12
Característiques d'associació, aliança i ordre					
<i>Carex rostrata</i> Stokes	3	3	4	4	2
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeny	2	3	.	1	1
<i>Equisetum fluviatile</i> L. em. Ehrh.	1	1	.	+	.
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	.	+	.	.	.
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+
Diferencials calcícoles					
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	.	.	1	3
<i>Valeriana dioica</i> L.	.	.	+	.	2
<i>Sphagnum contortum</i> Schultz	3
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	.	1	.	1
<i>Carex davalliana</i> Sm.	.	.	1	.	+
<i>Swertia perennis</i> L.	+
<i>Carex panicea</i> L.	.	.	.	+	.
<i>Primula farinosa</i> L.	.	.	+	.	.
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix	.	.	+	.	.
Característiques de classe					
<i>Sphagnum denticulatum</i> Brid.	4	.	1	.	2
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	+	3	3	+	.
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	1	.	1	4	+
<i>Viola palustris</i> L.	2	1	+	+	1
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	.	.	4	1	.
<i>Parnassia palustris</i> L.	1	1	+	+	.
<i>Carex echinata</i> Murray	2	+	.	1	.
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	1	.	.	+	+
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	.	1	.	1	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	.	+	.	+	.
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	.	+	+	.	.
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	.	.	1	.	.
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	+
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	+
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	+
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	+
Transgressives d'Oxycocco-Sphagnetea					
<i>Sphagnum subnitens</i> Russow et Warnst.	.	3	2	2	.
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	.	4	1	+	.
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	.	+	+	.
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+
Companyes més freqüents					
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	1	3	+	+	1
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	1	.	1	+	2
<i>Succisa pratensis</i> Moench	.	.	2	+	2
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	+	.	+	+	.

Companyes presents en un o dos inventaris

Anthoxanthum odoratum L. (inv. 5:1), *Briza media* L. (inv. 3:1 i 5:1), *Calypogeia suecica* (Arnell et J.Perss.) Müll. Frib. (inv. 5), *Caltha palustris* L. (inv. 5), *Carex paniculata* L. (inv. 5), *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. (inv. 5), *Equisetum hyemale* L. (inv. 3:2), *Equisetum palustre* L. (inv. 4:1), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (inv. 5), *Galium uliginosum* L. (inv. 5:2), *Juncus effusus* L. (inv. 5), *Nardus stricta* L. (inv. 2:2 i 5), *Orchis maculata* L. (inv. 3:1 i 4:1), *Pholia annotina* Lindb. (inv. 1), *Ranunculus* sp. (inv. 5), *Sphagnum palustre* L. (inv. 5:2), *Trifolium medium* L. (inv. 5).

Procedència dels inventaris

- 1 (V-AI0521): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329852 4723017). Data: 30/08/2005.
- 2 (AI20): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329954 4722886). Data: 21/07/2009.
- 3 (AI06): Planhòla d'Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330564 4723873). Data: 20/07/2009.
- 4 (AI12): Planhòla d'Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330514 4723600). Data: 21/07/2009.
- 5 (AI05): Planhòla d'Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330552 4723875). Data: 20/07/2009.

nostres inventaris provenen de tres indrets força diferents, tant per alçada com per situació dins de la vall i tipus de substrat (sediments quaternaris dipositats sobre esquistes, calcosquistes i granits).

La majoria d'inventaris de *Caricetum fuscae* correspon a la subassociació **sphagnetosum** Casanovas 1992 (Taula 6.6, inv. 3–13). Sota aquest nom hi incloem, com va fer (Casanovas 1992), les molleres acidòfiles dominades per *Carex nigra*, amb *Viola palustris* i *Carex echinata* com a espècies fidels, i amb un recobriment important d'esfagnes. La profunditat del mantell freàtic, la freqüència de períodes d'inundació o d'assecamment, la circulació o estancació de l'aigua, la mineralització... fan que predominin unes o altres espècies. Així, es poden diferenciar des de comunitats hidròfiles amb *Sphagnum fallax* (Taula 6.6, inv. 9) fins a formacions en les que l'aigua circula i afavoreix l'aparició de *S. subsecundum*, o estadis on ja hi creixen espècies d'*Oxycocco-Sphagnetea* (*S. papillosum*, *S. capillifolium*, *S. rubellum*) poc dependents de l'aigua freàtica, iniciant el desenvolupament de bonys torbosos (Taula 6.6, inv. 10–13).

Són un cas especial les molleres que es fan a la bassa dera Piusa, que corresponen a formes particulars del *Caricetum fuscae*, generalment dominades per *Carex nigra*. La mollera que ocupa la part més inundada, en contacte amb una població de càrex del *Magnocaricion*, està diferenciada per l'abundància de *Calliergonella cuspidata* i per l'absència d'esfagnes, mentre que cap a la part més perifèrica de la bassa s'hi fa una torbera dominada per *Sphagnum palustre*. Donem un inventari d'aquesta comunitat que es podria incloure en la subassociació **molinetosum caeruleae** Casanovas 1996 (Taula 6.6, inv. 1). Formacions semblants, dominades per *Molinia caerulea* i *Sphagnum palustre*, han estat descrites d'Àustria (Steiner 1993). No hem vist aquesta mena de molleres en cap altre dels indrets estudiats, però podrien aparèixer en sistemes de més baixa altitud. Aquesta situació i la freqüentació del bestiar hi afavoreixen la presència d'espècies dels *Molinietalia* per davant dels tàxons propis de la classe *Scheuchzerio-*

Caricetea. Un trànsit semblant es dona en torberes del Jura, on s'han inclòs a l'aliança *Molinion* (Gallandat 1982).

Taula 6.6. *Caricetum fuscae molinietosum* (inv. 1), *caricetosum curtae* (inv. 2) i *sphagnetosum* (inv. 3–13) i (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Altitud (m s.n.m.)	1634	2199	1968	2212	1963	1857	1971	1969	1933	2189	1946	1966	1972
Orientació	pla	pla	pla	SW	pla	-	pla	pla	pla	pla	pla	pla	W
Inclinació (º)	0	0	0	2,5	0	-	0	0	0	0	0	0	17,5
Cobertura total (%)	100	100	90	95	100	100	90	100	100	100	97	100	95
pH	5,8	4,74	5,6	5,24	5,4	4,95	6,07	6	4,58	4,68	5,9	6,22	6,5
Conductivitat (µS/cm)	118	85	140	59	26	57	167	223	37	55	69	106	168
Gruix de la capa de torba (cm)	47	45	5	26	10	16	13	20	40	11	14	19	20
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-17	-6	<-50	-5	-25	-20	-4	-1	-7	-30	-	-10	-10
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25

Característiques d'associació, aliança i ordre

<i>Viola palustris</i> L.	.	4	2	.	2	1	+	+	.	1	3	3	+
<i>Carex echinata</i> Murray	1	1	.	5	1	3	2	.	.	1	.	1	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	.	1	4	1	+	+	+	+	.	+	+	.	.
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	.	.	3	1	.	1	+	+
<i>Juncus filiformis</i> L.	.	.	2	.	+	.	.	.	1	+	.	.	.
<i>Carex curta</i> Good.	.	2	+	+	.	+	.	.	.

Esfagnes tolerants a la inundació

<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	.	1	1	1	+	4	3	5	.	1	3	.	.
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	.	5	.	.	2	2	1	.	.
<i>Sphagnum palustre</i> L.	4
<i>Sphagnum denticulatum</i> Brid.	.	.	.	1	+	.	.

Esfagnes mesohigròfils

<i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.) H.Klinggr.	4
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy et Molk.	+	.	+
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Braithw.) Warnst.	.	.	.	1
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	4	.	+	+	.
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	1	.	.	.	+
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	3	.	2

Característiques d'*Oxycocco-Sphagnetea*

<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	1	.	.	.	1	5	5
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	1	.	.	4	.	.
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	4	.	.	.
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	.	1	1	.	1	.	+
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	+	.	1

Taula 6.6. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Característiques de <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>													
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	1	3	4	2	4	2	4	1	3	2	4	4	2
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeny	.	+	+	.	.	.	3	.	.	.	2	+	1
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	.	+	3	+	.	1	.	3	.	1	+	.	.
<i>Carex panicea</i> L.	.	.	.	3
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	.	1	1	+	+	.	+	.	+	1	1	+
<i>Carex demissa</i> s.l.	.	.	.	1	+	.	.	.
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	+	+	.	.	.	1	.	+	.
<i>Campyllum stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O. Jensen	.	.	.	+
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	1
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix.	.	.	.	+	.	+	.	+
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	.	.	.	+	.	+
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	+	+
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1
<i>Carex rostrata</i> Stokes	.	1
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.	1
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	.	.	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	.	+
<i>Scapania irrigua</i> (Ness) Ness	+	.	.	.
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	+
Companyes més freqüents													
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	3	.	1	1	1	1	+	1	1	+	1	1	1
<i>Nardus stricta</i> L.	.	.	+	+	1	1	1	.	1	1	.	1	1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	.	.	+	.	+	.	+	+	3	1	.	+	+
<i>Festuca</i> gr. <i>rubra</i>	+	.	+	+	+	+	.	1	.	1	1	+	.
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	.	+	1	+	+	+	+	.	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	2	.	.	+	+	.	.	.
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	1	.	.	+	.	.	.	1

Companyes presents en un o dos inventaris

Agrostis capillaris L. (inv. 1), *Carex umbrosa* Host. subsp. *huetiana* (Boiss.) Soó (inv. 3 i 5), *Carex vesicaria* L. (inv. 1:1), *Cerastium fontanum* Baumg. (inv. 1), *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr (inv. 1:1), *Cynosurus cristatus* L. (inv. 1), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (inv. 13), *Equisetum palustre* L. (inv. 6), *Euphrasia stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm. (inv. 6), *Galium palustre* L. (inv. 1), *Homogyne alpina* (L.) Cass. (inv. 6:1), *Juncus effusus* L. (inv. 1), *Lotus corniculatus* L. (inv. 10), *Molinia caerulea* (L.) Moench subsp. *caerulea* (inv. 1), *Orchis maculata* L. (inv. 1:1 i 10), *Pedicularis pyrenaica* Gay (inv. 3 i 10), *Poa annua* L. subsp. *supina* (Schrad.) Link (inv. 8 i 10), *Poa pratensis* L. (inv. 1), *Polygala alpestris* Rchb. (inv. 13), *Polytrichum juniperinum* Hedw. (inv. 5 i 9:1), *Prunella vulgaris* L. (inv. 1), *Rumex acetosa* L. (inv. 1), *Salix lapponum* L. (6:1), *Selaginella selaginoides* (L.) C. F. Mart. (inv. 6), *Stellaria graminea* L. (inv. 1), *Succisa pratensis* Moench (inv. 1:3 i 6:1), *Trifolium pratense* L. (inv. 1), *Trifolium repens* L. (inv. 1), *Veronica officinalis* L. (inv. 1).

Procedència dels inventaris

- 1 (BO03): Bassa dera Piusa, sobre la bassa d'Oles, Vall d'Aran (31 317542 4731784). Data: 22/07/2007.
- 2 (SB01): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 332742 4721471). Data: 25/07/2008.
- 3 (TO05): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328480 4738277). Data: 26/07/2008.
- 4 (SB12): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 333413 4721423). Data: 25/07/2008.
- 5 (TO14): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328188 4738632). Data: 26/07/2008.
- 6 (BE14): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332768 4731370). Data: 22/07/2009.
- 7 TO06): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328492 4738351). Data: 26/07/2008.
- 8 (TO11): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328586 4738424). Data: 26/07/2008.
- 9 (TO22): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328652 4738081). Data: 26/07/2008.
- 10 (SB08): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 332733 4721433). Data: 25/07/2008.
- 11 (TO02): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328491 4738256). Data: 26/07/2008.
- 12 (TO07): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328490 4738342). Data: 26/07/2008.
- 13 (TO10): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328604 4738424). Data: 26/07/2008.

Taula 6.7. *Caricetum fuscae comaretosum palustris* (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5
Altitud (m s.n.m.)	1875	1875	1875	1875	1874
Cobertura total (%)	100	-	-	100	100
pH	6,42	5,52	5,9	6,02	6,47
Conductivitat (µS)	259	166	154	192	319
Gruix de la capa de torba (cm)	18	-	-	7	28
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-2	-9	-3	-17	0
Àrea (m ²)	6,25	1	1	6,25	6,25
Característiques d'associació i unitats superiors					
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	4	5	3	5	1
<i>Carex echinata</i> Murray	.	1	+	.	.
<i>Viola palustris</i> L.	+
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	.	.	+	.
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	4
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	1	.	.	1	.
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	.	.	.	1	.
<i>Parnassia palustris</i> L.	+
<i>Valeriana dioica</i> L.	+
Diferencials de la subassociació					
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	2	5	5	3	5
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	4	+	4	.	4
<i>Carex rostrata</i> Stokes	.	.	.	+	3
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	1	.	+	.	+
<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>lepidocarpa</i> (Tausch) Nyman	1	.	.	+	.
Companyes més freqüents					
<i>Juncus articulatus</i> L.	+	1	+	+	.
<i>Trifolium repens</i> L.	+	1	.	1	.
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra	.	+	+	.	1

Companyes presents en un o dos inventaris

Agrostis capillaris L. (inv. 1 i 4), *Alchemilla* gr. *vulgaris* L. (inv. 1), *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. (inv. 4:1), *Caltha palustris* L. (inv. 1), *Cerastium fontanum* Baumg. (inv. 1), *Equisetum palustre* L. (inv. 2:1), *Festuca* gr. *rubra* (inv. 1), *Galium uliginosum* L. (inv. 4:1), *Nardus stricta* L. (inv. 4:1), *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (inv. 2), *Phleum alpinum* L. (inv. 2 i 4), *Plantago media* L. (inv. 4), *Poa annua* L. subsp. *supina* (Schrad.) Link (inv. 2 i 4), *Prunella vulgaris* L. (inv. 1:1), *Ranunculus acris* L. (inv. 2 i 4).

Procedència dels inventaris

- 1 (BE05): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332307 4731149). Data: 22/07/2009.
 - 2 (BE01): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332191 4731092). Data: 22/07/2009.
 - 3 (BE04): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332281 4731128). Data: 22/07/2009.
 - 4 (BE03): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332227 4731124). Data: 22/07/2009.
 - 5 (BE06): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332345 4731174). Data: 22/07/2009.
-

Referim a la subassociació ***caricetosum curtae*** Casanovas 1996 les formes hidròfiles del *Caricetum fuscae*, on una certa circulació d'aigua permet el creixement de plantes d'ambients aigualosos, especialment *Carex curta* i *Sphagnum teres* o *S. warnstorffii* (Taula 6.6, inv. 2).

D'altra banda, en els sistemes de molleres d'estanys reblerts sovint hi ha indrets on s'acumula l'aigua originant petites basses d'escassa profunditat i que temporalment poden assecar-se. El nivell freàtic, però, es manté sempre alt, i propicia l'establiment d'una comunitat particular que ja va ser observada per Braun-Blanquet (1948) del coll de Puimorens. Hi destaquen *Carex nigra*, *Potentilla palustris* (= *Comarum palustris*) i *Calliergonella cuspidata*. Hi solen ser també freqüents espècies pròpies de sòls xops com *Carex rostrata*, *Epilobium palustre*, *Equisetum palustre* i plantes dels *Caricetalia fuscae*. Aquesta comunitat, que hem observat tant al pla de Beret com a les molleres del clòt der Os (Taula 6.7), l'atribuïm a la subassociació ***comaretosum palustris*** Gallandat 1982 del *Caricetum fuscae*, descrita del Jura. La presència d'algunes espècies basòfiles separen tant la comunitat pirinenca com la del Jura del *Potentillo palustris-Caricetum nigrae* (Rivas-Martínez et al. 2002), descrit de la serralada Cantàbrica (Fernández Prieto et al. 1987). L'aigua edàfica dels inventaris del pla de Beret presenta valors de mineralització moderats (conductivitat elèctrica = 154–319 $\mu\text{S}/\text{cm}$) i una certa concentració de calci [12,86–17,06 (40) mg/l].

***Straminergo straminei-Caricetum curtae* ass. nova hoc loco**

La presència de *Carex curta* a les molleres de *Caricetum fuscae* ha sigut documentada per diversos autors, i va portar (Casanovas 1996) a descriure la subassociació *caricetosum curtae*, comentada anteriorment. L'inventari tipus d'aquesta subassociació (Casanovas 1996: Taula 6.5, inv. 3) té encara moltes de les espècies pròpies del *Caricetum nigrae*, però els inventaris 4 i 5 de la mateixa taula són força diferents. Segons les nostres observacions hi ha poblacions de *Carex curta* (com les dels inventaris referits) que estan sotmeses a condicions particulars d'inundació. Constitueixen, damunt una bossa d'aigua, una catifa tremolosa que pot pujar i baixar amb les oscil·lacions de nivell, que alhora semblen afavorir les moltes hidròfiles com *Straminergon stramineum* o *Wanstorffia exannulata*. En canvi, el nombre de plantes vasculares hi és molt baix; del conjunt florístic de l'associació *Caricetum fuscae* només *Carex nigra* i *Carex echinata* s'hi mantenen, i *Carex curta* és abundant (o també *Juncus filiformis*). Hem reunit a la Taula 6.8 tres

inventaris aranesos amb dos de la Vall de Cardós (ja publicats a Casanovas 1996: Taula 6.5, inv. 4 i 5) i proposem considerar-los com a mostres d'una nova associació, de nom *Straminergo straminei-Caricetum curtae* (typus: inv. 1 de la Taula 6.8).

Taula 6.8. *Straminergo straminei-Caricetum curtae* (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5
Altitud (m s.n.m.)	1969	1953	2191	2350	2350
Cobertura total (%)	95	100	95	100	100
pH	4,8	5,97	5,09	-	-
Conductivitat (µS)	24	62	26	-	-
Gruix de la capa de torba (cm)	50	18	23	-	-
Profunditat del nivell freàtic (cm)	0	-9	-2	-	-
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	10	22
Característiques d'associació, aliança i ordre					
<i>Carex curta</i> Good.	4	2	1	5	1
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	4	+	5	5	4
<i>Carex echinata</i> Murray	+	+	.	.	.
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	.	+	.	.	.
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	+
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	2
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	.	+	+	.	.
<i>Juncus filiformis</i> L.	.	.	2	2	.
Característiques de classe					
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	1	4	3	1	3
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	1	.	.	.
Companyes					
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	.	5	.	.	.
<i>Epilobium anagallidifolium</i> Lam.	+
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	+
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	+
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	.	+	.	.	.
<i>Saxifraga stellaris</i> L.	+
Procedència dels inventaris					
1	(TO13): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328195 4738634). Data: 26/07/2008.				
2	(TO18): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328174 4738533). Data: 26/07/2008.				
3	(SB07): Pleta de Saboredo, Vall d'Aran (31 332753 4721509). Data: 25/07/2008.				
4 i 5	(r-P04439 i r-P04440): Estanys de Ventolau, Pallars Sobirà (CH52). Inventaris ja publicats a Casanovas (1996).				

***Calliergo gigantei-Narthecietum ossifragi* ass. nova hoc loco**

Es tracta d'un tipus de mollera de vessant, propera al fons de vall, que fa mosaic amb altres formacions herbàcies pròpies dels sòls entollats de l'estatge montà. La seva situació al costat del riu de Bordius, a l'extrem més atlàntic de la Vall d'Aran, entre 1.380 i 1.430 m, li confereix unes condicions ambientals i biogeogràfiques molt particulars, que es reflecteixen en una composició florística especial, ja que no es repeteix a la resta dels Pirineus catalans.

És una comunitat dominada per espècies higròfiles entre les que destaquen *Narthecium ossifragum*, *Carex rostrata*, *Scirpus sylvaticus*, *Eriophorum latifolium*...i una catifa d'esfagnes i d'altres molses de notable interès (*Calliergon giganteum*, *Sphagnum squarrosum*...). Mostra una certa variació local, sobretot pel que fa al predomini d'alguna de les espècies que hem destacat. És una comunitat molt rica en espècies, tenint en compte que és una mollera; cada inventari presenta entre 20 i 28 tàxons, i el conjunt arriba a una cinquantena de tàxons.

Les mostres d'aigua analitzades donen valors de pH àcids (5,39–5,89), conductivitats baixes (40–93 µS) i concentracions molt baixes de calci. D'altra banda, el sòl, amarat d'aigua que circula, no presenta formació de torba. Aquesta circulació d'aigua a nivell superficial o subsuperficial afavoreix el creixement de *Narthecium ossifragum*, *Caltha palustris*, *Saxifraga stellaris*... El tapís muscinal està format per esfagnes tolerants a aigües moderadament mineralitzades (*Sphagnum teres*, *S. squarrosum*...) i per molses pleurocàrpiques com *Calliergonella cuspidata* o *Calliergon giganteum*.

Per les característiques florístiques i ecològiques esmentades, aquestes molleres són ben diferents de la resta de comunitats descrites. Proposem descriure-les com una nova associació anomenada *Calliergo gigantei-Narthecietum ossifragi* (*typus*: inv. 3 de la Taula 6.9), pròpia d'aigües corrents, àcides i molt poc mineralitzades, dins de l'ordre *Caricetalia fuscae* i de l'aliança *Caricion nigrae*.

La seva distribució encara ens és força desconeguda, però probablement es troba en altres indrets de l'estatge montà dels Pirineus atlàntics, vers el límit inferior de distribució altitudinal dels *Caricetalia fuscae*.

Caldria vetllar per la conservació d'aquestes molleres, tant per la singularitat del conjunt com perquè acullen dues espècies de molses incloses a la llista vermella de Briòfits d'Espanya (Sérgio et al. 2006): *Calliergon giganteum* (EN) i *Sphagnum squarrosum* (VU), i una planta vascular, *Scirpus sylvaticus*, que és molt rara a Catalunya.

Taula 6.9. *Calliervo gigantei-Narthecietum ossifragi* (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5
Altitud (m s.n.m.)	1395	1415	1383	1398	1405
Orientació	N	N	N	NNW	N
Inclinació (º)	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
Cobertura total (%)	100	100	100	100	100
pH	5,43	5,39	5,61	5,55	5,89
Conductivitat (µS)	54	50	44	93	74
Gruix de la capa de torba (cm)	0	0	0	0	0
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-3	0	-12	-6	-5
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació, aliança i ordre					
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds.	2	2	3	4	3
<i>Carex echinata</i> Murray	1	+	1	1	1
<i>Viola palustris</i> L.	1	1	+	1	1
Diferencials d'associació					
<i>Calliargon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	3	3	3	.	.
<i>Carex rostrata</i> Stokes	.	4	2	1	.
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	.	.	3	+	4
Característiques de classe					
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	1	.	+	+	+
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	3	+	.	2	.
<i>Sphagnum palustre</i> L.	1	.	.	.	+
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	2	.	.	3	.
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	.	3	2	.	.
<i>Carex panicea</i> L.	+
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	.	.	+	.	.
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.	.	.	.	1	.
<i>Sphagnum denticulatum</i> Brid.	+
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	.	.	+	.	.
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	.	1	.	.	.
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	.	.	.	+	.
Companyes més freqüents					
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	2	1	+	3	3
<i>Festuca</i> gr. <i>rubra</i>	4	3	1	1	+
<i>Caltha palustris</i> L.	3	1	1	+	+
<i>Galium uliginosum</i> L.	1	1	+	+	1
<i>Pellia</i> sp.	1	1	1	1	+
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	1	3	1	+	.
<i>Orchis maculata</i> L.	+	+	.	+	+
<i>Succisa pratensis</i> Moench	+	1	+	+	.
<i>Scapania</i> cf. <i>irrigua</i> .	2	1	.	+	+
<i>Calliargonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1	.	.	+	3
<i>Juncus effusus</i> L.	+	.	+	.	+

Companyes presents en 1 o 2 inventaris

Agrostis capillaris L. (inv. 5), *Aneura pinguis* (L.) Dumort. (inv. 5), *Anthoxanthum odoratum* L. (inv. 1 i 3), *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (inv. 1 i 4), *Carex pallescens* L. (inv. 4), *Cirsium palustre* (L.) Scop. (inv. 2 i 5), *Crepis paludosa* (L.) Moench (inv. 3 i 5), *Cynosurus cristatus* L. (inv. 1), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (inv. 3 i 5), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (inv. 5), *Juncus articulatus* L. (inv. 3 i 5), *Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler (inv. 3), *Lychnis flos-cuculi* L. (inv. 4), *Myosotis sylvatica* Hoffm. (inv. 1 i 3), *Nardus stricta* L. (inv. 4 i 5), *Polytrichum commune* Hedw. (inv. 1), *Saxifraga stellaris* L. (inv. 1), *Selinum pyrenaicum* (L.) Gouan (inv. 4), *Vaccinium myrtillus* L. (inv. 4).

Procedència dels inventaris

- 1 (TR02): Riu de Bordius, vall de Toran, Vall d'Aran (31 316374 4741714). Data: 27/07/2008.
- 2 (TR04): Riu de Bordius, vall de Toran, Vall d'Aran (31 316335 4741669). Data: 27/07/2008
- 3 (TR05): Riu de Bordius, vall de Toran, Vall d'Aran (31 316353 4741771). Data: 27/07/2008.
- 4 (TR01): Riu de Bordius, vall de Toran, Vall d'Aran (31 316341 4741676). Data: 27/07/2008.
- 5 (TR03): Riu de Bordius, vall de Toran, Vall d'Aran (31 316322 4741646). Data: 27/07/2008.

***Narthecio ossifragi-Trichophoretum* Br.-Bl. 1948**

[*Trichophoro cespitosi-Narthecietum ossifragi* Br.-Bl. 1948, nom. invers. propos. hoc loco]

Als Pirineus, les formacions dominades per *Narthecium ossifragum* que ressegueixen els rierols de les torberes van ser descrites del Capcir (Pirineus orientals) amb el nom de *Narthecio-Trichophoretum* (Braun-Blanquet 1948). El fet de que a la taula original s'hi recollís una certa diversitat d'inventaris ha dut diversos autors (Carrillo & Ninot 1992; Casanovas 1992; Carreras et al. 1993; Ninot et al. 2000) a utilitzar aquest nom per designar diferents menes de molleres que comparteixen el fet d'estar dominades per *Scirpus cespitosus*. Atenent a la descripció original del l'autor i d'acord amb el lectotipus designat per Ninot et al. (2000): inv. 1 de la taula 17 de Braun-Blanquet (1948) considerem que aquest nom s'ha de restringir a les formacions dominades per *Narthecium ossifragum* en les que *Scirpus cespitosus* té poca importància. Generalment formen part de sistemes de molleres de fons de vall on ocupen sempre poca extensió, ja que van lligades als rierols d'escolament que drenen la mollera. L'aigua és feblement mineralitzada i de pH lleugerament àcid (5,78). Aquesta comunitat només es fa als sectors pirinencs de clara influència atlàntica. Presentem a la Taula 6.10 dos inventaris aixecats a la vall de Molières.

***Pediculari mixtae-Scirpetum cespitosi* Vanden Bergen et Peeters 1982**

On les molleres de *Scirpus cespitosus* fan part de sistemes minerotròfics, per bé que més o menys marcadament oligotròfics, la seva composició específica (que inclou espècies com *Carex echinata*, *Viola palustris* o *Straminergon stramineum*) ens du a situar-les dintre del *Caricion fuscae*. D'altra banda, seguint el criteri de Vanden Berghen & Peeters (1982), considerem que són diferents del *Narthecio-Trichophoretum*, tant per les espècies que les formen com per l'ambient que ocupen, i que s'han de separar d'aquest a nivell d'associació. El *Pediculari-Scirpetum* sol créixer en sòls torbosos, en indrets plans, o més o menys pendents i amb circulació

d'aigua. Als inventaris recollits a la Taula 6.11 es pot observar una certa diversitat pel que fa a l'estrat muscinal, on algunes espècies poden arribar a dominar (inv. 6–9). Referim també a aquesta associació les formacions clarament dominades per *Scirpus cespitosus* que porten *Narthecium ossifragum* (Braun-Blanquet 1948; Vanden Berghen & Peeters 1982; Carrillo & Ninot 1992).

Taula 6.10. *Narthecio ossifragi-Trichophoretum* (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2
Altitud (m s.n.m.)	1720	1640
Orientació	S	SE
Inclinació (°)	3	5
Cobertura total (%)	100	100
pH	5,78	-
Conductivitat (µS)	84	-
Àrea (m ²)	6,0	5,0
Característiques d'associació, aliança i ordre		
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds.	5	4
<i>Carex echinata</i> Murray	+	.
Característiques de classe		
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	1	3
<i>Carex panicea</i> L.	+	+
<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>lepidocarpa</i> (Tausch) Nyman	1	.
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	+	.
<i>Pinguicula</i> cf. <i>grandiflora</i> Lam.	.	1
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	+
Companyes		
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	+	+
<i>Cirsium rivulare</i> (Jacq.) All.	+	.
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	.	1
<i>Succisa pratensis</i> Moench	.	1
<i>Erica tetralix</i> L.	.	1
<i>Orchis maculata</i> L.	.	+
Procedència dels inventaris		
1	(24072007a): Pleta de Molières, sobre el salt d'aigua, Vall d'Aran (31 315102 4722270). Data: 24/07/2007.	
2	(02082007h): Vall de Molières, Vall d'Aran (31 315671 4722431). Data: 02/08/2007.	

Taula 6.11. *Pediculari mixtae-Scirpetum cespitosi* (*Caricion fuscae*, *Caricetalia fuscae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altitud (m s.n.m.)	2238	2231	2234	2199	2185	1956	1972	2187	1971
Orientació	pla	pla	pla	pla	NW	pla	pla	pla	SW
Inclinació (º)	0	0	0	0	2,5	0	0	0	2,5
Cobertura total (%)	-	-	-	95	95	100	95	100	100
pH	7,26	7,07	6,67	5,39	5,4	5,92	5,76	5,46	5,62
Conductivitat (µS)	263	101	78	91	33	101	48	38	66
Gruix de la capa de torba (cm)	10	50	60	66	25	8	-	10	> 50
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-5	-2	-6	-2	-16	-20	1	-3	-20
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació, aliança i ordre									
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	+	1	1	+	2	+	1	1	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	+	+	+	3	+	.	+	1	.
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	.	.	2	1	1	+	+	5	5
<i>Carex echinata</i> Murray	.	.	+	+	+	.	1	3	.
<i>Viola palustris</i> L.	.	.	.	+	+	+	+	.	+
Característiques de classe									
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	4	5	4	5	5	5	5	2	5
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	2	1	1	1	+	1	2	+	3
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	+	.	+	.	.	.	1
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	+	+	+	.	.	.	1	.
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	cf. +	.	.	.	+	+	cf. +	.	cf. +
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	1	.	.	+	.	1	.	+	.
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	1	.	.	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn., B. Mey. & Scherb.	+	.	.	+	+	.	+	.	.
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Braithw.) Warnst.	1	+	+
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	1	+	.	.	.
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	.	+	1
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O. Jensen	1	+	.	.
<i>Carex demissa</i> s.l.	+	.	+	.	.
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	+	.	.	.	+
<i>Swertia perennis</i> L.	+
<i>Drosera anglica</i> Huds. + <i>D. intermedia</i> Hayne	.	.	.	+
<i>Carex panicea</i> L.	+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Vill.	+
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	+
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	5	.	.
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	1
Característiques d'Oxycocco-Sphagnetea									
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	+	.	.	+
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	.	.	1
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	.	.	+
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	.	.	.

Taula 6.11. Continuació

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Companyes més freqüents									
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	1	1	3	.	+	3	.	.	1
<i>Scapania cf. irrigua</i> (Ness) Ness	+	+	1	+	.	4	.	.	+
<i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay	1	+	1	.	+
<i>Nardus stricta</i> L.	.	.	+	.	+	+	.	.	1
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	+	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Orchis maculata</i> L.	+	+	.	.	+
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	+	+	.	.	+
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.F. Mart.	+	+	.	.	+

Companyes presents en 1 o 2 inventaris

Festuca gr. rubra (inv. 6), *Pinus mugo* Turra subsp. *uncinata* (Ramond ex DC.) Domin (inv. 6), *Poa alpina* L. (inv. 1), *Primula integrifolia* L. (inv. 6), *Sagina saginoides* (L.) Karsten (inv. 1), *Salix phyllcifolia* L. subsp. *bicolor* (Willd.) O. Bolòs et Vigo (inv. 1), *Sphagnum sec. acutifolia* (inv. 7 i 9), *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. (inv. 7), *Veronica serpyllifolia* L. subsp. *humifusa* (Dickson) Syme (inv. 1).

Procedència dels inventaris

- 1 (CO07): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335847 4732088). Data: 23/07/2007.
- 2 (CO08): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335824 4732078). Data: 23/07/2007.
- 3 (CO09): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335807 4732079). Data: 23/07/2007.
- 4 (SB02): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 332743 4721472). Data: 25/07/2008.
- 5 (SB10): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 333302 4721485). Data: 25/07/2008.
- 6 (TO04): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328491 4738274). Data: 26/07/2008.
- 7 (TO16): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328179 4738655). Data: 26/07/2008.
- 8 (SB03): Pleta de Saboredó, Vall d'Aran (31 332715 4721507). Data: 25/07/2008.
- 9 (TO17): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328186 4738575). Data: 26/07/2008.

Primulo integrifoliae-Scirpetum cespitosi (Gruber ex Ninot, Carreras, Carrillo et Vigo 2000) stat. nov. hoc loco

Scirpus cespitosus és també la planta dominant a bona part de les molleres que es fan a l'estatge alpi i a la part alta de l'estatge subalpi. Són formacions que van lligades a l'aigua de fosa de les congestes i a les petites fonts que neixen als fons dels circs. Aquesta alimentació minva cap a finals d'estiu, ocasionant un cert assecament del sòl. Són poques les espècies dels *Caricetalia* que hi creixen (*Leontodon duboisii*, *Carex nigra*, *Pinguicula cf. vulgaris*...), però la comunitat està ben diferenciada per *Primula integrifolia* i per algunes plantes pròpies dels prats alpins (*Leontodon pyrenaicus*, *Plantago alpina*, *Veronica alpina*, *Bartsia alpina*...). Gruber (1978) va proposar el nom de *Primulo integrifoliae-Trichophoretum cespitosi* per aquestes molleres alpines, criteri seguit per Ballesteros et al. (1983) en l'adscripció d'inventaris de la Val de Molières. Altres autors (Carreras et al. 1993; Ninot et al. 2000) les van subordinar com a subassociació al *Narthecio-Trichophoretum* de Braun-Blanquet (1948). Com que la validació sintaxonòmica de la comunitat es deu a Ninot et al. (2000), la seva descripció es va fer a nivell de subassociació. Tot i això, tenint en compte les particularitats florístiques, ecològiques i

fitotopogràfiques d'aquesta comunitat alpina (l'inventari tipus és de la vall de Molières, a 2.400 m), considerem que cal diferenciar-la a nivell d'associació.

A la Vall d'Aran l'associació està ben representada a les capçaleres granítiques de Naut Aran, especialment al circ de Colomèrs (Gruber 1978), i també a la vall de Molières (Ballesteros et al. 1983; Carreras et al. 1993).

3.3. Vegetació de les molleres basòfiles (*Caricetalia davallianae* Br.-Bl. 1949)

Les molleres alimentades per aigües força mineralitzades són freqüents al territori aranès, tot i que poques vegades ocupen superfícies extenses. Solen anar lligades als sistemes de molleres de vessant, propers als afloraments fontinals o a les surgències difuses. Segons el grau de mineralització, el contingut de calci i el règim hidrològic hi hem diferenciat diverses comunitats.

Swertio perennis-Caricetum nigrae Vigo 1984

Hem inclòs en aquesta associació les molleres dominades per *Carex nigra* que presenten un cert nombre d'espècies calcícoles i alhora un conjunt de molses que indiquen circulació de l'aigua (*Palustriella commutata*, *Palustriella falcata*...). *Swertia perennis*, la planta que dona nom a la comunitat, sol créixer en aquesta mena d'ambients, però no n'és exclusiva, ni hi és sempre present. Dins de les comunitats calcícoles, diferencien l'associació algunes plantes acidòfiles i, en general, el nombre relativament reduït d'espècies que hi creixen. L'anàlisi de l'aigua del sòl mostra una conductivitat d'entre (101) 144 i 156 $\mu\text{S}/\text{cm}$ i un contingut en calci variable, des de 5,29 fins a 16,25 mg/l. No és una comunitat freqüent, tot i que pot ser localment abundant, especialment als sistemes de molleres de vessant. L'hem vist ben representada al complex de molleres de Somont, a la part alta del riu de Cabanes, al clòt der Os i al pla de Tor (Taula 6.12).

Caricetum davallianae Dutoit 1924

Corresponen a aquesta associació gran part de les molleres que es fan vora les fonts i rierols amb aigües carbonatades. Les espècies calcícoles hi són dominants, tot i que algunes espècies calcífugues o tolerants poden formar part també de la comunitat, fet que ajuda a augmentar la diversitat florística. Pel que fa a l'estrat muscinal que presenten, són força variables. Hi poden dominar *Palustriella falcata*, *Scorpidium cossonii*... o fins i tot algun esfagne tolerant al calci. Són molleres més aviat rares al territori, però n'hem vist bons exemples a la

vall de Varradòs, al pla de Beret i a Somont (Taula 6.13). Generalment fan mosaic amb altres tipus de molleres, afavorint que hi hagi comunitats de característiques intermèdies. Considerem que no hi ha prou diferències per separar la comunitat pirinenca de la descrita dels Alps (Dutoit 1924) i per tant tractem com a sinònim sintaxonòmic el nom de *Pinguicula vulgaris-Caricetum davallianae* que Rivas-Martínez et al. (2002) atribueixen a Turmel (1955). De fet, aquest darrer autor diu explícitament que l'associació de *Pinguicula vulgaris* i *Carex davalliana* correspon al *Caricetum davallianae* descrit per Braun-Blanquet (1948).

***Carici-Pinguiculetum grandiflorae* Br.-Bl. 1948**

Aquestes molleres, generalment dominades per *Carex frigida* i *Saxifraga aizoides*, són típiques de marges de rierols, de superfícies amb un escolament d'aigua subsuperficial manifest, indicat per la presència d'espècies fontinals com la mateixa *Saxifraga aizoides* o *S. aquatica*, *S. stellaris*, *Caltha palustis*... No solen cobrir extensions grans, i sovint es presenten formant mosaic amb altres molleres, especialment als sistemes de vessant o als que van lligats a surgències d'aigua. Del conjunt de tàxons propis de les molleres hi predominen els calcícoles de *Caricetalia davallianae* (*Primula farinosa*, *Tofieldia calyculata*...) fet que, unit a la presència constant de *Pinguicula grandiflora*, ajuda a diferenciar la comunitat. Presentem tres inventaris (Taula 6.14) aixecats en localitats força separades entre elles, que corroboren que aquesta comunitat es manté molt uniforme des de l'extrem oriental dels Pirineus fins al centre de la serralada Rivas-Martínez et al. (1991), malgrat trobar-s'hi molt esparsament i cobrint petites superfícies.

La situació d'aquesta associació dins de l'aliança *Caricion davallianae* (Braun-Blanquet 1948) ha sigut qüestionada per diversos autors (Vigo 1996), ja que el fet de créixer en indrets on hi ha circulació d'aigua i d'incloure *Carex frigida* l'apropa al *Caricion maritimae*. Benito (2003) considera que les coincidències florístiques amb aquesta aliança no són suficients, i es decanta com nosaltres a mantenir-la dins del *Caricion davallianae*. Això pot tenir implicacions en la conservació d'aquestes comunitats, ja que les comunitats de *Caricion maritimae* són considerades com a Hàbitat d'Interès Comunitari Prioritari, mentre que les de *Caricion davallianae* tenen estatus d'Hàbitat d'Interès Comunitari.

Taula 6.12. *Swertio-Caricetum nigrae* (*Caricion davallianae*, *Caricetalia davallianae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4
Altitud (m s.n.m.)	2153	2196	1968	2085
Orientació	pla	SSW	WSW	WSW
Inclinació (°)	0	2,5	2,5	2,5
Cobertura total (%)	-	100	100	100
pH	6,06	6,24	6,38	6,29
Conductivitat (µS)	156	101	148	144
Gruix de la capa de torba (cm)	25	10	15	17
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-5	-27	-7	-5
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació, aliança i ordre				
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	3	1	1	3
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	1	+
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	+	.	.	3
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	.	.	1	+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C. E.O. Jensen	+	.	.	3
<i>Carex davalliana</i> Sm.	.	+	.	1
<i>Primula farinosa</i> L.	+	.	.	+
<i>Swertia perennis</i> L.	.	.	.	+
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	.	.	+
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	.	.	.	+
Característiques de <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>				
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	5	5	5	4
<i>Carex echinata</i> Murray	+	+	+	+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix	+	+	2	+
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	1	1	1	+
<i>Carex demissa</i> s.l.	1	1	.	1
<i>Pinguicula</i> sp.	+	.	+	.
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	.	.	1	.
<i>Viola palustris</i> L.	.	.	+	.
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	.	1	.
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	.	.	+	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	.	.	+	.
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	.	.	+	.
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	.	.	.	1
Companyes més freqüents				
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	+	+	1	1
<i>Palustriella falcata</i> (Brid.) Hedenäs	.	2	.	+
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra	.	.	3	.

Companyes presents en 1 o 2 inventaris

Alchemilla gr. *vulgaris* L. (inv. 1), *Fissidens adianthoides* Hedw. (inv. 3 i 4), *Briza media* L. (inv. 4), *Calluna vulgaris* (L.) Hull (inv. 3), *Caltha palustris* L. (inv. 1), *Carex umbrosa* Host. subsp. *huetiana* (Boiss.) Soó (inv. 3), *Festuca* gr. *rubra* (inv. 1 i 3), *Nardus stricta* L. (inv. 1), *Carex paniculata* L. (inv. 4), *Orchis maculata* L. (inv. 3), *Phleum alpinum* L. (inv. 1), *Poa annua* L. subsp. *supina* (Schrad.) Link (inv. 1), *Prunella vulgaris* L. (inv. 1), *Selaginella selaginoides* (L.) C.F. Mart. (inv. 3 i 4), *Selinum pyrenaicum* (L.) Gouan (inv. 4), *Sphagnum subnitens* Russow et Warnst. (inv. 3), *Succisa pratensis* Moench (inv. 1), *Trifolium pratense* L. (inv. 1).

Procedència dels inventaris

- (CO12): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335485 4732032). Data: 23/07/2007.
- (SA05): Riu de Salient, sota el tuc de Somont, Vall d'Aran (31 324783 4734633). Data: 24/07/2008.
- (TO12): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328594 4738439). Data: 26/07/2008.
- (SA01): Riu de Salient, sota el tuc de Somont, Vall d'Aran (31 324730 4734187). Data: 24/07/2008.

Taula 6.13. *Caricetum davallianae* (*Caricion davallianae*, *Caricetalia davallianae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Altitud (m s.n.m.)	1953	1905	1874	1874	1709	1673	1693	1695	2121	2215	2229	1860	1855	1870	1998	1885	1800	1690
Orientació	SW	SE	-	-	N	NE	NE	NE	S SW	pla	pla	-	-	-	NNW	-	-	NW
Inclinació (°)	2,5	1	-	-	7,5	12,5	7,5	2,5	2,5	0	0	0-5	0-5	0-5	10	-	-	5
Cobertura total (%)	100	85	100	100	90	95	80	90	90	-	-	100	100	100	90	95	100	-
pH	6,27	-	6,26	6,2	6,73	6,82	7,08	6,48	6,73	5,78	6,13	-	-	-	-	-	-	-
Conductivitat (µS/cm)	120	-	409	252	233	157	243	163	188	133	106	-	-	-	-	-	-	-
Gruix de la capa de torba (cm)	5	-	34	5	0	0	0	0	3	6	26	-	-	-	-	-	-	-
Nivell freàtic (cm)	-13	-	-10	-17	-5	-25	-2	-15	0	-17	-28	-	-	-	-	-	-	-
Àrea (m ²)	6,25	6	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	1	6,25	6,25	3	5	3	20

Característiques d'associació, aliança i ordre

<i>Carex davalliana</i> Sm.	1	1	4	4	4	4	4	2	3	1	1	3	1	3	2	3	2	3
<i>Primula farinosa</i> L.	1	1	1	.	1	+	+	1	+	2	2	1	1	1	+	+	.	+
<i>Carex panicea</i> L.	+	.	+	+	+	1	+	1	1	2	2	.	2	.	.	2	3	1
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	.	.	+	1	+	+	.	+	+	.	.	.	+	1	+	1
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O. Jensen	+	1	+	+	.	1	.	1	.	2	1	2	1	.	.	2	1	.
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	4	+	3	.	1	3	1	1	.	.	.	4	.	.	.	+	2	.
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	+	.	.	1	+	+	1	2	.	.	1	+	1
<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>lepidocarpa</i> (Tausch) Nyman	.	.	1	.	3	1	+	1	.	.	.	2	.	2
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	.	.	1	1	.	.	+	.	2
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	.	2	.	.	1	2	.	3	+	.	.	2	2
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.F. Mart.	.	+	1	.	+	+	+	.	.	+	+	1	1	.	.	+	.	+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.
<i>Swertia perennis</i> L.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	.	.	+	+	1	.	.	1	1	2	.	1	.	.
<i>Valeriana dioica</i> L.	.	1	+	+	1	1
<i>Orchis majalis</i> Reichenb.	.	+	.	+	+	.	+	+
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	1	.	1	4	.	.	+	.	.

Taula 6.13. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Saxifraga aizoides</i> L.	+	1	.	.	1
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich.	+	.	.	+
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1	.	.	1	.
<i>Carex frigida</i> All.	+
Característiques de <i>Cratoneurion</i> (diferencials de <i>Caricion davallianae</i>)																		
<i>Palustriella falcata</i> (Brid.) Hedenäs	.	2	.	3	3	1	3	+	5
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra	.	+	1	.	1	3	.	.	.
Característiques d' <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>																		
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	.	.	1	+
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	+	.
<i>Sphagnum subnitens</i> Russow. & Warnst.	+	.	.
Característiques d' <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>																		
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	3	.	2	4	.	+	.	.	3	1	1	1	.	3	3	2	1	2
<i>Carex demissa</i> s.l.	1	3	1	.	3	+	1	.	.	.	3	2	2	3
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	+	.	.	.	+	1	1	3	2	.	.	+	2	.
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	.	+	.	.	+	1	1	1	+	.	.	.
<i>Pinguicula</i> sp.	.	+	+	.	+	+	+	2	1	1
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	+	+	+	+	+	1	.	.	.
<i>Carex echinata</i> Murray	+	1	.	+	+	1	.
<i>Carex rostrata</i> Stokes	.	.	+	1	.	+	+	.
<i>Carex umbrosa</i> Host. subsp. <i>huetiana</i> (Boiss.) Soó	+	+	1	1	.	.	.	+	.	.	.
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	+	+	+	+	.
<i>Epilobium palustre</i> L.	.	.	.	+	1
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	+	+
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	+	+	.	.	.
<i>Carex pulicaris</i> L.	.	+
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	2
<i>Juncus filiformis</i> L.	1

Taula 6.13. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs	3
Companyes més freqüents																		
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	+	+	1	+	+	1	1	1	+	3	3	.	2	.	+	.	.	.
<i>Succisa pratensis</i> Moench	.	+	2	1	+	2	1	1	+	.	.	2	2	.	.	+	.	+
<i>Briza media</i> L.	+	+	.	+	.	+	+	1	1	.	+	+	.	1
<i>Caltha palustris</i> L.	+	.	+	1	+	.	+	+	1	1	.	.	+
<i>Festuca gr. rubra</i>	.	.	1	+	.	.	.	+	.	1	3	.	1	1	1	.	.	.
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	1	.	+	.	.
<i>Prunella vulgaris</i> L.	.	.	2	1	.	+	2	2	+	+	.	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	+	.	1	1	1	+	+	+	+	1
<i>Trifolium pratense</i> L.	.	.	+	1	.	1	.	+	+	+	.	.	.
<i>Primula integrifolia</i> L.	+	.	.	1	1	.	+	.	.	+
<i>Carex flacca</i> Schreber	.	+	1	1	1
<i>Orchis maculata</i> L.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	3	1	.	.	2	.	.
<i>Nardus stricta</i> L.	3	3	.	2
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	1	1	+
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	1	.	.	+	.	.
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	+	.	+	+
<i>Juncus articulatus</i> L.	.	.	+	.	.	+	1	1	+	.	+
<i>Equisetum palustre</i> L.	+	+	1	.
<i>Euphrasia minima</i> Jacq. ex DC.	+	+	+
<i>Philonotis</i> sp.	1	.	+	+	.	.	.

Companyes en 1 o 2 inventaris

Aconitum napellus L. (inv. 15), *Agrostis capillaris* L. (inv. 4:1), *Alchemilla* gr. *vulgaris* (inv. 4 i 14:1), *Alchemilla* gr. *vulgaris* L. (inv. 9), *Alchemilla glabra* Neygenfind (inv. 15), *Aneura pinguis* (L.) Dumort. (inv. 3), *Anthoxanthum odoratum* L. (inv. 4), *Calluna vulgaris* (L.) Hull (inv. 13:3), *Carex macrostylon* Lap. (inv. 15), *Carex paniculata* L. (inv. 8:5), *Cerastium fontanum* Baumg. (inv. 6 i 8), *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr (inv. 4:1), *Euphrasia stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm. (inv. 3 i 13:1), *Fissidens adianthoides* Hedw. (inv. 6 i 9), (*Gentiana* sp. inv. 9) *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (inv. 6), *Hieracium pilosella* L. (inv. 4), *Juncus balticus* Willd. subsp. *pyrenaicus* (Timb.-Lagr. et Jeanb.) P. Fourn. (inv. 12:2 i 13:1), *Leontodon hispidus* L. (inv. 6), *Linum catharticum* L. (inv. 6), *Lotus corniculatus* L. (inv. 3 i 6), *Pedicularis pyrenaica* Gay (inv. 6 i 7), *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (inv. 1), *Phleum alpinum* L. (inv. 4), *Pinus mugo* Turra subsp. *uncinata* (Ramond ex DC.) Domin (inv. 17), *Plagiomnium elatum* (Bruch & Schimp.) T.J. Kop. (inv. 6), *Plantago maritima* L. subsp. *alpina* (L.) O. Bolòs et Vigo (inv. 10 i 11), *Plantago media* L. (inv. 3 i 13:1), *Poa annua* L. subsp. *supina* (Schrad.) Link (inv. 14:1), *Polygonum viviparum* L. (inv. 6), *Ranunculus acris* L. (inv. 3 i 4:1), *Sagina saginoides* (L.) Karsten (inv. 18), *Saxifraga stellaris* L. (inv. 15:1), *Soldanella alpina* L. (inv. 9 i 18), *Thalictrum alpinum* L. (inv. 12:1 i 13:1), *Trifolium badium* Schreb. (inv. 3:1 i 8), *Trifolium repens* L. (inv. 3 i 4:1), *Trollius europaeus* L. (inv. 6), *Tussilago farfara* L. (inv. 6), *Veronica serpyllifolia* L. subsp. *humifusa* (Dickson) Syme (inv. 4), *Viola biflora* L. (inv. 15).

Procedència dels inventaris

- 1 (TO21): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328160 4738533). Data: 26/07/2008.
- 2 (20090723a): Pla de Beret, camí de la cabana de Gessa, Vall d'Aran (31 332984 4733159). Data: 23/07/2009.
- 3 (BE08): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332362 4731196). Data: 22/07/2009.
- 4 (BE09): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332372 4731187). Data: 22/07/2009.
- 5 (VA02): Varradòs, Vall d'Aran (31 324434 4737645). Data: 27/07/2008.
- 6 (VA04): Varradòs, Vall d'Aran (31 324291 4737741). Data: 27/07/2008.
- 7 (VA06): Varradòs, Vall d'Aran (31 324181 4737829). Data: 27/08/2008.
- 8 (VA05): Varradòs, Vall d'Aran (31 324305 4737740). Data: 27/07/2008.
- 9 (SA02): Riu de Salient, sota el Tuc de Somont, Vall d'Aran (31 324792 4734362). Data: 24/07/2008.
- 10 (CO05): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335816 4732050). Data: d'observació 23/07/2007.
- 11 (CO06): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335835 4732070). Data: d'observació 23/07/2007.
- 12 (385): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332661 4731261). Data: 10/07/2004.
- 13 (386): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332703 4731343). Data: 02/07/2005.
- 14 (373): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332312 4731142). Data: 10/07/2005.
- 15 (20090724c): Hònts Vermelhes, sota la tuca, Vall d'Aran (31 321074 4726358). Data: 24/07/2009.
- 16 (V-AI0520): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329852 4723017). Data: 30/08/2005.
- 17 (V-AI0527): Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330483 4723692). Data: 31/08/2005.
- 18 (V-AI0439): Mair de Diu des Nhèus, Montcorbison, Vall d'Aran (CH1531). Data: 07/08/2000.

Taula 6.14. *Carici-Pinguiculetum grandiflorae* (*Caricion davallianae*, *Caricetalia davallianae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3
Altitud (m s.n.m.)	1746	1690	2065
Orientació	SE	N	NW
Inclinació (°)	25	40	45
Cobertura total (%)	-	-	90
Àrea (m ²)	2	6	2
Característiques d'associació, aliança i ordre			
<i>Saxifraga aizoides</i> L.	2	3	3
<i>Carex frigida</i> All.	2	3	2
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	1	.
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	.	.	1
<i>Primula farinosa</i> L.	+	.	.
Briòfits d'aigües corrents			
<i>Palustriella</i> cf. <i>commutata</i>	3	.	.
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	1	+	+
<i>Bryum</i> cf. <i>schleicheri</i> Lam. et DC.	1	.	.
<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs	.	+	.
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	.	+	.
Característiques de classe			
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	+	1	1
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	.	1	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	.	+	+
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	1	.	.
<i>Leontodon duboisii</i> Senn.	1	.	.
<i>Carex demissa</i> s.l.	.	.	+
Companyes més freqüents			
<i>Veronica ponae</i> Gouan	+	2	2
<i>Festuca rubra</i> L. subsp. <i>rivularis</i> (Boiss.) O. Bolòs, Masalles et Vigo	2	.	2
<i>Caltha palustris</i> L.	1	+	+
<i>Primula integrifolia</i> L.	.	1	1
<i>Saxifraga aquatica</i> Lap.	+	.	1
<i>Rhinanthus mediterraneus</i> (Sterneck) Senn.	+	+	.
<i>Saxifraga stellaris</i> L.	.	+	+
Companyes presents en un inventari:			
<i>Adenostyles alliariae</i> (Gouan) A. Kerner (inv. 3), <i>Agrostis capillaris</i> L. (inv. 1), <i>Alchemilla</i> sp. (inv. 2), <i>Armeria maritima</i> Willd. subsp. <i>alpina</i> (Willd.) P. Silva (inv. 3), <i>Briza media</i> L. (inv. 2), <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull (inv. 3), <i>Cardamine pyrenaica</i> (L.) O. Kuntze (inv. 2), <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench (inv. 2), <i>Leontodon hispidus</i> L. (inv. 3), <i>Linum catharticum</i> L. (inv. 1), <i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort. (inv. 2), <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i> (inv. 1), <i>Orchis</i> gr. <i>maculata</i> L. (inv. 3), <i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay (inv. 3), <i>Plagiochila porelloides</i> (Ness) Lindenb. (inv. 2), <i>Polygonum viviparum</i> L. (inv. 3), <i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel (inv. 3), <i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop. (inv. 2), <i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C. F. Mart. (inv. 3), <i>Soldanella alpina</i> L. (inv. 3), <i>Succisa pratensis</i> Moench (inv. 1), <i>Veronica alpina</i> L. (inv. 3), <i>Viola biflora</i> L. (inv. 3).			

Procedència dels inventaris

- 1 (10092007b): Vall de Molières, Vall d'Aran (31 314782 4722129). Data: 10/09/2007. Rierolet irregular entre blocs granítics.
 - 2 (V-AI0440): Mair de Diu des Nhèus, Montcorbison, Vall d'Aran (31 315405 4731282). Data: 07/08/2000. Marges d'un rierol al costat d'una mollera.
 - 3 (V-AI0487): Vall de Ruda, Vall d'Aran (31 333152 4722058). Data: 15/08/2004.
-

Tofieldio calyculatae-Scirpetum cespitosi Ballesteros, Baulies, Canalís et Sebastià ex Rivas-Martínez et Costa 1998

En moltes ocasions, entre les catifes de *Scirpus cespitosus* hi ha força plantes de l'ordre *Tofieldietalia*. Hi són quasi constants *Tofieldia calyculata*, *Primula farinosa*, *Parnassia palustris*... Es tracta de formacions reòfiles (lligades a aigües en moviment lent) que no generen torba i que poden tenir episodis d'assecamment quan disminueix el flux d'aigua. Ocupen extensions grans a les molleres de fons de vall. A la Vall d'Aran n'hi ha bones mostres al pla de Beret i a les valls d'Aiguamòg, de Ruda, de Molières...

Ballesteros et al. (1983) van identificar aquestes formacions calcitolerants a la vall de Molières, i les van separar amb el nom de *Tofieldio-Scirpetum*. Posteriorment, alguns autors (Carrillo & Ninot 1992; Casanovas 1992; Ninot et al. 2000), seguint un criteri sintètic, van classificar-les com a subassociació *tofieldietosum* del *Nartheccio-Trichophoretum* de Braun-Blanquet (1948), prenent aquesta associació en un sentit molt ampli tant pel que fa a l'ecologia com a les espècies que la defineixen. Però, tal com hem indicat més amunt, creiem més adequat restringir el *Nartheccio-Trichophoretum* a les formacions dominades per *Narthecium ossifragum*, i mantenir les gespes basòfiles de *Scirpus cespitosus* separades com una associació independent. Precisament, la validació d'aquest sintàxon (per Rivas-Martínez & Costa 1998) es va fer mantenint el nivell d'associació donat originalment per Ballesteros et al. (1983), amb un inventari tipus d'aquesta darrera publicació pres a la vall de Molières, a 1.620 m.

Hem observat una certa diversitat en aquestes formacions basòfiles de *Scirpus cespitosus*. Així, hi ha inventaris (com els que procedeixen de la vall de Molières) amb una notable presència de plantes pròpies dels herbassars higròfils i amb poca significació dels briòfits, mentre que d'altres presenten un estrat muscinal divers, en el que poden prendre un paper rellevant els esfagnes calcio-tolerants *Sphagnum wanstorffii*, *S. contortum* i *S. platyphyllum* (Taula 6.15).

De la vall de Molières i de la veïna vall de Benasc va ser descrit el *Tofieldio calyculatae-Caricetum pulicaris* Rivas-Martínez, Costa et P. Soriano (Rivas-Martínez et al. 2002), una comunitat dominada per *Carex pulicaris* que segons el nostre parer correspondria a formes higròfiles del *Tofieldio-Scirpetum*. De fet, als inventaris de la descripció original d'aquesta darrera associació hi sovinteja *Carex pulicaris*, tot i que mai arriba a ser-hi dominant

Ballesteros et al. (1983). Benito (2006) considera el *Tofieldio-Caricetum pulicaris* com una forma empobrida del *Caricetum davallianae* (= *Pinguiculo-Caricetum*) i proposa tractar-la com una subassociació particular. La manca de dades més completes (els briòfits no estan inclosos als inventaris, i no hi ha pràcticament dades ecològiques) fa que no tinguem en compte la proposta d'aquesta comunitat com a associació.

4. Bonys⁵ torbosos ombrogènics (*Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tüxen 1943 ex Westhoff, Dijk et Passchier 1946)

La presència als Pirineus de torberes ombrogèniques ha sigut àmpliament discutida (Braun-Blanquet 1948; Ballesteros et al. 1983; Rivas-Martínez et al. 1991; Casanovas 1992; Ninot et al. 2000), en part per la feble presència d'espècies pròpies d'aquestes comunitats, i també per les característiques climàtiques del territori i per l'escassa acumulació de torba que s'hi sol donar. Tot i que als Pirineus no hi ha grans torberes com les de les terres mediterrànies i boreals, que creixen sota un clima fred (o fresc) i plujós, en algunes valls secundàries de clima atlàntic humit se'n formen de petites que s'aixequen sobre el terra en forma de bonys. Malgrat que no tenen l'estructura ni la mida de les mediterrànies, sí que presenten algunes espècies característiques en comú i desenvolupen un horitzó de torba més o menys profund. En la nostra opinió, la confirmació definitiva que als Pirineus aquests sistemes creixen en condicions de completa ombrotrofia encara està per resoldre. Sigui com sigui, tant la composició florística d'aquests bonys, com les seves condicions d'acidesa i d'extrema oligotrofia permeten incloure'ls còmodament en la classe *Oxycocco-Sphagnetea*. Dintre seu, a la Vall d'Aran hi hem reconegut comunitats dels ordres *Sphagnetalia magellanici* i *Erico tetralicis-Sphagnetalia papilloso*, representats per una i dues associacions respectivament.

⁵ Bony i coixinet d'esfagnes són termes sinònims en aquest llibre, tot i que en general hem donat preferència al segon terme.

Taula 6.15. *Tofieldio calyculatae-Scirpetum cespitosi* (*Caricion davallianae*, *Caricetalia davallianae*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Altitud (m s.n.m.)	1810	1866	1776	2210	1611	1855	1730	1895	1891	1893	1748	1780	1828	1890	2206	1720	1620
Orientació	pla	-	pla	pla	pla	-	NNE	WSW	-	-	NNE	NE	pla	-	ENE	pla	pla
Inclinació (°)	0	-	0	0	0	0-5	2,5	3	-	-	7,5	3	0	-	2,5	0	0
Cobertura total (%)	100	90	100	-	-	100	100	90	100	-	-	-	90	-	95	-	-
pH	-	6,06	6,32	6,03	4,91	-	5,99	5,23	5,23	-	6,08	-	6,02	5,77	6,5	5,93	6,29
Conductivitat (µS)	-	210	64	240	115	-	67	80	67	-	74	-	65	106	226	87	211
Gruix de la capa de torba (cm)	-	6	0	15	12	-	23	20	16	-	19	-	-	-	20	15	6
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-	-15	<-50	-13	-2	-	-3	-16	-17	-	-4	-	-	-10	-20	-1	0
Àrea (m ²)	4	6,25	6,25	6,25	6,25	1	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	5	6,25	1	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació, aliança i ordre																	
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	+	+	1	+	+	1	+	+	1	1	+	+	+	.	+	+	+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) J. Lange et C. Jens.	.	1	.	+	3	3	4	3	1	1	4	2	3	4	3	1	4
<i>Carex davalliana</i> Sm.	1	2	1	+	1	+	+	+	1	1	1	+	+	.	2	.	+
<i>Primula farinosa</i> L.	+	1	+	1	+	1	+	.	1	+	+	+	+	+	+	.	+
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	3	.	.	3	+	2	1	.	+	+	.	1	+	1	4	1
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	+	1	.	.	2	1	1	1	1	1	.	+	.	+	+	.
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	3	3	2	1	2	1	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	+	+	.	1	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	+
<i>Carex panicea</i> L.	.	2	.	+	1	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	.	+
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	.	.	+	.	.	2	+	.	.	+	+	+	1	+	.	.	.
<i>Swertia perennis</i> L.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	1	+	+	+
<i>Carex flava</i> L. subsp. <i>lepidocarpa</i> (Tausch) Nyman	1	+	.	.	1	1	+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.
<i>Pinguicula</i> sp.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	+
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X. Hartmann) O. Schwarz	.	1	.	.	.	2
<i>Orchis majalis</i> Reichenb.	+	.	+	+	.	1	.	.	.
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Braithw.) Warnst.	+	.	.	+
<i>Valeriana dioica</i> L.	.	+	.	.	.	+
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	+
<i>Carex pulicaris</i> L.	+
<i>Sphagnum contortum</i> Schultz	1
<i>Triglochin palustre</i> L.	+

Taula 6.15. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Característiques de classe																	
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	4	4	4	1	5	4	5	4	5	5	4	4	4	3	5	4	5
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	2	.	+	1	1	2	.	+	1	1	+	.	.	.	+	.	.
<i>Carex demissa</i> s.l.	1	1	+	1	+	.	1	+	+
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	.	.	+	+	1	.	+	.	.	.	+	+	+
<i>Drosera anglica</i> Huds. + <i>D. intermedia</i> Hayne	2	.	+	.	+	1	1
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeny	.	.	.	+	1	.	.	+	+	+
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	1	3	.	.	.	+	.	.	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	.	+	.	+	.	.	.	+	1	.
<i>Carex rostrata</i> Stokes	1	+	.	.	+	.	.	.	+
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	+	.	+	+
<i>Carex echinata</i> Murray	+	.	.	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	.	+	.	.	.
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds.	+	+
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	.	.	4
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	+
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	1
<i>Sphagnum denticulatum</i> Brid.	1
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1	.
<i>Viola palustris</i> L.	.	.	.	+
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	+
Companyes més freqüents																	
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	+	+	.	1	.	+	+	+	+	+	+	+	1	.	+	+
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	.	+	3	.	.	2	1	3	3	3	1	+	.	1	.	1	+
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C. F. Mart.	1	+	+	+	+	1	+	+	+	.	+	+	.	+	.	.	.
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	2	1	1	1	.	1	+	+	+	1	+	.	.	.	1	.	.
<i>Succisa pratensis</i>	.	1	1	.	.	1	+	.	+	+	1	.	.
<i>Orchis maculata</i> L.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.
<i>Juncus balticus</i> Willd. subsp. <i>pyrenaicus</i> (Timb.-Lagr. et Jeanb.) P. Fourn	.	3	2	.	.	1	.	+
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	2	+	4	+	.	.	+	+
<i>Equisetum hyemale</i> L.	.	.	+	+	.	.	+	.	+
<i>Juncus articulatus</i> L.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+
<i>Briza media</i> L.	+	1	+	.	+

Taula 6.15. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Festuca gr. rubra</i>	.	+	+	2
<i>Erica tetralix</i> L.	3				+												+
<i>Nardus stricta</i> L.	1	+		+													
<i>Leontodon hispidus</i> L.	.	.	1	+	+
<i>Prunella vulgaris</i> L.	.	1	.	.	+	.	.	.	+
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	.	.	+	.
<i>Equisetum palustre</i> L.	+	+	+	+
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	.	.	.	+	.	+	+

Companyes en 1 o 2 inventaris:

Anthoxanthum odoratum L. (inv. 1 i 3), *Astrantia major* L. (inv. 11), *Brachythecium rivulare* Schimp. (inv. 6), *Carex flacca* Schreber (inv. 16), *Carex umbrosa* Host. subsp. *huetiana* (Boiss.) Soó (inv. 4 i 15), *Cephalozia pleniceps* (Austin) Lindb. (inv. 2), *Cirsium rivulare* (Jacq.) All. (inv. 16), *Danthonia procumbens* (inv. 1:1), *Daphne cneorum* L. (inv. 2), *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs (inv. 12:2), *Equisetum fluviatile* L. em Ehrh. (inv. 14), *Euphrasia minima* Jacq. ex DC. (inv. 4), *Juncus* (inv. 12), *Luzula multiflora* (Retz.) Lej. (inv.4:1), *Melampyrum pratense* L. (inv. 8), *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra (inv. 16), *Palustriella falcata* (inv. 4 i 15:1), *Pedicularis pyrenaica* Gay (inv. 1), *Philonotis sp.* (inv. 3), *Philonotis tomentella* Molendo (inv. 16), *Pinus mugo* Turra subsp. *uncinata* (Ramond ex DC.) Domin (inv. 3 i 4), *Plantago media* L. (inv. 2 i 6:1), *Poa alpina* L. (inv. 4), *Polygala alpestris* Rchb. (inv. 11), *Ranunculus acris* L. (inv. 2), *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch & Schimp.) T.J.Kop. (inv. 11), *Saxifraga aizoides* L. (inv. 16 i 17), *Scapania sp.* (inv. 4 i 8), *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. (inv. 13:3), *Sphagnum sp.* (inv. 1:1), *Sphagnum papillosum* Lindb. (inv. 7), *Thalictrum alpinum* L. (inv. 2 i 6 :2), *Trifolium pratense* L. (inv. 3 i 4), *Trifolium repens* L. (inv. 4), *Utricularia minor* L. (inv. 13).

Procedència dels inventaris

- 1 (13082007a): Vall de Conànglios, Vall d'Aran (31 318199 4722105). Data: 13/08/2007.
- 2 (BE11): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332659 4731253). Data: 22/07/2009.
- 3 (LC05): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333669 4724363). Data: 28/08/2008.
- 4 (CO01): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335520 4731749). Data: 23/07/2007.
- 5 (VM02): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 316365 4722198). Data: 22/07/2007.
- 6 (305): Pla de Beret, Vall d'Aran (31 332714 4731343). Data: 10/07/2004.
- 7 (LC01): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333581 4724822). Data: 28/08/2008.
- 8 (AI02): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330634 4723806). Data: 20/07/2009.
- 9 (AI24): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329887 4723028). Data: 21/07/2009.
- 10 (668): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329898 4723062). Data: 20/07/2005.
- 11 (LC03): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333660 4724563). Data: 28/08/2008.
- 12 (V-AI0429): Sobre el pont de Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (CH3324). Data: 06/08/2000.
- 13 (AI07): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330492 4723667). Data: 20/07/2009.
- 14 (AI27): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329917 4722988). Data: 21/07/2009.
- 15 (SA06): Riu de Salient, sota el tuc de Somont, Vall d'Aran (31 324584 4734774). Data: 24/07/2008.
- 16 (VM05): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 315113 4722299). Data: 24/07/2007.
- 17 (VM07): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 316063 4722270). Data: 24/07/2007.

***Carici fuscae-Sphagnetum magellanicum* Bick 1985**

Dins aquest sintàxon incloem les petites superfícies bombades dominades per *Sphagnum magellanicum*, espècie higròfila (Julve 2010) que sol estar acompanyada de *S. angustifolium*, un altre esfagne ombròfil. Aquests bonys, que solen presentar un gruix important de torba, són de tendència seca (per bé que menys que els del *Vaccinio microphylli-Sphagnetum capillifolii*) i no s'inunden en cap moment de l'any. Aquestes característiques, juntament amb un pH molt àcid (4,09 de mitjana) i una marcada oligotròfia, permeten el creixement d'algunes ericàcies al capdamunt dels bonys. No hi falta *Calluna vulgaris*, i hi sovintegen *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum* i *Rhododendron ferrugineum*. És característica també d'aquesta associació l'abundància d'*Eriophorum vaginatum* i la presència d'algunes espècies pròpies de les molleres dels *Caricetalia fuscae* (*Carex nigra*, *Viola palustris*...), que la diferencien bé del *Sphagnetum magellanicum*, associació dominada pel mateix esfagne però no relacionada amb les molleres geotròfiques (Thébaud & Pétel 2008).

El *Carici-Sphagnetum magellanicum*, descrit dels Alts Vosges (Bick 1985), és present també al Massís Central francès (Thébaud & Pétel 2008), però no ens consta que hagués estat consignat dels Pirineus. A la Vall d'Aran és una comunitat molt rara, localitzada tan sols entre els 1.800 i els 1.900 m a la vall d'Aiguamòg, on es desenvolupa de forma relativament vigorosa, sobretot constituint un cinturó marginal a la catifa limnogènica d'esfagnes del *Caricetum lasiocarpae* (Pérez-Haase & Ninot 2008). Com la resta de comunitats de la classe, ens arriba empobrida en espècies característiques. A centreeuropa són espècies molt constants de la classe *Oxycocco-Sphagnetea Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos* i *Carex pauciflora* (Grabherr & Mucina

1993), absents als Pirineus. No obstant això, el *Carici-Sphagnetum magellanicum* és l'associació en la que es troben més abundantment les espècies relacionades amb aquesta classe (Taula 6.16).

Vaccinio microphylli-Sphagnetum capillifolii (Casanovas 1992) nomen novum hoc loco [*Calluno-Sphagnetum subnitentis* Casanovas 1992 nom. inval., art. 43; non *Calluno-Sphagnetum capillifolii* Fernández Prieto, Fernández Ordóñez et Collado Prieto 1987]

Els bonys dominats per *Sphagnum capillifolium* i *S. fuscum* són els menys hidròfils que trobem a la Vall d'Aran. L'hàbitat en el que es desenvolupen i que els mateixos esfagnes construeixen és semblant al dels bonys del *Carici-Sphagnetum magellanicum* (de pH àcid, oligotròfics i de tendència seca), però podem distingir-los perquè aquells presenten el nivell freàtic més elevat i no s'assequen tant al pic de l'estiu. Com en la resta de bonys d'esfagnes, és característic que a la part superior d'aquests s'hi facin diverses ericàcies, i entre elles algunes pròpies també del bosc de pi negre (Taula 6.17).

Aquests bonys d'esfagnes, a diferència dels dominats per *Sphagnum magellanicum*, es troben molt més estesos tant a la Vall d'Aran, al llarg de la qual presenten poca variació en la composició florística, com als Pirineus (Casanovas 1992). A més a més, ocupen un interval altitudinal molt més ampli (aproximadament dels 1.600 als 2.200 m), si bé amb un òptim a l'estatge subalpí inferior. Aquesta dispersió territorial contribueix també a una certa diversificació. No són escassos els trànsits cap a les comunitats dels *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, en els que es fan dominants espècies més higròfiles, pròpies de les molleres minerotròfiques (entre d'altres *Carex nigra*, *C. echinata* i *Viola palustris*) i que corresponen al *Caricetum fuscae sphagnetosum*. Per altra banda, cap a Aiguamòg i al pla de Tor hem vist bonys de *Sphagnum capillifolium* que inclouen també *Sphagnum fuscum*, espècie raríssima als Pirineus; per aquesta raó, es fa difícil diferenciar ecològicament i florísticament aquestes poblacions.

Encara caldria comentar una certa diversitat condicionada en bona part per l'altitud. Cap a la part alta de l'estatge subalpí o a l'estatge alpí s'hi sol fer *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* i *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* hi esdevé molt comú. En canvi, a més baixa altitud sovintegen a la comunitat plantes com *Molinia caerulea*, *Succissa pratensis* o *Selinum pyrenaicum*.

Aquesta comunitat s'ha anomenat fins ara *Calluno-Sphagnetum subnitentis*, d'acord amb la descripció que en fa (Casanovas 1992), però en aquest estudi no hem trobat que en cap cas hi domini *Sphagnum subnitens*. D'altra banda, hem pogut comprovar que la mostra d'esfagne de l'inventari tipus de l'associació (Casanovas 1992: 246, inv. 7) va ser erròniament identificada com a *Sphagnum subnitens*, quan en realitat correspon a *S. capillifolium* (Herbarium BCN-Bryophyta).

També hem constatat que a la localitat d'on procedeix aquest inventari l'esfagne dominant que forma els bonys és *S. capillifolium*. Això no vol dir que *S. subnitens* no pugui aparèixer mai en aquesta comunitat, però sí que invalida el nom utilitzat fins ara per descriure-la (Weber et al. 2000).

Fernández Prieto et al. (1987) van descriure una associació semblant de l'estatge montà de la serralada cantàbrica amb el nom de *Calluno-Sphagnetum capillifolii*, però malgrat l'adequació del nom i les similituds ecològiques, no sembla que els inventaris pirinencs es puguin incloure en aquest sintàxon, principalment perquè en aquesta associació cantàbrica sempre hi ha *Erica tetralix*, i perquè hi manquen les espècies relacionades amb els *Vaccinio-Piceetalia* i bona part de les d'alta muntanya, com el mateix *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Per tot això proposem el nom de *Vaccinio microphylli-Sphagnetosum capillifolii* per designar aquesta comunitat.

Taula 6.16. *Carici fuscae-Sphagnetum magellanicum* (*Sphagnion magellanicum*, *Sphagnetalia magellanicum*, *Oxycocco-Sphagnetea*)

Número de l'inventari	1	2	3	4
Altitud (m s.n.m.)	1889	1890	1889	1829
Cobertura total (%)	100	100	100	100
pH	3,92	4,16	4,12	4,17
Conductivitat (µS)	117	58	60	69
Gruix de la capa de torba (cm)	50	20	60	27
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-40	<-50	-20	-6
Àrea (m ²)	6,25	6,25	6,25	6,25
Característiques d'associació i unitats superiors				
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	5	5	3	5
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	4	4	4	.
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russow) C.O.E. Jensen	2	1	2	.
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	.	.	2	1
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	1	.	+	+
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	1	.	1	.
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	.	.	.	2
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	.	+	+
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	.	.	.	+
Transgressives de les classes <i>Vaccinio-Picetea</i> i <i>Calluno-Ulicetea</i>				
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	2	3	3	3
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	1	3	1	1
<i>Pinus mugo</i> Turra subsp. <i>uncinata</i> (Ramond ex DC.)	1	3	.	.
Domin				
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	1	1	.	.
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	.	.	1	.
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> (Lange)	.	+	+	.
Tolm.				

Taula 6.16. *Carici fuscae-Sphagnetum magellanicum* (*Sphagnion magellanicum*, *Sphagnetalia magellanicum*, *Oxycocco-Sphagnetea*)

Número de l'inventari	1	2	3	4
Transgressives de la classe <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>				
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	+	1	1	2
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	.	1	+	3
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	+	+	+	+
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	+	+	1	.
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	+	.	.	+
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	.	.	+
<i>Viola palustris</i> L.	+	.	.	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	.	.	+	+
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	.	.	1
<i>Carex panicea</i> L.	.	.	+	.
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	.	.	.
Companyes més freqüents				
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	2	1	3	.
<i>Nardus stricta</i> L.	1	1	1	.
<i>Melampyrum pratense</i> L.	+	+	+	.
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	+	+	.	+

Companyes presents en 1 o 2 inventaris

Equisetum fluviatile L. em. Ehrh. (inv. 1 i 3), *Festuca* gr. *rubra* (inv. 2:2), *Orchis maculata* L. (inv. 2 i 4), *Polygala vulgaris* L. (inv. 2), *Succisa pratensis* Moench (inv. 4:2)

Procedència dels inventaris

- 1 (AI16): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329987 4722911). Data: 21/07/2009.
- 2 (AI25): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329958 4722981). Data: 21/07/2009.
- 3 (AI29): Bassa Nera, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 329973 4722948). Data: 21/07/2000.
- 4 (AI10): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330506 4723518). Data: 21/07/2009.

Sphagno subnitentis-Ericetum tetralicis Ballesteros, Baulies, Canalís et Sebastià ex Rivas-Martínez et Costa 1998

A la Vall d'Aran aquestes molleres es localitzen principalment a la vall de Molières i a la vall de Conànglios, on constitueixen un notable element paisatgístic (vegeu-ne una excel·lent descripció a Ballesteros et al. 1983). També se'n troben, molt més restringides, sota l'estanyó d'Escunhau. Fisiognòmicament són bonys poc alts en els que destaca el paper preponderant d'*Erica tetralix*, acompanyada quasi sempre d'altres espècies de les landes atlàntiques dels *Calluno-Ulicetea*, com són *Calluna vulgaris* i *Potentilla erecta*. Tot i que la seva adscripció a la classe *Oxycocco-Sphagnetea* sembla clara per l'abundància de *Sphagnum subnitens*, *S. capillifolium*, *Drosera rotundifolia*, etc., també s'hi fan nombroses espècies de les molleres minerotròfiques, com *Eriophorum angustifolium*, *Carex echinata*, *Parnassia palustris*... (Taula 6.18). D'altra banda, les espècies que hi creixen denoten una higrofilia més acusada que no pas la que presenten els

bonys del *Vaccinio-Sphagnetum capillifolii*, diferència ben manifesta en les mesures del mantell freàtic realitzades a totes dues menes de torberes. La situació del *Sphagno subnitentis-Ericetum tetralicis* dins l'arbre sintaxonòmic ja va ser discutida per BALLESTEROS *et al.* (1983), i nosaltres coincidim amb aquests autors en incloure'l a l'ordre *Erico-Sphagnetalia papilloso* i més concretament a l'aliança *Oxycocco-Ericion tetralicis*, que acull les torberes amb influències oceàniques.

El mostreig i la cartografia duts a terme el 2007 (Carrillo *et al.* 2007) semblen evidenciar una disminució d'aquesta comunitat en favor de la landa d'*Erica tetralix* (*Gymnadenio-Ericetum tetralicis*) que només du esfagnes de manera residual, o no en du.

Taula 6.17. *Vaccinio microphylli-Sphagnetum capillifolii* (*Oxycocco-Ericion tetralicis*, *Erico-Sphagnetalia papillosoi*, *Oxycocco-Sphagnetea*)

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Altitud (m s.n.m.)	1885	1827	1840	1781	1985	1634	2212	2212	2217	1894	1961	1965	1979	1979	1634	1885	1956	1962
Orientació	-	-	W	pla	ENE	pla	pla	pla	pla	W	SW	pla	WNW	pla	pla	W	WNW	W
Inclinació (°)	-	-	5	0	33	0	0	0	0	5	18	0	13	0	0	3	13	8
Cobertura total (%)	-	100	100	100	100	-	-	-	-	100	100	100	100	100	-	100	90	100
pH	-	-	5,6	4,85	3,87	5,37	4,4	4,08	4,14	4,31	3,71	5,7	3,71	4,25	5,97	4,43	4,9	4,7
Conductivitat (µS/cm)	-	-	55	42	132	115	224	153	132	100	244	34	206	296	112	125	83	68
Gruix de la capa de torba (cm)	-	-	20	12	25	75	37	25	50	40	36	12	40	15	75	17	16	50
Nivell freàtic (cm)	-	-	<-50	<-50	-20	-77	-40	-60	-35	<-50	<-50	-18	<-50	-45	-46	<-50	-20	-50
Àrea (m ²)	6	5	6,25	4	6,25	6,25	5	5	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	6,25	3,6	6,25	6,25	6,25

Característiques d'associació i unitats superiors

<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	3	4	5	5	5	5	4	4	3	4	4	5	3	1	3	4	.	+
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	.	+	+	1	+	.	.	.	1	+	1	1	1	+	+	+	1
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	+	1	.	.	.	+	2	2	1	1
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.	1	2	1	4	5
<i>Sphagnum compactum</i> Lam. & DC.	4	5
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	+	.	+	.	.	2	.	1	1	1
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	4	.	+	+
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	.	.	.	1	3	+
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	.	+	+
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	+	+	.	.

Transgressives de *Vaccinio-Piceetea* i de *Calluno-Ulicetea*.

<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	3	4	4	4	1	4	1	1	2	4	3	2	3	3	4	+	+	2
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	1	1	2	1	.	+	1	1	+	1	+	1	.	1	+	3	1	2
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	2	1	3	1	1	1	+	+	+	4	.	+	+	.	1	.	.	.
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.	3	.	.	1	.	.	2	+	+	1	.	+
<i>Pinus mugo</i> Turra subsp. <i>uncinata</i> (Ramond ex DC.) Domin	+	1	+	1	.	.	+	.	.	1	+	.	.
<i>Pinus sylvestris</i> L.	4

Taula 6.17. Continuació

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	+	.	.	1	1	.	.	.	+	2
<i>Empetrum nigrum</i> L. subsp. <i>hermaphroditum</i> (Hagerup) Böcher	4
<i>Juniperus communis</i> L. subsp. <i>nana</i> (Willd.) Syme	.	+	1	.	.	.	1	.	+
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	.	1	1
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	1
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	1
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	1
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.	+
Transgressives de <i>Scheuchzerio-Caricetea</i>																		
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	+	+	+	1	1	.	1	1	3	3	1	3	.	+	.	+	+	2
<i>Scirpus cespitosus</i> L.	1	.	1	1	+	.	.	+	.	+	.	4	3	3
<i>Carex echinata</i> Murray	.	.	+	+	.	+	.	.	+	+	.	+	.	1	1	+	1	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	1	.	1	1	+	+	+	+	.	.	+	1	1
<i>Carex davalliana</i> Sm.	+	1	+	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	.	+	+	+	+	.	.
<i>Juncus filiformis</i> L.	+	+	.	.	.	+	.
<i>Pinguicula</i> sp.	+	+	+
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.	.	.	.	+	+	+	.	.	.
<i>Juncus balticus</i> Willd. subsp. <i>pyrenaicus</i> (Timb.-Lagr. et Jeanb.) P. Fourn.	.	2	1
<i>Carex panicea</i> L.	+	.	1
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	+	.	+
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	+	.	.	+
<i>Viola palustris</i> L.	+	+	.
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	2
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	2
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	1
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+
<i>Equisetum fluviatile</i> L. em Ehrh.	+
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	.	.	.	+

Taula 6.17. Continuació

Número de l'inventari	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.	.	.	+
<i>Pedicularis mixta</i> Gren.	.	.	.	+
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	.	+
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	+	.	.
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	.	.	+
Companyes																		
<i>Nardus stricta</i> L.	1	1	2	3	+	1	+	+	1	.	.	+	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	2	2	4	1	.	1	.	.	.	1	1	+	.	.
<i>Orchis maculata</i> L.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.
<i>Selinum pyrenaicum</i> (L.) Gouan	+	+	+	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.
<i>Succisa pratensis</i> Moench	+	+	+	1	.	.	.	+	.	+
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	+	1	.	2	+	.	.	+	.
<i>Festuca gr. rubra</i>	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.
<i>Equisetum hyemale</i> L.	.	1	.	+	+
<i>Erythronium dens-canis</i> L.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	1	.	+	.	+
<i>Equisetum palustre</i> L.	+	.	+	+
<i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay	+	+	+

Companyes presents en 1 o 2 inventaris

Arnica montana L. (inv. 8), *Betula pubescens* Ehrh. (inv. 15:4), *Briza media* L. (inv. 3), *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. (inv. 15), *Carex* sp. (inv. 3), *Carex vesicaria* L. (inv. 15), *Cephalozia lunulifolia* (Dumort.) Dumort. (inv. 1), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (inv. 11), *Leontodon pyrenaicus* Gouan (inv. 7 i 9), *Myliia anomala* (Hook.) Gray (inv. 1), *Pedicularis sylvatica* L. (inv. 16:1), *Plantago lanceolata* L. (inv. 3), *Polygala alpestris* Rchb. (inv. 4), *Primula integrifolia* L. (inv. 7 i 9), *Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubens. (inv. 2), *Selaginella selaginoides* (L.) C.F. Mart. (inv. 1), *Trifolium alpinum* L. (inv. 18), *Trifolium pratense* L. (inv. 3), *Veratrum album* L. (inv. 7).

Procedència dels inventaris

- 1 (V-AI0518): Bassa Nera, Vall d'Aran (31 329896 4722978). Data: 30/08/2005.
- 2 (V-AI0523): Aiguamòg baix, prop del riu, Vall d'Aran (31 330569 4723777). Data: 31/08/2005.
- 3 (AI01): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330628 4723793). Data: 20/07/2009.
- 4 (LC06): Locampo, riu de Ruda, Vall d'Aran (31 333690 4724214). Data: 28/08/2008.
- 5 (TO19): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328655 4738045). Data: 26/07/2008.
- 6 (BO05): Bassa dera Piussa, sobre la bassa d'Oles, Vall d'Aran (31 317577 4731772). Data: 22/07/2007.
- 7 (CO02): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335535 4731782). Data: 23/07/2007.
- 8 (CO03): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335532 4731717). Data: 23/07/2007.
- 9 (CO04): Clòt der Os, Vall d'Aran (31 335691 4731860). Data: 23/07/2007.
- 10 (AI03): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330645 4723818). Data: 20/07/2009.
- 11 (TO09): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328602 4738343). Data: 26/07/2008.
- 12 (TO01): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328561 4738287). Data: 26/07/2008.
- 13 (TO08): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328614 4738356). Data: 26/07/2008.
- 14 (TO15): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328580 4738465). Data: 26/07/2008.
- 15 (BO04): Bassa dera Piussa, sobre la bassa d'Oles, Vall d'Aran (31 317580 4731754). Data: 22/07/2007.
- 16 (AI04): Planhòla, Aiguamòg, Vall d'Aran (31 330569 4723870). Data: 20/07/2009.
- 17 (TO03): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328578 4738275). Data: 26/07/2008.
- 18 (TO20): Pla de Tor, riu Unhòla, Vall d'Aran (31 328590 4738360). Data: 26/07/2008.

Taula 6.18. *Sphagno subnitentis-Ericetum tetralicis* (*Oxycocco palustris-Ericion tetralicis*, *Erico tetralicis-Sphagnetalia papillosoi*, *Oxycocco-Sphagnetea*)

Número de l'inventari	1	2	3	4
Altitud (m s.n.m.)	1725	1720	1720	1721
pH	-	5,15	5,29	5,4
Conductivitat (µS)	-	106	40	138
Gruix de la capa de torba (cm)	-	37	40	35
Profunditat del nivell freàtic (cm)	-	-15	-16	-10
Àrea (m ²)	1	6,25	6,25	6,25

Característiques d'associació i unitats superiors

<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	5	2	2	1
<i>Sphagnum subnitens</i> Russow & Warnst.	.	2	1	.
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	.	1	1	.
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	.	1	+	.
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	.	.	+	.

Característiques de *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*

<i>Scirpus cespitosus</i> L.	1	4	3	3
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	.	.	4	5
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	+	1	2	1
<i>Carex echinata</i> Murray	1	1	.	1
<i>Sphagnum</i> cf. <i>subsecundum</i> Nees	.	3	.	.
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honckeney	.	+	+	+
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	.	+	1	.
<i>Straminergon stramineum</i> (Brid.) Hedenäs	.	+	+	.
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	+	.	.

Taula 6.18. Continuació.

Número de l'inventari	1	2	3	4
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	.	+	.	.
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	.	.	.	+
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	.	.	.	+
<i>Viola palustris</i> L.	.	+	.	.
Transgressives de <i>Calluno-Ulicetea</i>				
<i>Erica tetralix</i> L.	3	2	5	4
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	1	1	2	3
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	3	.	1	.
<i>Nardus stricta</i> L.	2	.	1	+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	2	.	.	.
Companyes més freqüents				
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench subsp. <i>caerulea</i>	1	+	2	1
<i>Succisa pratensis</i> Moench	1	1	1	+
<i>Orchis maculata</i> L.	.	+	+	+

Companyes en 1 o 2 inventaris:

Carex umbrosa Host. subsp. *huetiana* (Boiss.) Soó (inv. 1), *Equisetum hyemale* L. (inv. 3), *Euphrasia minima* Jacq. ex DC. (inv. 4), *Gentiana* sp. (inv. 1), *Homogyne alpina* (L.) Cass. (inv.1:1), *Calliargonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs (inv. 2), *Pedicularis pyrenaica* Gay (inv. 3 i 4), *Polytrichum juniperinum* Hedw. (inv. 4:1), *Scapania undulata* (L.) Dumort. (inv. 2), *Selaginella selaginoides* (L.) C.F. Mart. (inv. 4), *Selinum pyrenaicum* (L.) Gouan (inv. 2 i 3).

Procedència dels inventaris:

- 1 (10092007c): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 315142 4722343). Data: 10/09/2007.
- 2 (VM03): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 315134 4722316). Data: 24/07/2007.
- 3 (VM04): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 315102 4722303). Data: 24/07/2007.
- 4 (VM06): Pleta de Molières, Vall d'Aran (31 315102 4722270). Data: 24/07/2007.

Consideracions finals

Els resultats presentats en aquest estudi confirmen que les molleres araneses i les formacions lacustres associades són molt diverses i especialment singulars en el context pirinenc. Hem reconegut 22 associacions diferents, de les quals 2 es proposen com a noves i 9 se citen per primer cop dels Pirineus. Sovint molts d'aquests sintaxons s'arrangen en mosaics constituint sistemes complexos afavorits per l'elevada diversitat topogràfica i hidrològica que, a escala de detall, es dona en alguns indrets.

Tot i que el territori presenta un relleu complex amb forts desnivells, més procliu al drenatge que a l'embassament d'aigua, són freqüents les molleres lligades al modelat glacial, que ocupen cubetes ja quasi reblertes pels sediments fluvials. Són sistemes predominantment minerogènics que, sota un clima amb precipitacions abundants i regulars, poden originar

també torberes de tendència ombrogènica, en forma de bony. Aquestes condicions permeten la presència de comunitats similars a les medioeuropees o de massissos muntanyencs més septentrionals. Destaquem com a sistema molt singular el de la bassa Nera, petit estany alimentat per surgències difuses, en el que s'estableix un complex mosaic de formacions del *Magnocaricion*, torberes tremoloses d'esfagnes, molleres soligèniques, bonys de tendència ombrotròfica... que no coneixem de cap altre lloc dels Pirineus. Són notables també per la seva complexitat la planhòla d'Aiguamòg, Locampo i el pla de Tor a Naut Aran, Bordius (vall de Toran) i la vall de Molières (vessant meridional pirinenc, municipi de Viella).

En els darrers anys el coneixement de les molleres europees ha esdevingut força detallat, tant per treballs regionals com per revisions de tipus més general que han reinterpretat i ordenat el coneixement acumulat de quasi un segle. No obstant, els Pirineus són encara un territori on caldria seguir aprofundint en l'exploració d'aquests sistemes, especialment al vessant nord. En aquest sentit, l'estudi dut a terme a la Vall d'Aran contribueix a tenir-ne un coneixement més complet.

En l'aspecte documental, tant l'accessibilitat en xarxa de treballs d'origen molt divers (i abans de difusió reduïda) com les bases de dades que s'han anat creant els darrers anys (Tela Botanica, SIVIM...) han permès als fitosociòlegs tenir un coneixement de base més ampli, i han esdevingut fonamentals per millorar la comprensió de les comunitats. Això ens ha dut a canviar l'esquema sintaxonòmic seguit tradicionalment per bona part dels autors que havien tractat aquesta vegetació als Pirineus (Braun-Blanquet 1948; Casanovas 1992; Casanovas 1996; Ninot et al. 2000, etc.). També cal tenir en compte que en aquest estudi hem pogut aplegar un bon nombre d'inventaris amb identificació acurada dels briòfits i amb dades ecològiques associades, cosa que ha facilitat una anàlisi relativament completa de les comunitats vegetals.

En aquest sentit, diversos estudis específics relatius al Massís Central francès i a centreeuropa (Thébaud & Pétel 2008; Thébaud et al. 2009; Julve 2010) i les revisions sintaxonòmiques d'àmbit geogràfic ampli (Steiner 1993; Schubert et al. 1995; Rivas-Martínez et al. 2001; Rivas-Martínez et al. 2002; Bardat et al. 2004) apunten a una partició força acurada dels sintàxons de molleres i torberes, en bona part basada en la dominància d'espècies i en la interpretació ecològica. De fet, si es limita l'anàlisi fitosociològica d'aquest grup de comunitats al seu contingut florístic, sorgeixen notables limitacions en el seu tractament, tant per l'àmplia distribució geogràfica de gran part dels tàxons característics, com també pel paper fortament condicionant dels factors ambientals. En el cas dels Pirineus, cal considerar encara que l'empobriment en flora especialista deguda a la localització en el marge de distribució d'aquestes comunitats (Casanovas 1991; Jiménez-Alfaro et al. 2012) pot dificultar-ne la classificació, especialment en el cas de les d'*Oxycocco-Sphagnetea*.

En el tractament sintaxonòmic dels nivells alts (classe, ordre i aliança) hem seguit l'esquema proposat per (Bardat et al. 2004), que inclou un ampli espectre de comunitats torboses d'afinitat medioeuropea, des de les pròpies de climes de muntanya amb una certa tendència continental (*Sphagnion magellanicum*) fins a les atlàntiques (*Oxycocco-Ericion*).

D'altra banda, hem tractat algunes comunitats d'una manera més analítica de com tradicionalment s'havia fet als Pirineus (Ninot et al. 2000), especialment les dominades per *Scirpus cespitosus*. Aquestes formacions són molt comunes als sistemes lacustres i de fons de vall, on ocupen indrets que poden patir un cert assecament (Vanden Berghen & Peeters 1982). Això fa que puguin formar part de complexos de molleres amb característiques ben diverses (soligèniques, limnogèniques, ombrogèniques), tot i que als Pirineus *Scirpus cespitosus* sol ser dominant en les formacions dels *Caricetalia fuscae* o dels *Tofieldetalia*. Aparentment, *Scirpus cespitosus* fa poblacions molt persistents, fins i tot al llarg de processos successional. No tots els autors tenen en compte aquest aspecte sindinàmic a l'hora de descriure les comunitats que forma *Scirpus cespitosus* i les han identificat de manera diversa. Això ha donat peu a una certa controvèrsia sobre la posició sintaxonòmica d'aquestes formacions pirenaico-cantàbriques. Sovint se les ha inclòs a la classe *Oxycocco-Sphagnetalia* (Ballesteros et al. 1983; Fernández Prieto et al. 1987; Rivas-Martínez et al. 2002), tenint en compte la situació que ocupen en països amb predomini de les torberes altes. Als Pirineus, tot i que en aquestes comunitats pot haver-hi formació de torba i que el grau de mineralització de l'aigua edàfica pot ser força baix, es donen sempre en condicions minerotròfiques, i les espècies dels *Oxycocco-Sphagnetalia* solen ser-hi molt escasses. Per això considerem més adequat referir les diferents associacions al grup sintaxonòmic que els correspon pel conjunt de la seva composició florística (*Caricion fuscae* o *Caricion davallianae*), malgrat que comparteixin *Scirpus cespitosus* com a espècie dominant. Així, hem separat tres associacions diferents formades per aquesta ciperàcia, independents del *Narthecio-Trichophoretum* de (Braun-Blanquet 1948), on domina *Narthecium ossifragum*. Aquesta darrera comunitat creiem que és més adequat circumscriure-la als rierols d'escolament de les molleres oligotròfiques tant per l'inventari tipus com per la intenció original de l'autor.

La tipificació dels Hàbitats europeus CORINE i la diferenciació dels Hàbitats d'Interès Comunitari també han contribuït a una consideració més analítica de les diferents comunitats. En el cas de les molleres, el tractament seguit per aquestes tipologies es troba molt influenciat pels estudis de detall d'àrees atlàntiques i boreals. La seva aplicació a sistemes com la serralada pirenaico-cantàbrica ha fet que en alguns casos aquestes tipificacions, dirigides a la gestió per la conservació, s'hagin avançat al coneixement de base (Carrillo et al. 2008). Així, a més d'incentivar anàlisis fitosociològiques detallades, permeten preservar comunitats molt excepcionals, fins i tot abans de ser gaire documentades.

Des del punt de vista de la gestió, els sistemes complexos de molleres són objectius prioritaris d'estudi. Els patrons que mostren, en forma d'intricats mosaics de comunitats contrastades, i la seva dinàmica, dependent de processos geomorfològics i hidrològics, es troben fortament interrelacionats. La comprensió funcional d'aquesta diversitat a diferents escales d'espai i de temps permetrà dissenyar millor les pautes per a la seva conservació.

Annex

- Cl. *Utricularietea intermedio-minoris* Pietsch 1965
 O. *Utricularietalia intermedio-minoris* Pietsch 1965
 Al. *Scorpidio-Utricularion minoris* Pietsch 1965
Scorpidio-Utricularietum minoris (Ilshner) Müller et Görs 1960
- Cl. *Phragmitetea* Tüxen et Preising 1942
 O. *Phragmitetalia eurosibirica* (Koch) Tüxen et Preising 1942
 Al. *Phragmition australis* Koch 1926
Equisetetum limosi Steffen 1931 [*Equisetetum fluviatilis* (Steffen) Wilzeck 1935]
- O. *Magnocaricetalia elatae* Pignatti 1954
 Al. *Magnocaricion elatae* (Br.-Bl.) Koch 1926
Caricetum rostratae Rübel ex Osvald 1923
Caricetum vesicariae Chouard 1924 [*Caricetum rostrato-vesicariae* Koch 1926]
Potentillo-Caricetum lasiocarpae Balátová-Tuláčková & Hübl 1985
- Cl. *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Tüxen 1937
 O. *Scheuchzerietalia palustris* Nordhagen 1936
 Al. *Rhynchosporion albae* Koch 1926
Drosero longifoliae-Caricetum limosae Rivas-Martínez in Loidi, Biurrún et Herrera 1997
 corr. Rivas-Martínez et al. 2002 [*Drosero intermediae-Caricetum limosae*]
 Al. *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen in Lebrun, Noirfalise, Heinemann et Vanden Berghen 1949
Sphagno fallacis-Caricetum lasiocarpae Steffen ex Passarge 1964
Eriophoro gracilis-Caricetum lasiocarpae Vollmar ex Passarge 1964
Sphagno-Caricetum rostratae Steffen 1931
- O. *Caricetalia fuscae* Koch 1926
 Al. *Caricion fuscae* Koch 1926
Caricetum fuscae Br.-Bl. 1915
sphagnetosum Casanovas 1992
molinetosum caeruleae Casanovas 1996
caricetosum curtae Casanovas 1996
comaretosum palustris Gallandat 1982
Straminergo straminei-Caricetum curtae ass. nova hoc loco
Calli ergo gigantei-Narthecietum ossifragi ass. nova hoc loco
Narthecio ossifragi-Trichophoretum Br.-Bl. 1948 [*Trichophoro cespitosi-Narthecietum ossifragi* Br.-Bl. 1948, nom. invers. propos. hoc loco]
Pediculari mixtae-Scirpetum cespitosi Vanden Bergen et Peeters 1982 (*Carici echinatae-Trichophoretum cespitosi* Rivas-Martínez et al. 2002, syntax. syn.; non *Primulo-Trichophoretum* auct.)

Primulo integrifoliae-Scirpetum cespitosi (Gruber ex Ninot, Carreras, Carrillo et Vigo 2000) stat. nov. hoc loco]

O. *Caricetalia davalliana* Br.-Bl. 1949

Al. *Caricion davalliana* Klika 1934

Swertio perennis-Caricetum nigrae Vigo 1984

Caricetum davalliana Dutoit 1924

Carici-Pinguiculetum grandiflorae Br.-Bl. 1948

Tofieldio calyculatae-Scirpetum cespitosi Ballesteros, Baulies, Canalís et Sebastià ex Rivas-Martínez et Costa 1998

Cl. *Oxycocco palustris-Sphagnetea magellanici* Br.-Bl. et Tüxen 1943 ex Westhoff, Dijk & Passchier 1946

O. *Sphagnetalia magellanici* M. Kästner et Flössner 1933 nom. mut. prop. Bardat et al. 2004

Al. *Sphagnion magellanici* M. Kästner et Flössner 1933 nom. mut. prop. Bardat et al. 2004

Carici fuscae-Sphagnetum magellanici Bick 1985

Vaccinio microphylli-Sphagnetum capillifolii (Casanovas 1992) nomen novum hoc loco
[*Calluno-Sphagnetum subnitentis* Casanovas 1992 nom. inval., art. 43; non *Calluno-Sphagnetum capillifolii* Fernández Prieto, Fernández Ordóñez et Collado Prieto 1987]

O. *Erico tetralicis-Sphagnetalia papilloso* Schwickerath 1940

Al. *Oxycocco palustris-Ericion tetralicis* Nordhagen ex Tüxen 1937

Sphagno subnitentis-Ericetum tetralicis Ballesteros, Baulies, Canalís et Sebastià ex Rivas-Martínez et Costa 1998

CAPÍTOL VII

CONCLUSIONS GENERALS

En els capítols precedents, a partir d'estudis fets a escales geogràfiques diferents i segons metodologies específiques mostrem la importància dels gradients ecològics en l'arranjament de la notable diversitat de comunitats vegetals de les molleres i les torberes d'esfagnes, i també del conjunt de la vegetació higròfila de muntanya. També discutim el paper de factors biogeogràfics, com són els gradients macroclimàtics o la història de les flores, en la configuració de la vegetació en estudi. Hem constatat que la importància dels gradients ecològics en la ordenació de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes es pot veure afectada pel canvi en el conjunt d'espècies regional i local; i que la seva importància depèn de l'escala d'estudi i del grup d'organismes objecte d'estudi (briòfits o plantes vasculars).

A continuació enunciem les principals conclusions d'aquest treball:

1.- Als Pirineus, en sistemes de molleres estudiats a escala de detall, les espècies de plantes vasculars responen de manera diferent als gradients ecològics que no pas els briòfits. Les primeres, amb sistema radicular desenvolupat, s'ordenen primerament segons el gradient de profunditat del nivell freàtic. En canvi, les variacions químiques de l'aigua del sòl són el principal determinant ecològic pels briòfits.

2.- En sistemes de molleres pirinencs, les plantes presenten més variació causada per l'estructura espacial a escala regional, que no pas pels gradients ambientals. D'aquesta manera la composició florística pròpia de cada sistema de molleres (o localitat) és el principal rector de la composició específica de la vegetació de molleres i de torberes d'esfagnes.

3.- L'estudi detallat d'un petit sistema humit singular (bassa Nera, Pirineus centrals), va mostrar com la notable diversitat d'espècies s'hi dona i manté gràcies als gradients de pH i de mineralització de les aigües. En canvi, l'especial riquesa en rareses botàniques està relacionada amb l'elongat gradient de profunditat del nivell freàtic. La presència d'hàbitats escassos i de funcionament singular – torberes tremoloses limnogèniques, de nivell freàtic molt estable, i coixinets d'esfagnes ombrogènics, relativament secs –, amb condicions limitants pel desenvolupament vegetal, és la clau per entendre la singularitat ecològica i florística d'aquest enclavament.

4.- A la Terra del Foc, la principal variació florística en les torberes situades al llarg d'un gradient climàtic contrastat (des de la regió de Serralada, boscosa, a la de l'Estepa magallànica) es dona per causa de les diferències en la flora local (és a dir, pel factor localitat d'estudi), que vénen determinades per la flora regional i per la modificació del règim hidrològic. Tant l'evolució de les flores regionals com l'allargament del gradient de profunditat del nivell freàtic a la regió estepària, responen a l'assecamament del clima al nord de la Terra del Foc.

5.- A escala de detall, la principal variació florística de les torberes de la Terra del Foc es deu a variables relacionades amb el règim hidrològic, independentment de la regió biogeogràfica en la que es trobin.

6.- A les muntanyes de la meitat septentrional de la península Ibèrica i als Pirineus, el conjunt de la flora higròfila se separa en bloc de la resta de comunitats vegetals de muntanya en base a la seva composició florística. Per tant, el gradient d'humitat edàfica és un dels principals factors ecològics que actuen sobre la composició florística, afectant-la en el seu conjunt i fent més afí la vegetació higròfila entre ella que no pas amb la vegetació no higròfila.

7.- La classe *Oxycocco palustris-Sphagnetum magellanicum* no està ben delimitada florísticament a les muntanyes ibèriques i als Pirineus. Els seus inventaris es reparteixen entre la vegetació de les molleres àcides segons, sobretot, la seva procedència (sistema Central i serralada Cantàbrica, o Pirineus). No obstant, proposem de seguir mantenint aquesta classe de vegetació en base a les seves particulars característiques hidrològiques i de funcionament.

8.- Les molleres alcalines del *Caricion davallianae* i els herbassars higròfils amb *Molinia caerulea* formen un sol conjunt florístic entre la vegetació de muntanya. Però la idoneïtat de classificar-los en un sol sintàxon s'hauria de valorar a partir del conjunt dels inventaris disponibles, sense limitacions d'altitud.

9.- A escala regional, la fertilitat – seguida pel pH – és la principal variable ambiental implicada en la variació de les comunitats vegetals higròfiles de les muntanyes ibèriques i dels Pirineus. En canvi, les variables més importants en la variació de les comunitats vegetals de molleres i de torberes d'esfagnes són, per ordre d'importància, el pH, la posició geogràfica i la fertilitat.

10.- Les serralades més grans, altes i ben connectades amb els centres de diversitat de la vegetació higròfila són les més diverses en comunitats vegetals de molleres i de torberes d'esfagnes. Els Pirineus són la serralada més rica, encara que les landes amb esfagnes (*Ericion tetralicis*) es troben especialment ben representades a la serralada Cantàbrica.

11.- L'estudi aprofundit de les molleres de la Vall d'Aran, una regió diversa geològicament i florísticament, i favorable al desenvolupament de sistemes humits, ha resultat en el reconeixement de vint-i-dues associacions vegetals, de les quals dues es proposen com a noves (el *Straminergo straminei-Caricetum curtae* i el *Calli ergo gigantei-Narthecietum ossifragi*), una s'anomena de nou (*Vaccinio microphylli-Sphagnetum capillifolii*) i nou se citen per primera vegada als Pirineus.

12.- Finalment, proposem la inclusió de: les comunitats dels bonys d'esfagnes a l'ordre *Sphagnetalia magellanicum* M. Kástner & Flösner 1933 i a l'aliança *Sphagnion magellanicum*

M. Kästner & Flösner 1933 (totes dues noves pels esquemes sintaxonòmics seguits a Catalunya i a la resta d'Espanya); les torberes de transició o tremoloses a l'aliança *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen 1949 (citada per primera vegada d'Espanya) i a l'aliança *Rhynchosporion albae* Koch 1926 (no citada abans de Catalunya), i totes dues aliances a l'ordre *Scheuchzeretalia palustris* Nordhagen 1936 (novetat per a Catalunya).

CAPÍTOL VIII
BIBLIOGRAFIA

- Aedo, C., Aldosoro, J.J., Argüelles, J.M., Alonso, J.L.D., Riol, A.D., Valle, J.M.G. del, Laínz, M., Moral, G.M., Patallo, J., & Pedraja, Ó.S. 1993. Contribuciones al conocimiento de la flora cantábrica. *Fontqueria* 36: 349–374.
- Aho, K., Roberts, D., & Weaver, T. 2008. Using geometric and non geometric internal evaluators to compare eight vegetation classification methods. *Journal of Vegetation Science* 19: 549–562.
- Aldosoro, J.J., Aedo, C., Muñoz, J., De Hoyos, C., Vega, J.C., Negro, A., & Moreno, G. 1996. A survey on Cantabrian mires (Spain). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 54: 473–489.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., & McArdle, B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683–693.
- Auer, V. 1965. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part IV: bog profiles. *Annales Academiæ Scientiarum Fennicæ, Ser A, II* 80: 1–160.
- Aymerich, P., & Sáez, L. 2015. Comentaris i precisions previs a la checklist de la flora de Catalunya (nord-est de la península Ibèrica). *Orsis* 29: 23–90.
- Balátová-Tuláčková, E., & Hübl, E. 1985. *Feuchtbioptop aus den Nordöstlichen Alpen und aus der Böhmischen Masse*. Springer, Viena.
- Ballesteros, E. 1989. Contribució al coneixement florístic de l'Alta Ribagorça i la Vall d'Aran. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 57: 79–85.
- Ballesteros, E., Baulies, X., Canalís, V., & Sebastià, T. 1983. Landes, torberes i mulleres de l'Alta Ribagorça. *Collectanea Botanica* 14: 55–84.
- Bannister, P. 1966. The use of subjective estimates of cover abundance as a basis for ordination. *Journal of Ecology* 54: 655–674.
- Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boulet, V., Delpéch, R., Géhu, J.M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.C., Royer, J.M., Roux, G., & Touffet, J. 2004. *Prodrome des végétations de France*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Batriu, E., Pino, J., Rovira, P., & Ninot, J.M. 2011. Environmental control of plant species abundance in a microtidal Mediterranean saltmarsh. *Applied Vegetation Science* 14: 358–366.
- Baumann, M. 2006. *Water flow, spatial patterns, and hydrological self regulation of a raised bog in Tierra del Fuego (Argentina)*. Tesi de llicenciatura, Universitat de Greifswald.
- Bedford, B.L., Walbridge, M.R., & Aldous, A. 1999. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology* 80: 2151–2169.
- Bellamy, D.J. 1968. An ecological approach to the classification of European mires. In *Third International Peat Congress, Quebec (Canada)*, pp. 74–79.
- Bellamy, D.J., & Bellamy, P. 1966. An ecological approach to the classification of lowland mires of Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B* 65: 237–251.
- Belland, R.J., & Vitt, D.H. 1995. Bryophyte vegetation patterns along environmental gradients in continental bogs. *Ecoscience* 2: 395–407.
- Benito, J.L. 2003. Las comunidades con *Carex bicolor*. *Acta Botanica Barcinonensia* 49: 229–243.
- Benito, J.L. 2006. *Vegetación del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Sobrarbe, Pirineo Central Aragón)*. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.

- Berastegi Garziandia, A., Darquistade Fadrique, A., & García-Mijangos, I. 1997. Biogeografía de la España centro-septentrional. *Itinera Geobotanica* 182: 149–182.
- Vanden Berghen, C., & Peeters, A. 1982. La végétation des sols mouillés ou tourbeux de l'étage subalpin à Andorre (Pyrénées Orientales). *Bulletin de la Societe Royale de Botanique de Belgique* 115: 181–197.
- Bick, H. 1985. Die Moorvegetation der zentralen Hochvogesen. *Dissertationes Botanicae* 91: 1–288.
- Birks, H.H. 2008. The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology & Diversity* 1: 135–146.
- Blanco, D.E., & de la Balze, V.M. (Eds.). 2004. *Los turbales de la Patagonia: bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Wetlands International, Buenos Aires.
- Boelcke, O., Moore, D.M., & Roig, F.A. (Eds.). 1985. *Transecta botánica de la Patagonia Austral*. CONICET, Buenos Aires; Royal Society, Londres; Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Buenos Aires.
- Bolòs, O. de, & Vigo, J. 1984. *Flora dels Països Catalans. Vol. I*. Barcino, Barcelona.
- Bolòs, O. de, & Vigo, J. 2001. *Flora dels Països Catalans. Vol. IV*. Barcino, Barcelona.
- Bolòs, O. de, Vigo, J., Masalles, R.M., & Ninot, J.M. 2005. *Flora manual dels Països Catalans*. Pòrtic, Barcelona.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer, New York, London.
- Ter Braak, C.J.F., & Smilauer, P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide : software for canonical community ordination (version 4.5)*. Biometris, Wageningen.
- Bragazza, L. 1999. Spatial patterns of plant species in a poor mire on the Southern Alps (Italy). *Plant Biosystems* 133: 83–92.
- Bragazza, L., & Gerdol, R. 2002. Are nutrient availability and acidity-alkalinity gradients related in Sphagnum-dominated peatlands? *Journal of Vegetation Science* 13: 473–482.
- Bragazza, L., & Gerdol, R. 1999. Hydrology, groundwater chemistry and peat chemistry in relation to habitat conditions in a mire on the South-eastern Alps of Italy. *Plant Ecology* 144: 243–256.
- Bragazza, L., & Gerdol, R. 1996. Response surfaces of plant species along water-table depth and pH gradients in a poor mire on the southern Alps (Italy). *Annales Botanici Fennici* 33: 11–20.
- Bragazza, L., Rydin, H., & Gerdol, R. 2005. Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology* 177: 223–236.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. Blume, Barcelona.
- Braun-Blanquet, J. 1948. *La végétation alpine des Pyrénées orientales*. Monografía de la Estación de Estudios Pirenaicos y del Instituto Español de Edafología, Ecología y Fisiología Vegetal 9, Barcelona.
- Bridgham, S.D., Pastor, J., Janssens, J.A., Chapin, C., & Malterer, T.J. 1996. Multiple limiting gradients in peatlands: A call for a new paradigm. *Wetlands* 16: 45–65.
- Brummit, R.K. 2000. Report of the Committee for Spermatophyta. *Taxon* 49: 261–278.
- De Cáceres, M. 2005. *La Classificació numèrica de la vegetació basada en la composició florística*. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona.

- De Cáceres, M. 2013. Vegclust: Fuzzy clustering of vegetation data. <https://cran.r-project.org/package=vegclust>.
- De Cáceres, M., Chytrý, M., Agrillo, E., Attorre, F., Botta-Dukát, Z., Capelo, J., Czúcz, B., Dengler, J., Ewald, J., Faber-Langendoen, D., Feoli, E., Franklin, S.B., Gavilán, R., Gillet, F., Jansen, F., Jiménez-Alfaro, B., Krestov, P., Landucci, F., Lengyel, A., Loidi, J., Mucina, L., Peet, R.K., Roberts, D.W., Roleček, J., Schaminée, J.H.J., Schmidtlein, S., Theurillat, J.-P., Tichý, L., Walker, D. a., Wildi, O., Willner, W., & Wisser, S.K. 2015. A comparative framework for broad-scale plot-based vegetation classification. *Applied Vegetation Science* 18: 543–560.
- De Cáceres, M., Font, X., García, R., & Oliva, F. 2003. VEGANA, un paquete de programas para la gestión y análisis de datos ecológicos. In *VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre, Barcelona (España)*, pp. 1484–1497.
- De Cáceres, M., & Jansen, F. 2015. Indicspecies: relationship between species and groups of sites. R package version 1.7.5. <https://cran.r-project.org/package=indicspecies>.
- Carreras, J., Carrillo, E., Masalles, R.M., Vigo, J.M., & Ninot, J.M. 1993. El poblament vegetal de les valls de Barravés i Castanesa. I. Flora i vegetació. *Acta Botanica Barcinonensia* 42: 1–392.
- Carrillo, E., Batriu, E., Carreras, J., Ferré, A., Lluent, A., Ninot, J.M., & Pérez-Haase, A. 2007. *Identificació, localització i cartografia a escala 1:50.000 i integració en un Sistema d'Informació Geogràfica dels Hàbitats CORINE de Catalunya de la conca del Lac Redon i de la pleta de Molières (Val d'Aran)*. Informe de recerca. Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici.
- Carrillo, E., Brugués, M., Carreras, J., Cros, R.M., Ferré, A., Ninot, J.M., Pérez-Haase, A., & Ruiz, E. 2008. Singularitat de la vegetació de les reserves integrals de Trescuro i d'Aiguamòg. In *VII Jornades sobre recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, Barruera (España)*, pp. 177–192. Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Carrillo, E., & Ninot, J.M. 1992. *Flora i vegetació de les valls d'Espot i de Boí. Volum II*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Casanovas, L. 1991. *Estudis sobre l'estructura i l'ecologia de les molles pirinenques*. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona.
- Casanovas, L. 1992. Contribució a l'estudi de les torberes dels Pirineus. In *Simposi Internacional de Botànica Pius Font i Quer, 1988, Lleida (España)*. Vol. II, pp. 241–250. Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida.
- Casanovas, L. 1996. Contribució a l'estudi de les molles dels Pirineus. *Folia Botanica Miscellanea* 10: 175–201.
- Casas, C., Brugués, M., Cros, R.M., & Sérgio, C. 2006. *Handbook of mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Casas, C., Brugués, M., Cros, R.M., Sérgio, C., & Infante, M. 2009. *Handbook of liverworts and hornworts of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands: illustrated keys to genera and species*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Castroviejo, S. (Ed.). *Flora Iberica*. Real Jardín Botánico de Madrid. CSIC, Madrid.
- Cayuela, L., & Gotelli, N.J. 2014. RareNMtests: ecological and biogeographical null model tests for comparing rarefaction curves 1.1. <https://cran.r-project.org/package=rareNMtests>.

- Cayuela, L., Gotelli, N.J., & Colwell, R.K. 2015. Ecological and biogeographic null hypotheses for comparing rarefaction curves. *Ecological Monographs* 85: 437–455.
- Chee, W.L., & Vitt, D.H. 1989. The vegetation surface water chemistry and peat chemistry of moderate-rich fens in Central Alberta, Canada. *Wetlands* 9: 227–262.
- Cheek, M. 1998. Proposal to reject the name *Drosera longifolia* (*Droseraceae*). *Taxon* 27: 749–750.
- Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J., & Botta-Dukát, Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 79–90.
- Collantes, M.B., Anchorena, J.A., Stoffella, S., Escartín, C., & Rauber, R. 2009. Wetlands of the Magellanic Steppe (Tierra Del Fuego, Argentina). *Folia Geobotanica* 44: 227–245.
- Collantes, M., & Faggi, A.M. 1999. Los humedales del sur de Sudamérica. In Málvarez, A.I. (ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados del sur de Sudamérica*, pp. 15–25. UNESCO-MAB, Buenos Aires.
- Cooke, J., & Leishman, M.R. 2011. Is plant ecology more siliceous than we realise? *Trends in Plant Science* 16: 61–68.
- Coste, H., & Soulié, J. 1913. Florule du Val d'Aran. *Bulletin de géographie botanique* 23: 91–208.
- Damman, A.W.H. 1986. Hydrology, development and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a Western Newfoundland Canada Bog. *Canadian Journal of Botany* 64: 384–394.
- Damman, A.W.H., & French, T.W. 1987. *The ecology of peat bogs of the glaciated northeastern USA: a community profile*. Fish and Wildlife Service, U.S. Dept. of the Interior, Washington, DC.
- Dítě, D., Navrátilová, J., Hájek, M., Valachovič, M., & Pukajová, D. 2006. Habitat variability and classification of *Utricularia* communities: Comparison of peat depressions in Slovakia and the Třeboň basin. *Preslia* 78: 331–343.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- Dutoit, D. 1924. *Les associations végétales des sous-Alpes de Vevey (Suisse)*. Tesi doctoral, Universitat de Lausanne.
- Ellenberg, H. 1979. Zeigerwerte von Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9: 1–122.
- Epstein, E. 1999. Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 641–664.
- Epstein, E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 11–17.
- Fernández Prieto, J.A., Fernández Ordóñez, M.C., & Collado Prieto, M.A. 1987. Datos sobre la vegetación de las turberas de esfagnos galaico-asturianas y orocantánbricas. *Lazaroa* 7: 443–471.
- Filipová, L., Hedl, R., & Covacevich, N. 2010. Variability of soil types in wetland meadows in the south of the Chilean Patagonia. *Chilean Journal of Agricultural Research* 70: 266–277.
- Filipová, L., Hédl, R., & Dančák, M. 2013. Magellanic wetlands: more than moor. *Folia Geobotanica* 48: 163–188.

- Flinn, K.M., Lechowicz, M.J., & Waterway, M.J. 2008. Plant species diversity and composition of wetlands within an upland forest. *American Journal of Botany* 95: 1216–1224.
- Fraley, C., Raftery, A.E., & Scrucca, L. 2015. mclust: Normal Mixture Modelling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation. <https://cran.r-project.org/package=mclust>.
- Fraser, L.H., & Keddy, P.A. (Eds.). 2009. *The world's largest wetlands*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frederiksen, P. 1988. Soils of Tierra del Fuego. A satellite-based land survey approach. *Folia Geographica Danica* 18: 1–159.
- Fukami, T. 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology* 85: 3234–3242.
- Gaillardet, J., Dupré, B., Louvat, P., & Allègre, C.J. 1999. Global silicate weathering and CO₂ consumption rates deduced from the chemistry of large rivers. *Chemical Geology* 159: 3–30.
- Gallandat, J.D. 1982. *Prairies marécageuses du Haut-Jura; Molinietales, Scheuchzeria-Caricetea fuscae et Phragmitetea*. Flueck-Wirth, Teufen, Switzerland.
- Garbuzov, M., Reidinger, S., & Hartley, S.E. 2011. Interactive effects of plant-available soil silicon and herbivory on competition between two grass species. *Annals of Botany* 108: 1355–1363.
- Garilleti, R., & Albertos, B. (Eds.). 2012. *Atlas y libro rojo de los briófitos amenazados de España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Gaston, K.J., & Blackburn, T.M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Scientific Publications, Malden.
- Gavilán, R.G., Fernández-González, F., & Blasi, C. 1998. Climatic classification and ordination of the Spanish Sistema Central: Relationships with potential vegetation. *Plant Ecology* 139: 1–11.
- Gerdol, R. 1995. Community and species-performance patterns along an alpine poor-rich mire gradient. *Journal of Vegetation Science* 6: 175–182.
- Gerdol, R. 1990. Vegetation patterns and nutrient status of two mixed mires in the Southern Alps. *Journal of Vegetation Science* 1: 663–668.
- Gerdol, R., Pontin, A., Tomaselli, M., Bombonato, L., Brancaleoni, L., Gualmini, M., Petraglia, A., Siffi, C., & Gargini, A. 2011. Hydrologic controls on water chemistry, vegetation and ecological patterns in two mires in the South-Eastern Alps (Italy). *Catena* 86: 86–97.
- Gocke, M., Liang, W., Sommer, M., & Kuzyakov, Y. 2013. Silicon uptake by wheat: effects of Si pools and pH. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 176: 551–560.
- Gore, A.J.P. 1983a. Introduction. In Gore, A.J.P. (ed.), *Mires: swamp, bog, fen and moor*. 4A., pp. 1–34. Elsevier Scientific, Amsterdam, New York.
- Gore, A.J.P. (Ed.). 1983b. *Mires: swamp, bog, fen and moor*. Vol. 4A. *Analytical studies*. Elsevier Scientific, Amsterdam, New York.
- Gore, A.J.P. (Ed.). 1983c. *Mires: swamp, bog, fen and moor*. Vol. 4B. *Regional studies*. Elsevier Scientific, Amsterdam, New York.
- Gorham, E. 1957. The development of peatlands. *The quarterly review of biology* 32: 145–166.

- Gotelli, N.J. 1995. *A primer of ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111–127.
- Grabherr, G., & Mucina, L. (Eds.). 1993. *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Grootjans, A., Iturraspe, R., Fritz, C., Moen, A., & Joosten, H. 2014. Mires and mire types of Peninsula Mitre, Tierra del Fuego, Argentina. *Mires and Peat* 14: 1.
- Grootjans, A., Iturraspe, R., Lanting, A., Fritz, C., & Joosten, H. 2010. Ecohydrological features of some contrasting mires in Tierra del Fuego, Argentina. *Mires and Peat* 6: 1–15.
- Gruber, M. 1978. *La végétation des Pyrénées Ariègeoises et Catalanes occidentales*. Tesi doctoral, Université d'Aix Marseille III.
- Hájek, M., Hajková, P., Rybníček, K., & Hekera, P. 2005. Present vegetation of spring fens and its relation to water chemistry. In Poulíková, A., Hájek, M., & Rybníček, K. (eds.), *Ecology and palaeoecology of spring fens of the West Carpathians*, pp. 69–103. Palacký University, Olomouc.
- Hájek, M., Hekera, P., & Hájková, P. 2002. Spring fen vegetation and water chemistry in the Western Carpathian flysch zone. *Folia Geobotanica* 37: 205–224.
- Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P., & Dítě, D. 2006. Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 97–114.
- Hájek, M., Horsák, M., Tichý, L., Hajková, P., Dítě, D., & Jamrichová, E. 2011. Testing a relict distributional pattern of fen plant and terrestrial snail species at the Holocene scale: a null model approach. *Journal of Biogeography* 38: 742–755.
- Hájek, M., Poulíčková, A., Vašutová, M., Syrovátka, V., Jiroušek, M., Štěpánková, J., Opravilová, V., & Hájková, P. 2014. Small ones and big ones: cross-taxon congruence reflects organism body size in ombrotrophic bogs. *Hydrobiologia* 726: 95–107.
- Hájková, P., & Hájek, M. 2004a. Bryophyte and vascular plant responses to base-richness and water level gradients in Western Carpathian *Sphagnum*-rich mires. *Folia Geobotanica* 39: 335–351.
- Hájková, P., & Hájek, M. 2003. Species richness and above-ground biomass of poor and calcareous spring fens in the flysch West Carpathians, and their relationships to water and soil chemistry. *Preslia* 75: 271–287.
- Hájková, P., & Hájek, M. 2004b. *Sphagnum*-mediated successional pattern in the mixed mire in the Muranska planina Mts (Western Carpathians, Slovakia). *Biologia (Bratislava)* 59: 65–74.
- Hájková, P., Hájek, M., & Apostolova, I. 2006. Diversity of wetland vegetation in the Bulgarian high mountains, main gradients and context-dependence of the pH role. *Plant Ecology* 184: 111–130.
- Hájková, P., Hájek, M., Apostolova, I., Zeleny, D., & Dítě, D. 2008. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires. *Journal of Biogeography* 35: 282–294.

- Hajková, P., Horsák, M., Hájek, M., Jankovská, V., Jamrichová, E., & Moutelíková, J. 2015. Using multi-proxy palaeoecology to test a relict status of refugial populations of calcareous-fen species in the Western Carpathians. *Holocene* 25: 702–715.
- Hájková, P., Wolf, P., & Hájek, M. 2004. Environmental factors and Carpathian spring fen vegetation: the importance of scale and temporal variation. *Annales Botanici Fennici* 41: 249–262.
- Heras, P., Infante, M., Biurrun, I., Campos, J.A., & Berástegui Gartzandia, A. 2010. Tipología , vegetación y estado de conservación de los hábitats hidroturbosos del noroeste de Navarra. *Acta Botanica Barcinonensia* 53: 27–45.
- Hettenbergerová, E., Hájek, M., Zelený, D., Jiroušková, J., & Mikulášková, E. 2013. Changes in species richness and species composition of vascular plants and bryophytes along a moisture gradient. *Preslia* 85: 369–388.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hill, M.O., Preston, C.D., Bosanquet, S.D.S., & Roy, D.B. 2007. *BRYOATT. Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts*. The Saxon Print Group, Norwich.
- Hodson, M.J., White, P.J., Mead, A., & Broadley, M.R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany* 96: 1027–1046.
- Horsák, M., & Hájek, M. 2003. Composition and species richness of molluscan communities in relation to vegetation and water chemistry in the Western Carpathian spring fens: The poor-rich gradient. *Journal of Molluscan Studies* 69: 349–357.
- Ingerpuu, N., Vellak, K., Kukk, T., & Pärtel, M. 2001. Bryophyte and vascular plant species richness in boreo-nemoral forests and mires. *Biodiversity and Conservation* 10: 2153–2166.
- Iturraspe, R. 2010. *Las turberas de Tierra del Fuego y el Cambio Climático global*. Buenos Aires.
- Ivanov, K.E. 1981. *Water movement in mirelands*. Academic Press, London.
- Jackson, M.M., Turner, M.G., Pearson, S.M., & Ives, A.R. 2012. Seeing the forest and the trees: multilevel models reveal both species and community patterns. *Ecosphere* 3: 1–16.
- Jiménez-Alfaro, B., Díaz González, T.E., & Fernández Pascual, E. 2010. Grupos de vegetación y hábitats de tremadales neutro-basófilos en las montañas pirenaico-cantábricas. *Acta Botanica Barcinonensia* 53: 47–60.
- Jiménez-Alfaro, B., Fernández-Pascual, E., Díaz González, T.E., Pérez-Haase, A., & Ninot, J.M. 2012. Diversity of rich fen vegetation and related plant specialists in mountain refugia of the Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica* 47: 403–419.
- Jiménez-Alfaro, B., Hájek, M., Ejrnaes, R., Rodwell, J., Pawlikowski, P., Weeda, E.J., Laitinen, J., Moen, A., Bergamini, A., Aunina, L., Sekulová, L., Tahvanainen, T., Gillet, F., Jandt, U., Dítě, D., Hajková, P., Corriol, G., Kondelin, H., & Díaz, T.E. 2014. Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe. *Applied Vegetation Science* 17: 367–380.
- Joosten, H., & Clarke, D. 2002. *Wise use of mires and peatlands*. International Mire Conservation Group and International Peat Society, Jyväskylä.

- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439.
- Julve, P. 2010. Les synusies sphaguales des tourbières acidophiles de l'Europe occidentale : position des sphaignes dans les niveaux hydrologiques et synthèse phytosociologique. *Annales scientifiques de la réserve de Biosphère transfrontalière Vosges du Nord-Pfälzerwald* 15: 103–122.
- Kleinebecker, T., Hoelzel, N., & Vogel, A. 2007. Gradients of continentality and moisture in South Patagonian ombrotrophic peatland vegetation. *Folia Geobotanica* 42: 363–382.
- Kleinebecker, T., Hoelzel, N., & Vogel, A. 2010. Patterns and gradients of diversity in South Patagonian ombrotrophic peat bogs. *Austral Ecology* 35: 1–12.
- Kleinebecker, T., Hoelzel, N., & Vogel, A. 2008. South Patagonian ombrotrophic bog vegetation reflects biogeochemical gradients at the landscape level. *Journal of Vegetation Science* 19: 151–160.
- Knollová, I., Chytrý, M., Tichý, L., & Hájek, O. 2005. Resampling of phytosociological databases: some strategies for obtaining more representative data sets for classification studies. *Journal of Vegetation Science* 16: 479–486.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Heidelberg.
- Legendre, P., & Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Lengyel, A., Chytrý, M., & Tichý, L. 2011. Heterogeneity-constrained random resampling of phytosociological databases. *Journal of Vegetation Science* 22: 175–183.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., & Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125–144.
- Lepš, J., & Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using Canoco*. Cambridge University Press, Cambridge, etc.
- Loidi, J., Biurrun, I., & Herrera, M. 1997. La vegetación del centro-septentrional de España. *Itinera Geobotanica* 9: 161–618.
- Luceño, M., & Mejías, P.J. 2008. *Carex* sect. *Ceratocystis* Dumort. (*Cyperaceae*). In Castroviejo, S. (ed.), *Flora Iberica*, vol. XVIII, pp. 191–204. CSIC, Madrid.
- Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
- Van der Maarel, E., & Franklin, J. (Eds.). 2012. *Vegetation ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. New York.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. 2015. Cluster analysis basics and extensions. R package version 2.0.3. <https://cran.r-project.org/package=cluster>.
- Malmer, N. 1962. Studies on mire vegetation in the Archaean Area of Southwestern Götaland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Åkhult mire. *Opera Botanica* 7: 1–322.
- Malmer, N. 1986. Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. *Canadian Journal of Botany* 64: 375–383.

- Malmer, N., Horton, D.G., & Vitt, D.H. 1992. Element concentrations in mosses and surface waters of western Canadian mires relative to precipitation chemistry and hydrology. *Ecography* 15: 114–128.
- Marini, L., Nascimbene, J., Scotton, M., & Klimek, S. 2008. Hydrochemistry, water table depth and related distribution patterns of vascular plants in a mixed mire. *Plant Biosystems* 142: 79–86.
- Martínez Cortizas, A., & García-Rodeja Gayoso, E. (Eds.). 2001. *Turberas de montaña de Galicia*. Xunta de Galicia. Consellería de Medio Ambiente, Valladares.
- Martínez Parras, J.M. 1987. *Comunidades vegetales de Sierra Nevada (España)*. Universidad de Alcalá de Henares. Secretaría General. Servicio de Publicaciones, Alcalá de Henares.
- De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E., & Brendonck, L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 715–725.
- De Mendiburu, F. 2014. *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*. R package version 1.2-1. URL <https://cran.r-project.org/package=agricolae>.
- Miller, N.G., & McDaniel, S.F. 2004. Bryophyte dispersal inferred from colonization of an introduced substratum on Whiteface Mountain, New York. *American journal of botany* 91: 1173–1182.
- Miserere, L., Montacchini, F., & Buffa, G. 2003. Ecology of some mire and bog plant communities in the Western Italian Alps. *Journal of Limnology* 62: 88–96.
- Mitsch, W.J., & Gosselink, J.G. (Eds.). 1993. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Molina, J.A. 2001. Oligotrophic spring vegetation in Spanish mountain ranges. *Folia Geobotanica* 36: 281–291.
- Moore, D.M. 1985. *Flora of Tierra del Fuego*. Nelson, Oswestry.
- Moore, T., & Basiliko, N. 2006. Decomposition in Boreal peatlands. In Wieder, R.K. & Vitt, D.H. (eds.), *Boreal Peatland ecosystems*, pp. 125–143. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Moore, P.D., & Bellamy, D.J. 1974. *Peatlands*. Elek science, London.
- Mucina, L. 1997. Classification of vegetation: past, present and future. *Journal of Vegetation Science* 8: 751–760.
- Muñoz, J., Aldasoro, J.J., Negro, A., De Hoyos, C., & Vega, J.C. 2003. Flora and water chemistry in a relictic mire complex: the Sierra Segundera mire area (Zamora, NW Spain). *Hydrobiologia* 495: 1–16.
- Nagy, L., Grabherr, G., Körner, C., & Thompson, D.B.A. 2003. *Alpine biodiversity in Europe*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Nava, H. 1988. Flora y vegetación orófila de los Picos de Europa. *Ruizia* 6: 1–242.
- Navarro, G. 1986. Datos sobre la flora de las Sierras de Urbión, Neila y Cabrejas (Sistema Ibérico Septentrional). *Lazaroa* 10: 289–293.
- Ninot, J.M., Carreras, J., Carrillo, E., & Vigo, J. 2000. Syntaxonomic conspectus of the vegetation of Catalonia and Andorra. I: hygrophylous herbaceous communities. *Acta Botanica Barcinonensia* 46: 191–237.

- Ninot, J.M., Carrillo, E., & Font, X. 1999. Hygrophilous herbaceous vegetation of Catalonia. Retrieval from the data bank Floracat. *Annali di Botanica* 57: 41–48.
- Ninot, J.M., Carrillo, E., Font, X., Carreras, J., Ferré, A., Masalles, R.M., Soriano, I., & Vigo, J. 2007. Altitude zonation in the Pyrenees. A geobotanic interpretation. *Phytocoenologia* 37: 371–398.
- Økland, R.H. 1989. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosel, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. *Sommerfeltia* 8: 1–172.
- Økland, R.H. 1990. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradients by detrended (canonical) correspondence analysis. *Nordic Journal of Botany* 10: 79–108.
- Økland, R.H., Økland, T., & Rydgren, K. 2001. A Scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires: Reply to Wheeler and Proctor. *Journal of Ecology* 89: 481–486.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., & Wagner, H. 2015. Vegan: community ecology package. R package version 2.2-1. <https://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Ozenda, P. 1985. *La Végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., & van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111–117.
- Peinado, M., & Rivas-Martínez, S. 1987. *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares. Secretaria General. Servicio de Publicaciones, Alcalá de Henares.
- Penin, D., Largier, G., & Lay, S. 2003. Les plantes rares, menacés ou protégées en France, état des lieux pour la montagne pyreneenne. *Acta Botanica Barcinonensia* 49: 119–126.
- Pérez-Haase, A., Batriu, E., Carrillo, E., & Ninot, J.M. 2011. Estudi ecològic de les molles de la Vall d'Aran. In *Actes del IX Col·loqui Internacional de Botànica Pirenaico-cantàbrica a Ordino (Andorra)*, pp. 343–348. CENMA, Institut d'Estudis Andorrans, Andorra la Vella.
- Pérez-Haase, A., Carrillo, E., Batriu, E., & Ninot, J.M. 2010. Diversitat de comunitats vegetals a les molles de la Vall d'Aran (Pirineus centrals). *Acta Botanica Barcinonensia* 53: 61–112.
- Pérez-Haase, A., & Ninot, J.M. 2008. Caracterització florística i ecològica de les molles de la Bassa Nera (Aiguamòg). In *VII Jornades sobre recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, Barruera (Espanya)*, pp. 193–213. Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Pérez-Haase, A., & Ninot, J.M. 2004. Patrons biogeogràfics a la flora de les molles dels Pirineus catalans. In *VI Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, Espot (Espanya)*, pp. 117–132. Generalitat de Catalunya, Lleida.
- Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 46: 299–312.
- Pignatti, S., Oberdorfer, E., Schaminées, J.H.J., & Westhoff, V. 1995. On the concept of vegetation class in phytosociology. *Journal of Vegetation Science* 6: 143–152.
- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121–250.

- Quézel, P. 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du nord : essai de synthèse biogéographique et phytosociologique*. Lechevalier, Paris.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rand, W.M. 1971. Objective criteria for the evaluation of clustering methods. *Journal of the American Statistical Association* 66: 846–850.
- Ribichich, A.M. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28: 88–98.
- Ricotta, C., Carboni, M., & Acosta, A.T.R. 2015. Let the concept of indicator species be functional! *Journal of Vegetation Science* 26: 839–847.
- Rivas Goday, S., & Borja Carbonell, C. 1961. Estudio de vegetación y flórua, del macizo de Gúdar y Jabalambre. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 17: 285–406.
- Rivas-Martínez, S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 21: 5–325.
- Rivas-Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España - Parte II. *Itinera Geobotanica* 18: 5–424.
- Rivas-Martínez, S., Bascónes, J.C., Díaz, T.E., & Fernandez-Gonzalez, F. 1991. Vegetación del Pirineo Occidental y Navarra. *Itinera Geobotanica* 5: 5–455.
- Rivas-Martínez, S., & Costa, M. 1998. Datos sobre la vegetación y el bioclima del Valle de Arán. *Acta Botanica Barcinonensia* 45: 473–499.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández Prieto, J.A., Loidi, J., & Penas, Á. 1984. *Los Picos de Europa: la vegetación de la alta montaña cantábrica*. Ediciones leonesas, León.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández-González, F., Izco, J., Loidi, J., Lousã, M., & Penas, Á. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera geobotanica* 15: 433–922.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F., Loidi, J., Lousã, M., & Penas, A. 2001. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera geobotanica* 14: 5–341.
- Rivas-Martínez, S., & Pizarro, J. 1988. Datos sobre la vegetación y biogeografía de los Picos de Europa. *Acta Botanica Malacitana* 13: 201–207.
- Rodwell, J.S. (Ed.). 1995. *British Plant Communities, Vol. 4. Aquatic communities, swamps and tall-herb fens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodwell, J.S. 1991. *British Plant Communities, Volume 2: Mires and Heaths*. Cambridge University Press, Cambridge, etc.
- Roig, F.A., Anchorena, J., Dollenz, O., Faggi, A.M., & Méndez, E. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia Austral. In Boelcke, O., Moore, D.M., & Roig, F.A. (eds.), *Transecta botánica de la Patagonia Austral*, p. 350:519. CONICET, Buenos Aires; Royal Society, Londres; Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Buenos Aires.

- Royer, J.M., Vadam, J.C., Gillet, F., Aumonier, J.P., & M.F. A. 1980. Etude phytosociologique des tourbières acides du Haut Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. *Colloques Phytosociologiques* 7: 295–344.
- Rydin, H., & Jeglum, J. 2006. *The biology of peatlands*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Sáez, L., Aymerich, P., & Blanché, C. 2010. *Llibre vermell de les plantes vasculares endèmiques i amenaçades de Catalunya*. Argania editio, Barcelona.
- Schaller, J., Brackhage, C., & Dudel, E.G. 2012. Silicon availability changes structural carbon ratio and phenol content of grasses. *Environmental and Experimental Botany* 77: 283–287.
- Schaller, J., Schoelynck, J., Struyf, E., & Meire, P. 2015. Silicon affects nutrient content and ratios of wetland plants. *Silicon*. doi: 10.1007/s12633-015-9302-y
- Schoelynck, J., Müller, F., Vandevenne, F., Bal, K., Barão, L., Smis, A., Opdekamp, W., Meire, P., & Struyf, E. 2014. Silicon-vegetation interaction in multiple ecosystems: a review. *Journal of Vegetation Science* 25: 301–313.
- Schubert, R., Hilbig, W., & Klotz, S. 1995. *Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordostdeutschlands*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Sekulová, L., Hájek, M., Hajková, P., Mikulásková, E., Buttler, A., Syrovatková, V., & Rozbrojová, Z. 2012. Patterns of bryophyte and vascular plant richness in European subalpine springs. *Plant Ecology* 213: 237–249.
- Sekulová, L., Hájek, M., Hájková, P., Mikulášková, E., & Rozbrojová, Z. 2011. Alpine wetlands in the West Carpathians: vegetation survey and vegetation-environment relationships. *Preslia (Prague)* 83: 1–24.
- Sekulová, L., Hájek, M., & Syrovatková, V. 2013. Vegetation-environment relationships in alpine mires of the West Carpathians and the Alps. *Journal of Vegetation Science* 24: 1118–1128.
- Sérgio, C., Brugués, M., Cros, R.M., Casas, C., & Garcia, C. 2007. The 2006 Red List and an updated checklist of bryophytes of the Iberian Peninsula (Portugal, Spain and Andorra). *Lindbergia* 31: 109–125.
- Sjörs, H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. *Acta Phytogeographica Suecica* 21: 1–299.
- Sjörs, H. 1952. On the Relation between vegetation and electrolytes in North Swedish mire waters. *Oikos* 2: 241–258.
- Sjörs, H., & Gunnarsson, U. 2002. Calcium and pH in north and central Swedish mire waters. *Journal of Ecology* 90: 650–657.
- Sommer, M., Kaczorek, D., Kuzyakov, Y., & Breuer, J. 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes - A review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 169: 310–329.
- Song, Z., Liu, H., Zhao, F., & Xu, C. 2014. Ecological stoichiometry of N:P:Si in China's grasslands. *Plant and Soil* 380: 165–179.
- Steiner, G.M. 1993. Scheuchzerio-Caricetea fuscae. In Grabherr, G. & Mucina, L. (eds.), *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II.*, pp. 131–181. Gustav Fischer, Stuttgart.

- Struyf, E., Van Damme, S., Gribsholt, B., Bal, K., Beauchard, O., Middelburg, J.J., & Meire, P. 2007. *Phragmites australis* and silica cycling in tidal wetlands. *Aquatic Botany* 87: 134–140.
- Sundberg, S. 2013. Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography* 36: 364–373.
- Tahvanainen, T. 2004. Water chemistry of mires in relation to the poor-rich vegetation gradient and contrasting geochemical zones of the north-eastern Fennoscandian shield. *Folia Geobotanica* 39: 353–369.
- Tahvanainen, T., & Tolonen, K. 2004. Patterns of species responses to the water-table depth gradient in Finnish mires, Tampere. In *Proceedings of the 12th International Peat Congress*, pp. 925–930.
- Thébaud, G., Goubet, P., Skrzypczak, R., & Sourp, É. 2009. Communautés végétales des tourbières ombrotrophes du Massif central oriental (France). *Acta Botanica Gallica* 156: 341–377.
- Thébaud, G., & Pétel, G. 2008. A contribution to the revision of ombrotrophic and ombrominerotrophic mires communities. *Phytocoenologia* 38: 239–256.
- Thorntwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38: 55–94.
- Tichý, L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.
- Tichý, L., Chytrý, M., Hájek, M., Talbot, S.S., & Botta-Dukát, Z. 2010. OptimClass: Using species-to-cluster fidelity to determine the optimal partition in classification of ecological communities. *Journal of Vegetation Science* 21: 287–299.
- Tichý, L., Chytrý, M., & Šmarda, P. 2011. Evaluating the stability of the classification of community data. *Ecography* 34: 807–813.
- Turmel, J.M. 1955. Le pic de midi d'Ossau. Ecologie et végétation. *Mémoires du Muséum National Histoire Naturelle, Nouvelle Serie, B* 5: 1–207.
- Tüxen, R., Miyawaki, A., & Fujiwara, K. 1972. Eine Erweiterte Gliederung der *Oxycocco-Sphagnetea*. In *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*, pp. 500–520. Rinteln.
- Vigo, J. 1996. *El poblament vegetal de la Vall de Ribes*. Institut Cartogràfic de Catalunya, Barcelona.
- Vigo, J. 1968. *La vegetació del massís de Penyagolosa*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Vitt, D.H. 2006. Functional characteristics and indicators of Boreal Peatlands. In Wieder, R.K. & Vitt, D.H. (eds.), *Boreal Peatland ecosystems*, pp. 9–24. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Vitt, D.H. 2009. Peatlands. In Jørgensen, S.E. (ed.), *Ecosystem ecology*, pp. 330–339. Elsevier, Amsterdam.
- Vitt, D.H., & Belland, R.J. 1995. The bryophytes of peatlands in continental western Canada. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40: 339–348.
- Vitt, D.H., & Chee, W.L. 1990. The Relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio* 89: 87–106.
- Vitt, D.H., Li, Y., & Belland, R.J. 1995. Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental Western Canada. *Bryologist* 98: 218–227.
- Weber, H.E., Moravec, J., & Theurillat, J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. *Journal of Vegetation Science* 11: 739–768.

- Weiher, E., & Keddy, P.A. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73: 323–335.
- Wheeler, B.D. 1999. Water and plants in freshwater wetlands. In Baird, A. & Wilby, R.L. (eds.), *Hydroecology: Plants and Water in Terrestrial and Aquatic Ecosystems*, pp. 127–180. Routledge, London.
- Wheeler, B.D., & Proctor, M.C.F. 2000. Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology* 88: 187–203.
- Whitehouse, H.E., & Bayley, S.E. 2005. Vegetation patterns and biodiversity of peatland plant communities surrounding mid-boreal wetland ponds in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany* 83: 621–637.
- Wieder, R.K., & Vitt, D.H. (Eds.). 2006. *Boreal peatland ecosystems*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Wiser, S.K., & De Cáceres, M. 2013. Updating vegetation classifications: An example with New Zealand's woody vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24: 80–93.
- Zelený, D., & Schaffers, A.P. 2012. Too good to be true: Pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science* 23: 419–431.

