

La vegetación briofítica rupícola en relación con los gradientes altitudinal e higrico en el Montseny (Barcelona)

Francisco Lloret

Departament de Botànica. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. Bellaterra (Barcelona).

Key words: bryophytes, elevation, environmental gradients, moisture, Montseny, Spain.

Abstract. *Data on saxicolous vegetation of bryophytes in relation to elevation and moisture gradients in Montseny (NE Spain).* Bryophytic vegetation along an elevation gradient of 1350 m in Montseny has been studied by sampling 36 stones or walls with different moisture index, calculated from the distance to the nearest running water. The distribution of 20 species along these two gradients is shown, as well as the number of species in the different moisture classes and vegetation stages (montane evergreen-oak forest, beech forest and fir forest). Finally the Sørensen's similarity index between them has been calculated. An increase of the floristic richness has been found linked to a higher moisture level and a lower altitude. This fact seems to be related to the type of forest, that in lower altitudes (montane evergreen-oak forest) has a higher environmental diversity. In the beech and fir forests the level of moisture is more constant and richness decreases. This fact affects also the pattern of distribution of some species.

Resumen. Se ha estudiado la vegetación briofítica rupícola a lo largo de un gradiente altitudinal de 1350 m en el Montseny. Para ello se han inventariado un total de 36 bloques o paredes con distinto grado de humedad, estimado a partir de la distancia al curso de agua más próximo. Se muestra la distribución de 20 especies en función de ambos gradientes, así como el número total de especies en las diferentes clases de humedad y pisos de vegetación localizados en la zona (encinar montano, hayedo y abetal). Finalmente se han calculado también los índices de similitud de Sørensen existentes entre ellos. Se aprecia un aumento de la riqueza florística ligada a un mayor nivel de humedad y a una disminución de la altitud. Este último hecho parece deberse al tipo de bosque, que en niveles inferiores (encinar montano) proporciona una mayor diversidad ambiental. En el hayedo y el abetal el nivel de humedad en el bosque es más constante y la riqueza disminuye. Este mismo fenómeno queda reflejado en la distribución de algunas especies.

Introducción

En los últimos años se ha venido experimentando un creciente interés de los briólogos por determinados aspectos de la ecología de los briófitos (Scott 1982, Smith 1982). Uno de los campos donde más se ha trabajado ha sido en el estudio de las pautas de distribución de los briófitos respecto

de diferentes gradientes ambientales (Alpert & Oechel 1982, Flock 1978, Kimmerer & Allen 1982, Lee & La Roi 1979a, b, Slack 1977, Slack et al. 1980, Vitt & Slack 1975, Watson 1981).

Aunque en general se admite que estas pautas dependen fundamentalmente de factores microambientales, éstos son en muchas ocasiones difíciles de medir y se hace necesario el empleo de métodos más indirectos. Una aproximación que con frecuencia se ha usado ha sido la utilización de la altitud como un parámetro general del cual dependen a nivel local la temperatura y las precipitaciones, las cuales a su vez determinan los diferentes pisos de vegetación.

Por otro lado es posible tener una cierta información del grado de humedad de cada parcela de estudio a partir de criterios sencillos como son la distancia al curso de agua más próximo, combinada con el grado de exposición dependiente de la cobertura forestal.

Ésta es la idea que inspira el presente trabajo, en el que nos proponemos mostrar la distribución de algunas especies de briófitos a lo largo de un gradiente altitudinal ocupado por diferentes pisos de vegetación y situado en el valle de Santa Fe del Montseny (Barcelona). También compararemos el número de especies encontradas en los diferentes pisos de vegetación y ambientes higrícos, y calcularemos un índice de similitud (índice de Sørensen) entre ellos.

Este trabajo se refiere exclusivamente a los briófitos que crecen sobre piedras o grandes bloques silíceos, ya vivan directamente sobre la piedra (saxícolas), en grietas o fisuras (fisurícolas), o en pequeños replanos o taludes rellenos de tierra y humus (terrícolas o humícolas).

Área de estudio

El área donde se ha realizado el trabajo está enclavada en el Macizo del Montseny, el cual forma parte de la Serralada Prelitoral Catalana, en el límite entre las provincias de Barcelona y Girona. Esta región se halla bien estudiada en sus aspectos de climatología y vegetación (Bolòs 1983). Igualmente la brioflora del macizo es bien conocida gracias a los trabajos de Casas (1959-1960) y Casas et al. (1985).

El valle de Santa Fe (UTM 31T DG 52) se extiende desde el Coll Ses Basses (1649 m) hasta la localidad de Gualba de Dalt (177 m); está orientado al SE, con un recorrido aproximado de 8.5 km y un desnivel de 1472 m. El sustrato litológico lo forman materiales silíceos, fundamentalmente esquistos paleozoicos y granitos. El gran desnivel existente hace que las condiciones climáticas varíen considerablemente desde las cimas hasta el pie del macizo (Tabla 1). Es de destacar la importancia de las nieblas que con frecuencia cubren este valle por encima de los 1000 m, y que contribuyen en gran medida a la conservación de un ambiente húmedo durante todo el año.

Tabla 1. Datos climáticos del valle de Santa Fe y localidades próximas^a

	Altitud (m.s.m.)	Temperatura media (°C)			Precipitac. anual (mm)
		mensual mín.	mensual máx.	anual	
Turó de l'Home ^b	1712	-0.4 (enero)	15.4 (julio)	6.5	1045
Santa Fèb	1120	1.0 (enero)	16.7 (agosto)	9.1	1217
Sant Celoni ^c	155	-	-	14.6	709
Breda ^c	170	-	-	-	777

^a Datos de Bolòs (1983).

^b Localidades situadas dentro de la zona de estudio.

^c Localidades situadas en el macizo del Montseny, próximas a la zona de estudio.

Estas condiciones hacen que se desarrolle una vegetación bien dispuesta en los siguientes pisos:

a) Encinar litoral (*Quercetum ilicis galloprovinciale* Br. Bl.). En general se halla bastante afectado por la acción humana. Llega hasta los 300-450 m de altitud en la zona estudiada, variando el límite según la exposición.

b) Encinar montano (*Quercetum mediterraneo-montanum* Br. Bl.). Asciende desde los 300-450 m hasta los 1000 m. Entre los 800 y 1000 m las plantaciones de castaño (*Castanea sativa*) llegan a cubrir importantes extensiones.

c) Hayedo (*Luzulo niveae-Fagetum* (Suspl.) Br. Bl. y *Helleboro-Fagetum* O. Bolòs). Se sitúa desde los 1000 a los 1500 m de altitud.

d) Abetal (*Luzulo niveae-Fagetum* (Suspl.) Br. Bl. subsp. *abietetosum albae* O. Bolòs). Se encuentra entre los 1300 y los 1500 m de altitud. Bolòs (1983) lo considera como una variante del hayedo de lugares más sombríos, donde el abeto (*Abies alba*) se instala con éxito. En este rango de alturas todas las parcelas estudiadas se encontraban en este tipo de bosque.

e) Landa de brecina (*Calluna vulgaris*) (*Violo caninae-Callunetum* O. Bolòs). Se desarrolla por encima de los 1500 m, donde las condiciones climáticas o el pastoreo impiden que se desarrolle el bosque.

Además, bordeando los torrentes y cursos de agua de cierta importancia encontramos a lo largo del valle los bosques de ribera: *Lamio-Alnetum* (O. Bolòs) in Oberd. en la parte baja, hasta los 800 m, y *Alnetum catalaunicum* Suspl. a partir de esa misma altura aproximadamente.

Métodos

Basándonos en los modelos de trabajo utilizados por Slak (1977) y Lee & La Roi (1979a), se escogieron 36 paredes o bloques de piedra de naturaleza

silícica, cuya área osciló entre 4 y 15 m², y situados a lo largo del gradiente altitudinal antes mencionado (250-1600 m).

Se estableció una escala que midiera el grado de humedad ambiental en cada una de estas paredes, otorgando los siguientes valores de 1 a 5:

1. Piedras expuestas, en claros del bosque, alejadas del agua.
2. Piedras en el bosque, alejadas del agua.
3. Piedras bajo la cobertura de la vegetación de ribera, no lejos del agua.
4. Piedras en las proximidades del agua (a menos de 5 m aproximadamente).
5. Piedras en contacto con el agua.

En cada una de estas paredes se midió también su inclinación y orientación. La superficie de cada piedra se subdividió en cuadrados de 0.6×0.6 m, y se anotó para cada especie de briófito el número de cuadrados en los que se hallaba presente. Posteriormente estos valores se reconvirtieron a porcentajes respecto del total de cuadrados de cada piedra, adoptándose los siguientes índices:

1. Del 0 al 20% de los cuadrados.
2. Del 20 al 40%.
3. Del 40 al 60%.
4. Del 60 al 80%.
5. Del 80 al 100%.

Finalmente se recogieron muestras de todas las especies para su definitiva identificación en el laboratorio. Testimonios de estas especies están depositados en el Herbario del Departament de Botànica de la Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona (BCB).

La similitud entre pisos de vegetación y entre clases de humedad se ha calculado mediante el índice de Sørensen, $IS = 2n / (a+b)$, donde n es el número de especies comunes a las clases A y B; y a , b son el número de especies de las respectivas clases (Slack 1977).

Para estos cálculos hemos preferido agrupar los inventarios atendiendo al piso de vegetación en el que se hallaban, mejor que a clases de altura, ya que de esta manera el número de inventarios resultaba aproximadamente igual, quedando las clases de humedad bien representadas en cada uno de ellos. Los pisos estudiados fueron el encinar montano, el hayedo y el abetal (Tabla 2), aunque además se realizaron 3 inventarios en el encinar litoral y uno en la landa de brechina. Estos últimos sólo se han tenido en cuenta al realizar los cálculos del número de especies de cada clase de humedad (Tabla 3) y del índice de similitud entre clases de humedad (Tabla 4), así como en los gráficos de distribución de especies (Figs. 1-5).

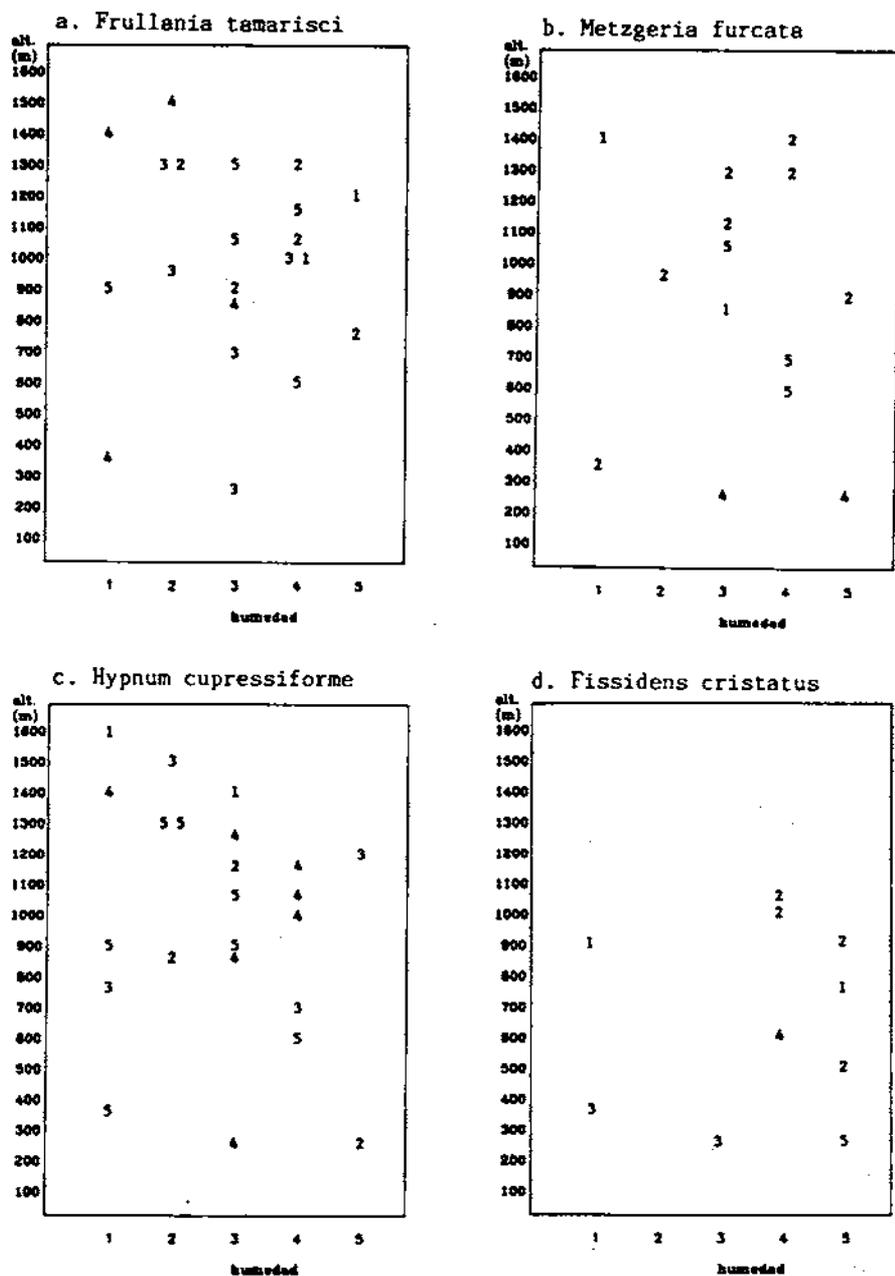


Figura 1. Distribución de algunas especies de briófitos (a: *Frullania tamarisci*, b: *Metzgeria furcata*, c: *Hypnum cupressiforme*, d: *Fissidens cristatus*) a lo largo de los gradientes de humedad y altitud. Los números representan los índices de ocupación en las parcelas donde se hallaban presentes.

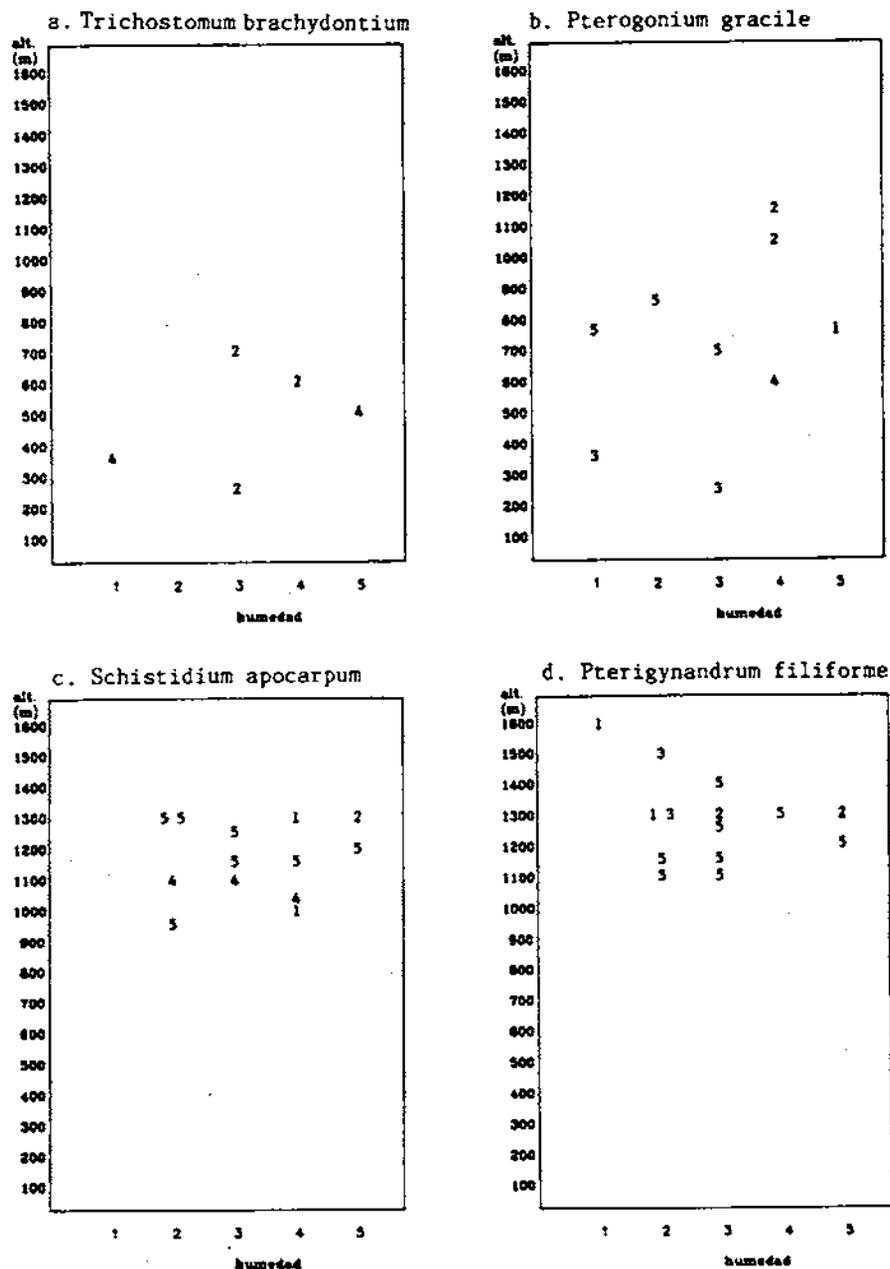


Figura 2. Distribución de algunas especies de briófitos (a: *Trichostomum brachydonium*, b: *Pterogonium gracile*, c: *Schistidium apocarpum*, d: *Pterigynandrum filiforme*) a lo largo de los gradientes de humedad y altitud. Los números representan los índices de ocupación en las parcelas donde se hallaban presentes.

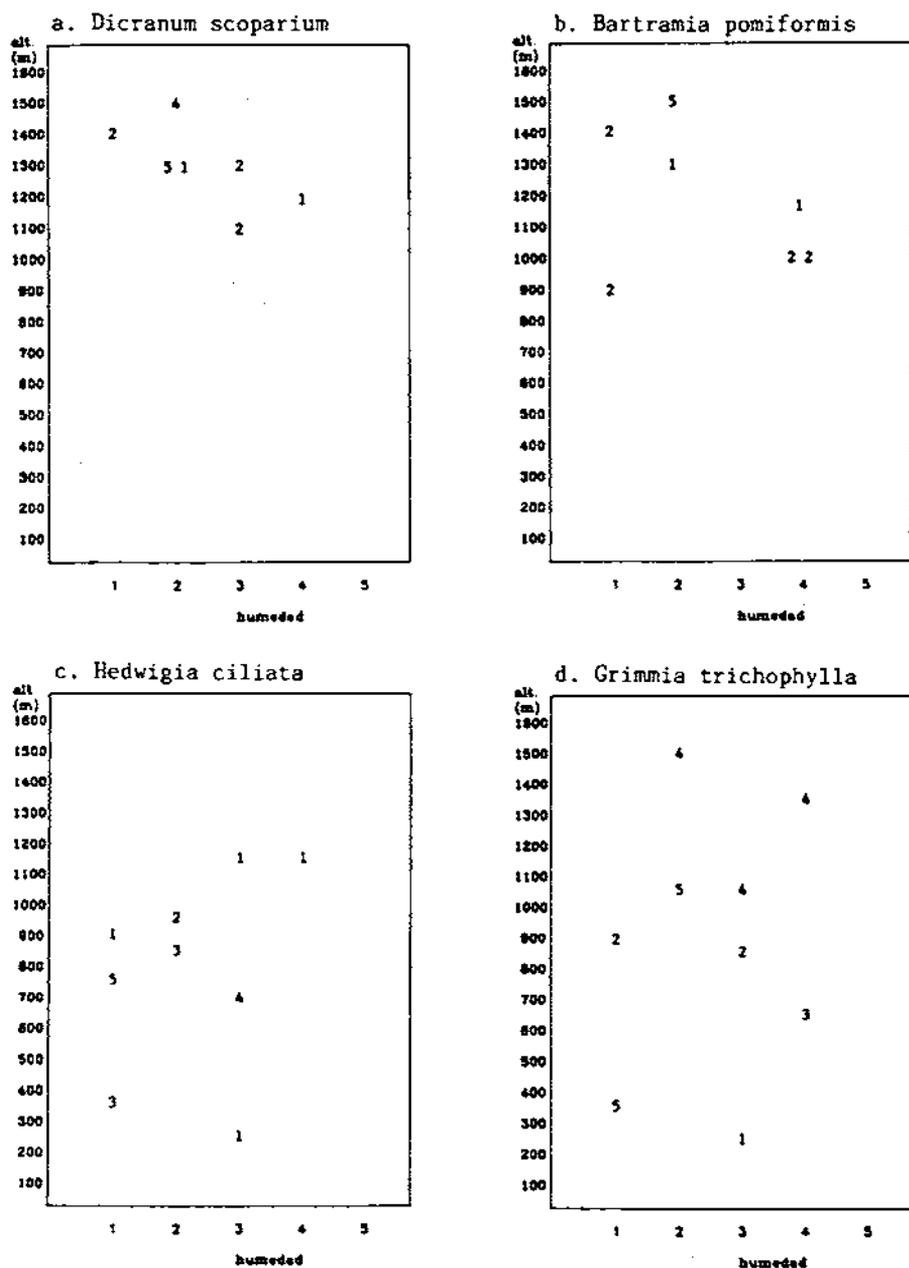


Figura 3. Distribución de algunas especies de briófitos (a: *Dicranum scoparium*, b: *Bartramia pomiformis*, c: *Hedwigia ciliata*, d: *Grimmia trichophylla*) a lo largo de los gradientes de humedad y altitud. Los números representan los índices de ocupación en las parcelas donde se hallaban presentes.

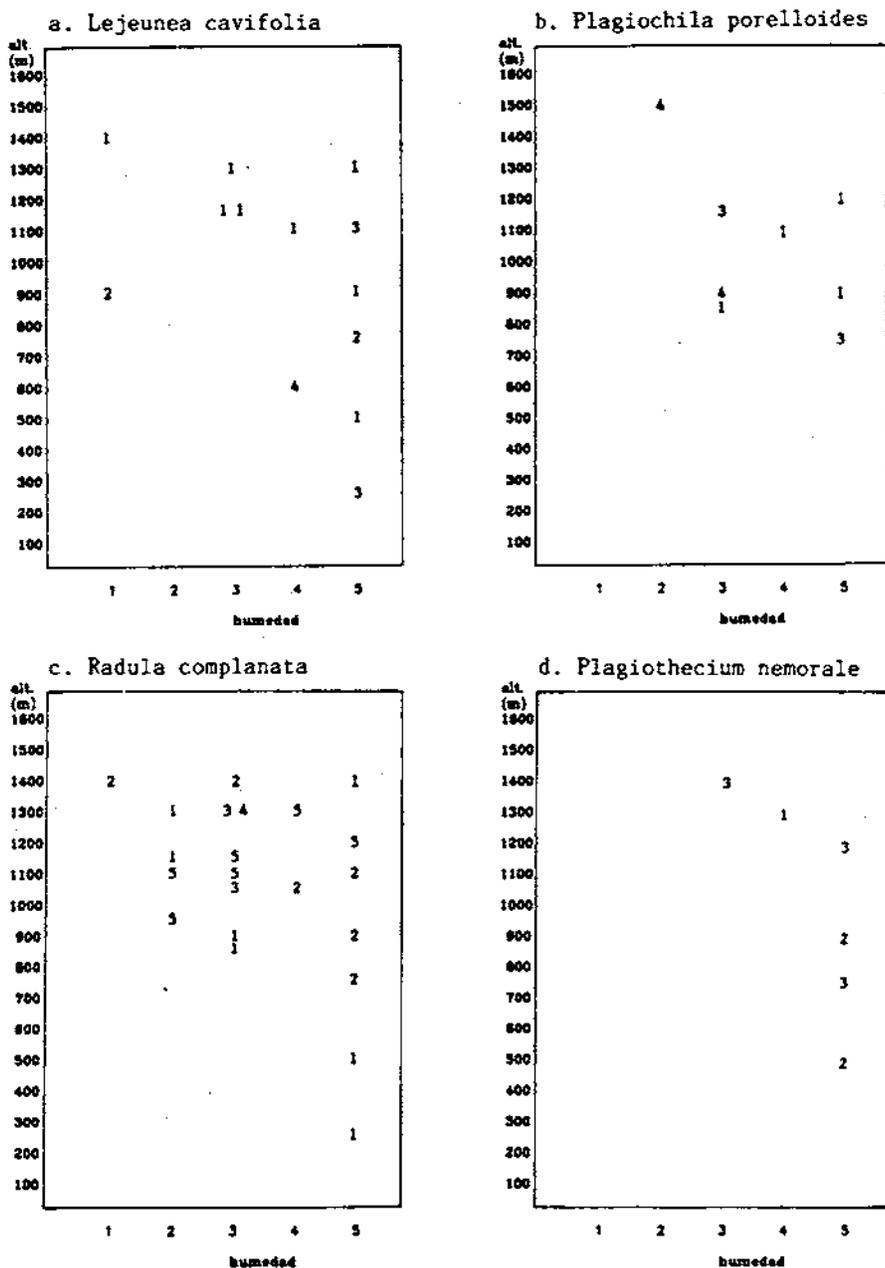


Figura 4. Distribución de algunas especies de briófitos (a: *Lejeunea cavifolia*, b: *Plagiochila porelloides*, c: *Radula complanata*, d: *Plagiothecium nemorale*) a lo largo de los gradientes de humedad y altitud. Los números representan los índices de ocupación en las parcelas donde se hallaban presentes.

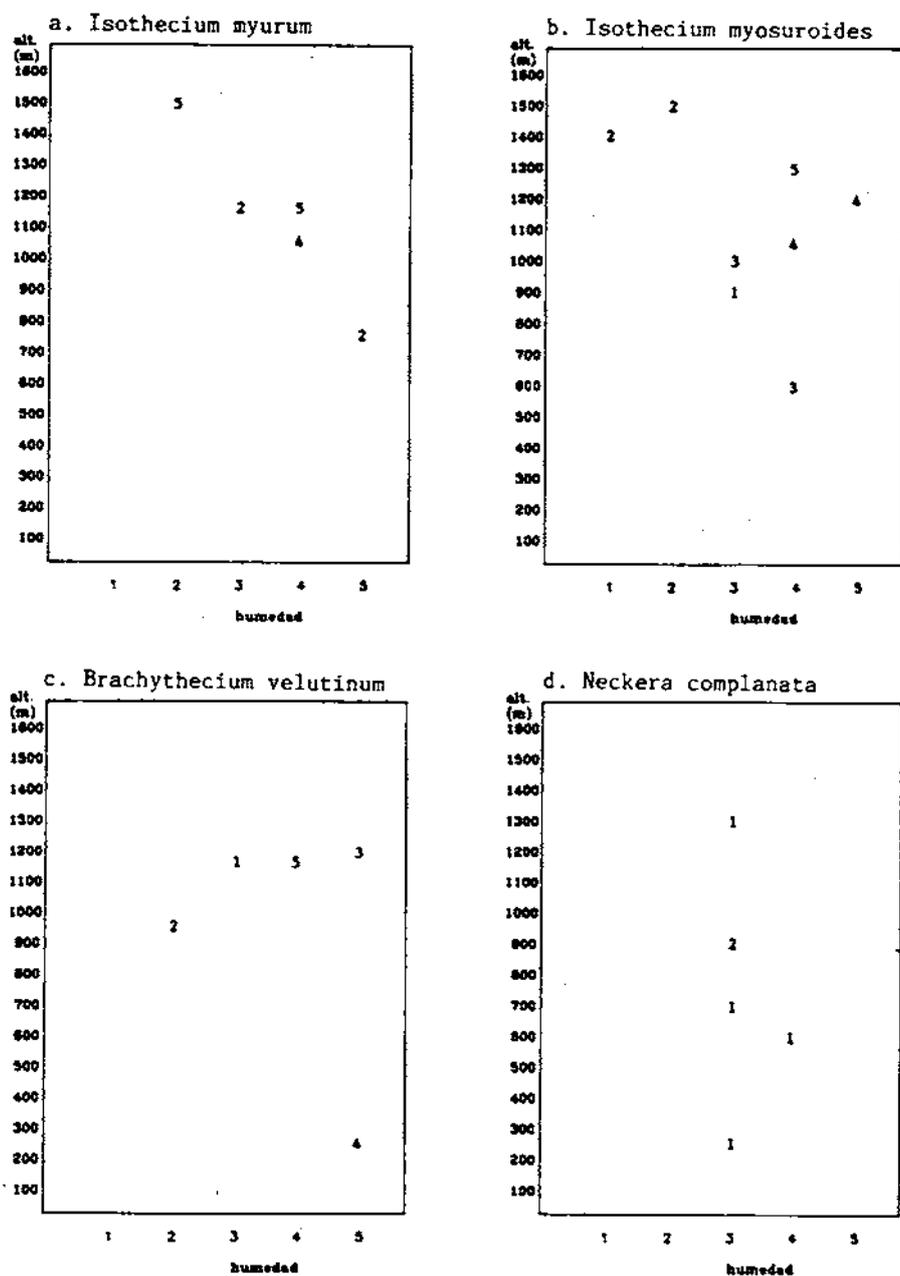


Figura 5. Distribución de algunas especies de briófitos (a: *Isoetecium myurum*, b: *Isoetecium myosuroides*, c: *Brachytecium velutinum*, d: *Neckera complanata*) a lo largo de los gradientes de humedad y altitud. Los números representan los índices de ocupación en las parcelas donde se hallaban presentes.

Resultados y discusión

Pautas de distribución

Hemos representado en las Figuras 1-5 la distribución a lo largo de los gradientes de humedad y altitud de algunas de las especies más interesantes:

a) Especies con un amplio rango de distribución, tanto en el gradiente altitudinal como en el de humedad. Se trata de especies con una gran amplitud ecológica como son *Frullania tamarisci* (L.) Dum., *Metzgeria furcata* (L.) Dum e *Hypnum cupressiforme* Hedw. (Figs. 1a-c).

b) Especies ligadas a un cierto intervalo de alturas, ya sea a bajas altitudes (*Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt. (Fig. 1d), *Trichostomum brachydon-tium* Bruch y *Pterogonium gracile* (Hedw.) Sm. (Figs. 2a-b)) o a cotas más elevadas (*Schistidium apocarpum* (Hedw.) B.S.G., *Pterigynandrum filiforme* Hedw. (Figs. 2c-d), *Dicranum scoparium* Hedw. y *Bartramia pomiformis* Hedw. (Figs. 3a-b)). Algunas de ellas presentan su límite de distribución coincidiendo con la transición del piso del encinar montano al hayedo, como es el caso de *F. cristatus*, *P. gracile*, *S. apocarpum* y *P. filiforme*.

c) Especies ligadas al nivel de humedad, ya sea a ambientes secos (*Hedwigia ciliata* (Hedw.) P. Beauv. y *Grimmia trichophylla* Grev. (Figs. 3c-d) o a ambientes húmedos (*Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindb., *Radula complanata* (L.) Dum., *Plagiothecium nemorale* (Mitt.) Jaeg. (Figs. 4a-d), *Isothecium myurum* Brid., *Isothecium myosuroides* Brid. y *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S.G. (Figs. 5a-c)). Estas últimas son más abundantes en altitudes más elevadas, donde presentan una tendencia general a ocupar ambientes más alejados del agua, debido al aumento de la humedad general del bosque. Estas mismas especies deben refugiarse en las proximidades del agua cuando viven en altitudes inferiores, como puede apreciarse en *R. complanata*, *L. cavifolia*, *I. myurum* y *P. nemorale*.

Por su parte, *H. ciliata* y *G. trichophylla* presentan una distribución más o menos independiente de la altitud, y que no llega a los ambientes más húmedos, sino que al contrario, tienden a ocupar piedras más expuestas fuera del bosque, y que no quedan reflejadas en este trabajo.

Existen también ciertas especies que viven en un estrecho margen de humedad, como es el caso de *Neckera complanata* (Hedw.) Hüb., que hemos encontrado tan sólo en ambientes protegidos del bosque, pero sin demasiada humedad (Fig. 5d).

Riqueza de especies

El total de especies encontradas fue de 102, de las cuales 78 corresponden a musgos y 24 a hepáticas. El piso de vegetación con mayor riqueza de especies es el encinar montano (Tabla 2). En este piso encontramos que las

Tabla 2. Área muestreada, índice medio de humedad y número de especies de briófitos en tres pisos de vegetación de santa Fe.

Piso de vegetación	Número de inventarios	Área total muestreada (m ²)	Media de los índices de humedad ^a	Número total de especies	Número de especies por inventario ($\bar{x} \pm s_x$)
Encinar montano	11	29.5	3.1	68	11.5 ± 4.5
Hayedo	11	26.6	3.4	46	9.2 ± 4.4
Abetal	10	30.0	3.0	46	11.0 ± 4.1

^a Índice que mide el nivel de humedad de los inventarios en función de la distancia al curso de agua más próximo, del 1 (ambientes expuestos, fuera del bosque) al 5 (ambientes en contacto con el agua).

diferencias ambientales entre las distintas clases de humedad son más marcadas que en los pisos superiores, y por tanto mayor la diversidad de microambientes. Por el contrario en el hayedo, y especialmente en el abetal, las condiciones hígricas son más constantes, lo que conlleva a una mayor homogeneidad de los mismos. Por otro lado, no creemos que la acumulación de hojarasca tenga una especial incidencia sobre los briófitos que ocupan las piedras, principalmente verticales, objeto de este trabajo.

Igualmente carecemos de datos que puedan correlacionar nuestros resultados con otros factores microambientales, como pueden ser los diferentes espectros de luz que penetran en el hayedo a lo largo del año. Otros factores que sí han podido influir en este resultado son el mayor rango de altura ocupado por el piso del encinar montano, y las diferencias de tamaño entre los inventarios, ligeramente inferiores en el hayedo.

El progresivo incremento del número de especies en las parcelas con mayor índice de humedad (Tabla 3) estaría relacionado con una disminución de las perturbaciones y un aumento de la productividad (Grime 1979, Huston 1979) en aquellos ambientes donde la humedad es más constante.

Tabla 3. Número de especies de briófitos en cada clase de humedad.

Clase de humedad ^a	Número de inventario	Número total de especies	Número de especies por inventario ($\bar{x} \pm s_x$)
1	5	30	8.8 ± 3.6
2	7	36	9.1 ± 5.1
3	10	35	9.9 ± 4.0
4	7	46	11.9 ± 4.5
5	7	55	13.1 ± 4.1

^a Escala de humedad creciente, de 1 (ambientes expuestos, fuera del bosque) a 5 (ambientes en contacto con el agua).

En estos casos los procesos de humectación-deseccación actuarían como elementos perturbadores del sistema. Siguiendo a estos autores parece lógica la disminución del número de especies que se aprecia en rocas constantemente sumergidas, por otra parte fuera del presente estudio, donde la frecuencia de perturbaciones es mucho más baja.

El área muestreada es otro factor que generalmente afecta a la riqueza de especies de un inventario. Sin embargo, en nuestro estudio la correlación entre área y riqueza no es significativa ($P > 0.05$) si excluimos dos inventarios cuya superficie era extremadamente grande o pequeña. Este hecho se debe al escaso rango de valores que teníamos para la superficie muestreada. Por tanto, en los restantes cálculos estadísticos no hemos considerado ni el área, ni estos dos inventarios mencionados.

A pesar de las limitaciones estadísticas que este tipo de trabajos comportan (p. ej. la humedad ha sido medida en una escala ordinal), hemos calculado la matriz de correlaciones lineales para las variables riqueza, humedad, altitud e inclinación. La riqueza presenta correlaciones significativas ($P < 0.05$) positivas con la humedad ($r = 0.44$) e inclinación ($r = 0.36$), y negativa con la altitud ($r = -0.38$).

El mayor grado de correlación obtenido con la humedad concuerda con lo observado en la Tabla 3, aunque hemos de tener en cuenta que humedad e inclinación presentan entre sí una correlación significativa ($r = 0.45$), lo que denota un cierto grado de asociación positiva entre estas variables. Por su parte, en la inclinación se combinan otros factores microambientales, como son la temperatura, la incidencia de la luz y la humedad relativa (Slack 1977) que hacen difícil su exacta valoración.

Se realizó también una regresión múltiple con la riqueza como variable dependiente y con la altitud, la inclinación y la humedad como variable independiente. Tan sólo ha resultado significativo ($P < 0.05$) el coeficiente de regresión de la altitud, cuyo efecto negativo sobre la riqueza estaría relacionado con los pisos de vegetación (Tabla 2), como se ha comentado anteriormente. Es de destacar que en este análisis no hayan resultado significativas ni la humedad ni la inclinación, en aparente contradicción con lo observado en la Tabla 3. Dada la correlación positiva entre estas dos variables, es posible que sus efectos sobre la riqueza queden repartidos en la regresión múltiple, no alcanzando la significación estadística.

La orientación ha quedado excluida de estos cálculos debido a la dificultad de linealizar esta variable. De todas formas, el ambiente forestal en el que se encontraban inmersas la mayoría de las piedras estudiadas nos hizo pensar que este factor no desempeña un papel demasiado importante en los hábitats objeto del trabajo. La ausencia de efectos de la orientación se comprobó examinando las regresiones entre riqueza y humedad por separado para los inventarios orientados al NE-NW y los orientados al SE-SW. Ambas regresiones eran significativas, pero no resultaron significativamente distintas entre sí.

Índices de similitud

Los índices de similitud entre los distintos pisos de vegetación son bastante parecidos: encinar montano/hayedo 0.43, encinar montano/abetal 0.40, hayedo/abetal 0.49. Existe por tanto un conjunto de especies que viven a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Algunas de ellas desaparecen en el hayedo para volver a encontrarse en el abetal. Estos resultados parecen confirmar la idea de que la altitud tiene tan sólo una importancia relativa en la distribución de algunas especies, ya que en caso contrario el índice de similitud entre encinar montano y abetal habría sido notablemente menor.

En cambio, si existe alguna diferencia importante al comparar los índices de similitud entre las clases de humedad, independientemente del piso de vegetación (Tabla 4). Estos valores son bastante bajos, lo que indica una clara diferenciación entre las diferentes clases de humedad, especialmente entre las clases más secas (1 y 2) y la más húmeda (5). Las clases de humedad intermedia (2, 3 y 4) muestran un mayor grado de similitud entre ellas.

Esta presencia de ciertas especies comunes a los diferentes pisos de vegetación y clases de humedad se puede explicar si pensamos que, como se ha comentado anteriormente, algunas de las especies que en el piso del encinar ocupan ambientes próximos al agua, conforme subimos en altitud pueden ocupar hábitats más alejados de la misma gracias a que el ambiente general del bosque se hace más húmedo (Figs. 4 y 5a-c). Este tipo de comportamiento parece ser bastante frecuente en un importante número de especies.

También observamos que la variación del índice de similitud es mayor al comparar las clases de humedad dentro de un mismo piso de vegetación (Fig. 6) que al hacerlo entre los pisos de vegetación dentro de una misma clase de humedad (Fig. 7), con la excepción del abetal, donde las condiciones generales del bosque permiten que especies higrófitas puedan vivir más alejadas del agua. Así, en este piso, el índice de similitud entre las clases 1 y 5 alcanza un valor de 0.29, frente al 0.36 obtenido al comparar el conjunto de las clases 1 y 2 con la 5. Por tanto, las especies higrófitas son rela-

Tabla 4. Índices de similitud de Sørensen entre clases de humedad.

Clases de humedad	1	2	3	4
2	0.42			
3	0.43	0.59		
4	0.42	0.58	0.62	
5	0.23	0.28	0.40	0.40

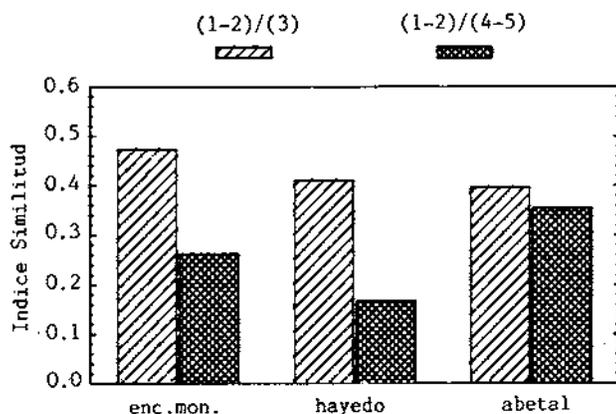


Figura 6. Índices de similitud de Sørensen entre las clases secas (1-2) y, respectivamente, las clases de humedad intermedia (3) o alta (4-5), en tres pisos de vegetación: encinar montano, hayedo y abetal.

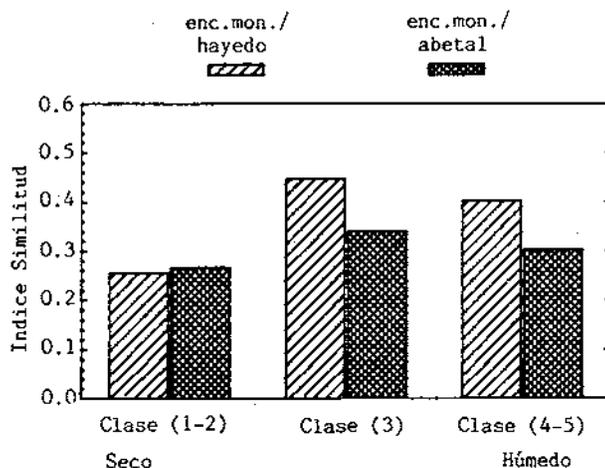


Figura 7. Índices de similitud de Sørensen entre el conjunto de inventarios localizados en el encinar montano y, respectivamente, los del hayedo y del abetal, en tres diferentes clases de humedad.

tivamente frecuentes en los ambientes más expuestos de este nivel, fenómeno no tan acusado en los pisos de vegetación inferiores.

Estos resultados son semejantes a los obtenidos por Lee & La Roi (1979b) en un trabajo realizado en las Montañas Rocosas del Canadá. Los resultados obtenidos por Slack (1977) en Nueva York reflejan también diferencias de riqueza y composición florística en los diferentes pisos de

vegetación estudiados. Estos valores son difícilmente comparables con los nuestros al abarcar sus estudios hasta el piso alpino.

El bajo valor obtenido al comparar la clase de humedad (1-2) entre el encinar montano y el hayedo se debe al escaso número de inventarios realizados para esta clase en el hayedo.

Conclusiones

En resumen podemos decir que la mayor riqueza florística se encuentra ligada a un mayor nivel higrico y a un descenso en altitud, si bien en este sentido el tipo de vegetación parece desempeñar un papel importante al proporcionar una mayor diversidad de ambientes a baja altitud (encinar montano), con el consiguiente aumento de la riqueza florística. En bosques situados a mayor altitud existe una tendencia a homogeneizar los microambientes, con un nivel de humedad bastante constante y una disminución del número de especies. Este descenso de la riqueza no llega a verse compensado por el aumento debido a condiciones más húmedas y estables.

Este mismo fenómeno condiciona la pauta de distribución de algunas especies que en altitudes inferiores se ven relegadas a las proximidades del agua y en cotas superiores pueden ocupar ambientes más alejados de la misma.

Agradecimientos

Agradecemos a H. During, F. Rodà y M. Riba los consejos y la colaboración prestados en la elaboración de este trabajo.

Bibliografía

- Alpert, P. & Oechel, W.C. 1982. Bryophyte vegetation and ecology along a topographic gradient in montane tundra in Alaska. *Holarctic Ecology* 5:99-108.
- Bolòs, O. de. 1983. *La Vegetació del Montseny*. Diputació de Barcelona. Servei de Parcs Naturals. Barcelona.
- Casas, C. 1959-1960. Aportaciones a la flora briológica de Cataluña. Musgos y Hepáticas del Montseny. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 16:121-226; 17:21-174.
- Casas, C., Lloret, F. & Pérez, R. 1985. Addicions a la brioflora del Montseny. *Orsis* 1:9-12.
- Flock, G.W. 1978. Lichen-bryophyte distribution along a snow cover-soil-moisture gradient, Niwot Ridge, Colorado. *Arct. Alp. Res.* 10:31-47.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley. Chichester.

- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113:81-101.
- Kimmerer, R.W. & Allen, T.F.H. 1982. The role of disturbance in the pattern of a riparian bryophyte community. *Am. Midl. Nat.* 107:370-383.
- Lee, T.D. & La Roi, G.H. 1979a. Gradient analysis of bryophytes in Jasper National Park, Alberta. *Can. J. Bot.* 57:914-924.
- Lee, T.D. & La Roi, G.H. 1979b. Bryophyte and understory vascular plant beta diversity in relation to moisture and elevation gradients. *Vegetatio* 40:29-38.
- Scott, G.A.M. 1982. The ecology of mosses: an overview. *J. Hattori Bot. Lab.* 52:171-177.
- Slack, N. 1977. Species diversity and community structure in bryophytes, New York State studies. *Bulletin New York State Museum and Science Service* 428:1-70.
- Slack, N.G., Vitt, D.H. & Horton, D.G. 1980. Vegetation gradients of minerotrophically rich fens in western Alberta, Canada. *Can. J. Bot.* 58:330-350.
- Smith, A.J.E. (ed.) 1982. *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, Cambridge.
- Vitt, D.H. & Slack, N.G. 1975. An analysis of the vegetation of *Sphagnum*-dominated kettle-hole bogs in relation to environmental gradients. *Can. J. Bot.* 53:332-359.
- Watson, M.A. 1981. Patterns of microhabitat occupation of six closely related species of mosses along a complex altitudinal gradient. *Ecology* 62:1067-1078.

Manuscrito recibido el 11 de diciembre de 1985.