

Vegetación de las pilas o pilancones de la sierra de Guadarrama y La Serena (España)

por

Jorge Baonza Díaz

Carretera de Valdemanco 28, E-28720 Bustarviejo, España. jbd@ya.com

Resumen

Baonza Díaz, J. 2009. Vegetación de las pilas o pilancones de la sierra de Guadarrama y La Serena (España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 66(1): 109-129.

Las pilas o pilancones son unos humedales de interés tanto geomorfológico como biológico, aunque esta identidad ha pasado inadvertida por haberse usado distintas denominaciones en cada campo científico. Las comunidades vegetales acuáticas o anfibias de los pilancones han sido estudiadas en diversas partes del mundo, especialmente en el SE de Norteamérica y en África tropical, pero apenas hay referencias de España. En el presente trabajo se estudia la vegetación encontrada en los pilancones de dos zonas distantes, La Serena (Badajoz) y la sierra de Guadarrama (Madrid). Estas comunidades varían según el nivel de máxima inundación que alcanza la pila y la profundidad del sedimento, estando dominadas por *Crassula vaillantii* o *Isoetes velatum*, entre otras.

Palabras clave: humedales temporales mediterráneos, pilas pluviales, ecología, comunidades vegetales anfibias.

Abstract

Baonza Díaz, J. 2009. The vegetation of weathering pits from Sierra de Guadarrama and La Serena (Spain). *Anales Jard. Bot. Madrid* 66(1): 109-129 (in Spanish).

Weathering pits are wetlands of geomorphologic and biological interest, but this common fact is darkened by the different names used by biologists, such as the ambiguous name of rock pool. Aquatic or amphibious plant communities are known around the world, principally from SE North-America and Tropical Africa, but few are known from Spain. Here, I study the vegetation of weathering pits from two different localities: La Serena (Southwest Spain) and Sierra de Guadarrama (central Spain). Plant communities change with depth of water and depth of sediment in the weathering pits. Some of them are characterized by *Crassula vaillantii* or *Isoetes velatum*.

Keywords: Mediterranean ephemeral wetlands, weathering pits, gnammas, rock pools, vernal pools, ecology, amphibian plants communities, Spain.

Introducción

En muchas rocas más o menos compactas –granitos, areniscas, basaltos, gneises, esquistos, calizas y excepcionalmente pizarras, caso de La Serena, Badajoz (Baonza, 2008)– y bajo gran diversidad de condiciones climatológicas, desde zonas desérticas a polares, son relativamente frecuentes unas cubetas producidas por la meteorización de la roca causada por la propia agua que almacenan (Fig. 1). Son conocidas como pilas o pilancones en castellano, pías (gallego), cassolets (catalán), gnammas, weatherings pits, kamenitzas (las formadas sobre rocas calizas), etc. (Vidal & Twidale, 1998). Son de dimensiones de centimétricas a métricas como máximo, de fondo más o menos plano o

cóncavo, raramente de forma más o menos semiesférica, y frecuentemente aparecen en grupos.

Estas cavidades recogen el agua de lluvia dando lugar a unos pequeños humedales estacionales cuyas comunidades biológicas han sido estudiadas en diversas partes del mundo, aunque con la revisión dificultada pues no siempre se reconoce el tipo geomorfológico al que pertenecen estas cubetas, y por las muy diversas denominaciones que reciben. En estudios biológicos es frecuente el término geomorfológicamente inespecífico “rock pools”, que incluye cualquier cubeta sobre roca, como las cubetas generadas en costas rocosas por los flujos mareales e incluso cubetas generadas artificialmente en canteras. Otros términos empleados en estudios biológicos son: potholes, “cupu-

lar pools”, “mares cupulaires” o términos que aluden a humedales (charcas o lagunillas) sobre rocas. A veces, las pobres descripciones no permiten identificar si las cubetas son auténticos pilancones (Porembski & al., 2000) o se refieren a depresiones someras con se-

dimento, generalmente de varios a cientos de metros cuadrados de superficie y que pueden tener una vegetación semejante cuando sufren inundación. En algunos casos, estas depresiones someras corresponden, por las fotografías aportadas, a pilancones someros

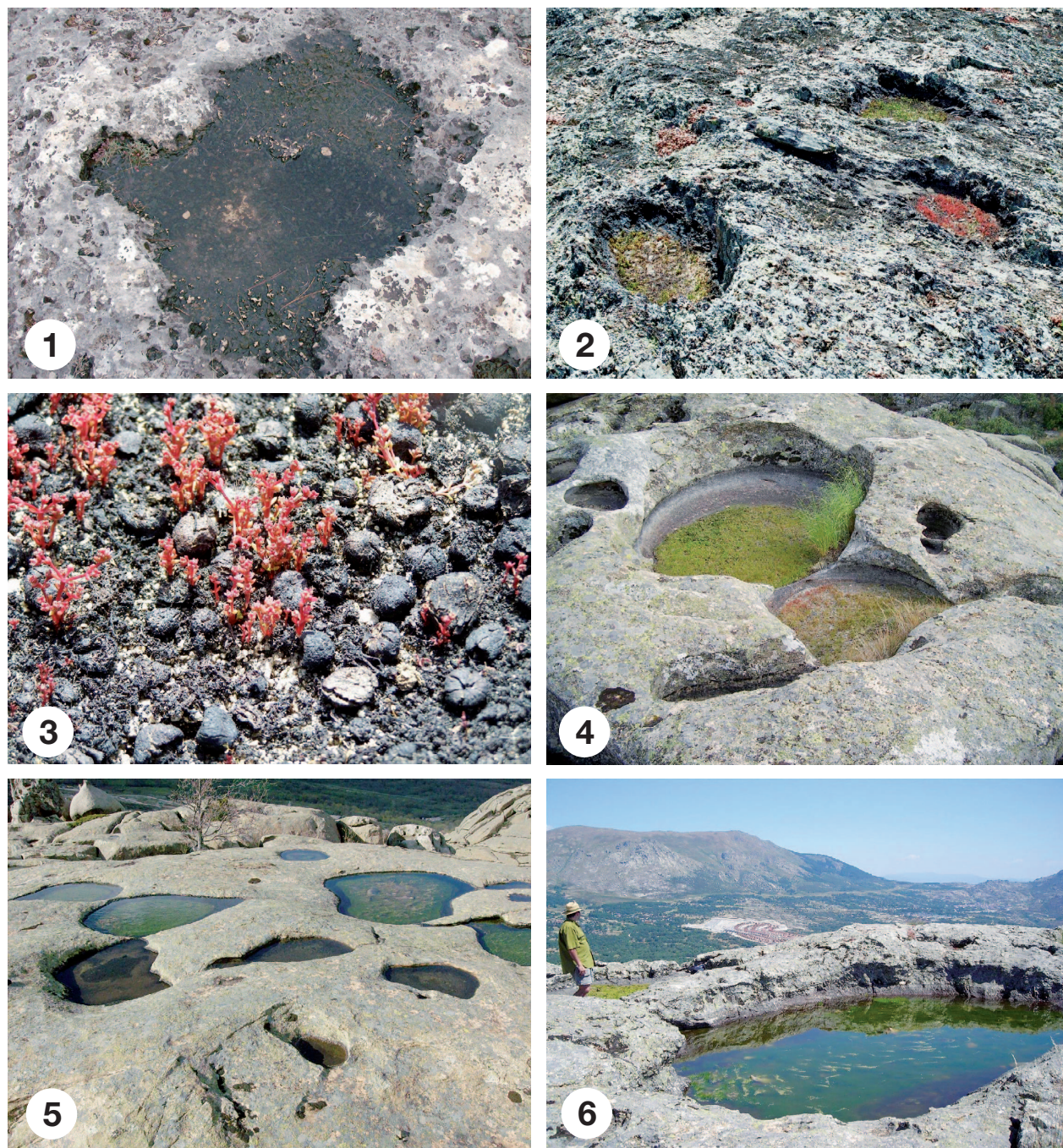


Fig. 1. Diversos tipos de pilancones: **1**, kamenitza de los Callejones de las Majadas llena de *Nostoc* sp.; **2**, pilas en las pizarras de La Serena, con comunidades de *Isoetes setaceum* y/o *Crassula vaillantii*; **3**, *Crassula vaillantii* en un pilancón de el Berrocal (Bustarviejo), con abundantes cagarrutas de cabra doméstica; **4**, pilas cercanas a Peña el Búho (Bustarviejo), la superior dominada por *Lythrum borysthenticum* y con *Agrostis castellana*, la inferior dominada por *Crassula vaillantii* y *Juncus* spp.; **5**, pilas grandes y relativamente someras cercanas a Peña el Búho (Bustarviejo), algunas con comunidades dominadas por *Isoetes velatum*; **6**, enorme pila de Peña Ladrón (Bustarviejo) con *Isoetes velatum* y *Callitriche brutia*.

colmatados (Wyatt & Allison, 2000; Porembski, 2000). En otros casos se han señalado como sinónimos de los “rock pools” cubetas geomorfológicamente muy diversas, como dolinas, turloughs, polje, etc. (Deil, 2005). En África occidental, pilas que fueron usadas para moler (“grinding holes, polissoirs”), y que actualmente pueden mantener comunidades idénticas a las de los pilancones (Adjanohoun, 1964; Hambler, 1964; Porembski, 2000; Krieger & al., 2000; Müller, 2007), por su morfología y disposición parecen ser verdaderos pilancones en origen.

En la Sierra de Guadarrama, donde los pilancones son bastante frecuentes sobre granito, son constantes comunidades de invertebrados (insectos, crustáceos, etc.) no estudiadas en la Península Ibérica, donde destaca el anostráceo *Tanytarsus stagnalis*.

Respecto de la flora y vegetación, algunos estudios geológicos apuntan la existencia de comunidades acuáticas de microorganismos, especialmente algas eucariotas o procariotas, pues condicionan el desarrollo de los pilancones al alterar las características físico-químicas del agua (Alexandrowicz, 1989; Chan & al., 2005; Domínguez-Villar & al., 2008). En las pilas observadas por el autor, se desarrolla en la superficie del pilancón no cubierta por sedimento un biofilm neogruzco (Fig. 1), probablemente dominado por cianofíceas, que permite reconocer incluso las pilas más incipientes (1-2 cm de profundidad), mientras que a veces hay abundantes algas filamentosas en la masa de agua. Otros casos donde se han estudiado las algas son de África tropical (Osborne & McLachlan, 1985; Büdel & al., 2000), de pilas sobre rocas ferrosas (duriferretas) de Brasil (Jacobi & al., 2007), en pilas sobre calizas de la región mediterránea, donde se ha señalado la presencia de *Chara vulgaris* (Bergmeier, 2001; Brullo & al., 2001; Mifsud, 2004), mientras que en Irlanda (Oksanen & al., 2002), Inglaterra (Potts, 1994) o Suecia (Ott & al., 1996, 1997), en pilas sobre esta litología existen diversas comunidades de cianobacterias y algas en los más profundos o de líquenes en los más someros, de inundación efímera. Comunidades líquénicas han sido estudiadas en depresiones someras de Australia occidental (Pignatti & Pignatti, 1994) y África tropical (Büdel & al., 2000), aunque habitualmente crecen por encima del nivel de inundación del pilancón, como se ha señalado en Sudáfrica (Wessels & Büdel, 1989) o como se puede observar en los casos aquí estudiados (Fig. 1).

Algunos de estos pilancones acumulan el suficiente sustrato (gravas y arenas procedentes del propio crecimiento de la pila por meteorización, de aportes eólicos o arrastrados por la escorrentía, excrementos de ganado ovino-caprino y/o restos de la vegetación cir-

cundante como hojarasca) como para permitir el enraizamiento de plantas vasculares, a veces con briófitos (Poiron & Barbero, 1965; Pignatti & Pignatti, 1994; Frahm, 2000). Aparecen así comunidades estacionales o efímeras, dominadas por terófitos, geófitos y excepcionalmente plantas vasculares poiquilohidras, capaces de vida acuática o anfibia. En las zonas de clima mediterráneo representarían un caso mínimo, centimétrico (aunque algunos alcancen varios metros de dimensiones máximas) de los humedales estacionales mediterráneos o “vernal pools” (Deil, 2005; Keeley & Zedler, 1998).

En el entorno más inmediato (Europa y el Mediterráneo) este tipo de ecosistema se conoce del NE de España (Viñas, 2002; Fraga, 2008); Francia, desde el N (Abbeyes, 1946; Liron, 2002; Hardy, 2006) al SE y Córcega (Poiron & Barbero, 1964; Grillas & al., 2004), Malta (Lanfranco, 1999; Brullo & al., 2001; Mifsud, 2004), la isla de Gavdos (Grecia) (Bergmeier, 2001) y Chipre, donde el material utilizado para describir *Ranunculus peltatus* subsp. *peltatus* var. *microcarpus* procede, por lo menos en parte, de pilas en rocas calizas (Meikle, 1959).

Más abundantes son las referencias de comunidades de plantas vasculares de pilancones de zonas (sub)tropicales o desérticas: centro y SE de Norteamérica (Whitehouse, 1933; McVaugh, 1943; Burbank & Platt, 1964; Rury, 1978, 1985; Walters & Wyatt, 1982; Quaterman & al., 1993; Hilton & Boyd, 1996; Keeley & Zedler, 1998; Shure, 1999; Chan & al., 2005), aunque también alcanzan zonas de clima templado (Oosting & Anderson, 1939); África subsahariana (Lebrun, 1947; Trochain, 1950; Schnell, 1952; Monod, 1954; Raynal & Raynal, 1961; Adjanohoun, 1964; Hambler, 1964; Porembski & al., 1994, 1995, 1997a; Porembski, 1996; Schiller & al., 1997; Seine & al., 1999; Jürgens & Burke, 2000; Krieger & al., 2000; Seine & Becker, 2000; Mucina & al., 2006; Müller & Deil, 2005; Heilmeyer & al., 2005; Müller, 2007; Vanschoenwinkel & al., 2007), además de Madagascar (Fischer & Theisen, 2000); Australia occidental (Hopper & al., 1997; Keeley & Zedler, 1998; Hopper, 2000; Duguid & al., 2002), donde se ha estudiado mejor la vegetación de las depresiones someras (Pignatti & Pignatti, 1994); más escasas son las referencias de Asia, sólo encontradas de la India (Watve, 2003), y Sudamérica, con referencias de La Guayana, Venezuela y Brasil (Raynal-Roques & Jérémie, 1980; Sarthou & Villiers, 1998; Raghoenandan, 2000; Gröger, 2000; Gröger & Huber, 2007; Safford & Martinelli, 2000; Torres & al., 2007). Como cita negativa, se puede apuntar que en las Seychelles no se han encontrado plantas vasculares en los pilancones, que son escasos

(Biedinger & Fleischmann, 2000). En la Tabla 1 se recoge la composición florística de algunas comunidades descritas en la bibliografía.

En muchos casos la flora y vegetación de los pilancones se ha estudiado como parte de la vegetación de inselbergs graníticos o gnéisicos, que en el SE de Norteamérica y el mundo tropical aparecen como afloramientos rocosos poco fracturados, típicamente con forma cómica, que resaltan de un entorno más o menos llano y de rocas no tan compactas, por lo que presentan una flora y vegetación diferenciada, a veces con endemismos del propio inselberg (Baskin & Baskin, 1988; Porembski & Barthlott, 2000; Burke, 2003). Esta tendencia a la diferenciación florística de tales inselbergs está acentuada con las especies anfibias de los pilancones, especialmente en el SE de Norteamérica (McVaugh, 1943; Hopper & al., 1997; Porembski & al., 1997b; Wyatt, 1997; Wyatt & Allinson, 2000).

En este trabajo se describen las comunidades encontradas en dos localidades de la Península Ibérica: en granitos de la localidad de Bustarviejo (Madrid), en las estribaciones surorientales de la Sierra de Guadarrama, y sobre pizarras en Castuera (SE de Badajoz) en la penillanura de La Serena. Otros casos observados dentro de la provincia de Madrid, además de zonas cercanas a las estudiadas en Valdemanco son la Pedriza de Manzanares (30TVL21) y la Peña de Cadalso de los Vidrios (30TUK76), con comunidades dominadas por *Isoetes velatum* en pilas sobre granitos; en la sierra de Hoyo (Hoyo de Manzanares, 8-III-2008), granítica, se encontró una pila con *Crassula vaillantii* (30TVK 2498, 1065 m) y otra con *Callitriche sp.* e *Isoetes sp.* (30TVK2198, 1340 m); en las pilas sobre gneis del cerro de San Pedro (Guadalupe de la Sierra, 2-V-2007), con pilas sobre gneis con escaso sedimento, en las más profundas dominan *Callitriche brutia* (30TVL4110, 1140 m) o *Callitriche stagnalis* (30TVL4210, 1045 m), mientras que en las someras dominan *Crassula vaillantii* y *Lythrum thymifolia* (30TVL4110 y 4209, 1040-1070 m); pilas con *Crassula vaillantii*, *Callitriche sp.* y/o *Isoetes velatum* aparecen en pilas de la Peña del Buey de La Cabrera (30TVL4924, 1060 m; 21-IV-2008), y en el extremo NE de la provincia (Madarcos, 30TVL5343, 1140 m, 14-III-2008), en rocas gneísicas, hay una pila con *Crassula vaillantii* y otra con *Callitriche brutia*, *Musci sp.* y una macolla de *Agrostis castellana*. En la zona granítica de Los Barruecos y su entorno (29SQD1566, 29SQD1468; Malpartida de Cáceres, Cáceres; 23-IV-2007), con pocas pilas, hay comunidades de *Crassula vaillantii*, *Isoetes velatum*, *Glyceria declinata*, *Lythrum borysthenticum*, *Antinoria agrostidea* y/o *Callitriche stagnalis*. En Cádiz, comunidades de *Isoetes velatum* y *Callitriche sp.* aparecen en las pilas so-

bre areniscas del Aljibe de La Montera del Torero (30STF64; A.J. Delgado Vázquez, com. pers.). En el monte de Valonsadero de Soria, donde son frecuentes las pilas pluviales en los afloramientos de areniscas (Sanz, 1996), sólo encontré una pila (30TWM3927, 19-VI-2007) con abundante *Callitriche brutia*, significativamente en una de las más grandes (172 × 154 × 34 cm) y la que contenía más sedimento (128 × 109 × 12 cm) de las vistas. En las pilas sobre los granitos del macizo de L'Ardenya (Gerona), sólo se ha señalado la presencia de una planta anfibia, *Elatine macropoda*, mientras en las que son incapaces de retener el agua aparecen *Sedum andegavense* y *Ophioglossum lusitanicum* (Viñas, 2002). En la serranía de Cuenca, en pilas o kamenitzas poco desarrolladas en lapices del paraje los Callejones de las Majadas (30TWK8459; 1420 m; 28-III-2008), y de la Ciudad Encantada (30TWK 8451, 1410 m) se encuentran densas comunidades de *Nostoc sp.*, mientras que en algunas que aparecen colmatadas se cubren por especies terrestres, que denotan tolerar el encharcamiento estacional del suelo, como *Poa ligulata*, *Armeria trachyphylla*, *Sedum album*, etc. Sin embargo se ha encontrado flora vascular acuática o anfibia en una pila profunda sobre calizas del puerto de las Pilas de la sierra de las Nieves (Málaga, 10-XI-2007).

Material y métodos

Encuadre regional

Las dos zonas donde se han estudiado las comunidades anfibias de los pilancones son de características ambientales muy diferentes, aunque ambas en zonas de clima mediterráneo.

Los pilancones estudiados en Bustarviejo se localizan en berrocales y domos graníticos entre los 1100-1300 m, en una zona con precipitación y temperaturas medias anuales de P = 940 mm y T = 10 °C, aproximadamente. Se han estudiado los pilancones de tres parajes: el Berrocal (30TVL4222 y 4322, entre los 1100-1120 m; entre Bustarviejo y Valdemanco), Peña Ladrón (30TVL4120, entre los 1290-1300 m) y Peña el Búho-los Hontaneros (30TVL4121, entre los 1265-1280 m). Los pilancones más profundos de Bustarviejo se mantienen inundados gran parte del año salvo durante el verano, donde pueden recoger agua de las tormentas estivales, mientras que en invierno pueden congelarse en superficie (hasta 10 cm de hielo ha sido observado, lo que puede suponer toda la columna de agua).

En La Serena los valores medios de precipitación y temperatura anuales son P = 458,7 mm y T = 17,29 °C. Aquí sólo se han encontrado pilancones abundantes en los parajes conocidos como el Marroquín y Romero Pé-

Tabla 1. Flora de pilancones de diversas regiones del mundo. **1.** Poirion & Barbero, 1965 (además los Musci: *Warnstorffia fluitans* [Drepanocladus fluitans] y *Calliergonella cuspidata* [Calliergon cuspidatum]). **2.** Brullo & al., 2001; Mifsud, 2004. **3.** Bergmeier, 2001. **4.** Mucina & al., 2006. **5.** Müller, 2007 (no exhaustivo); Krieger & al., 2000. **6.** Porembski & al., 1997a; Seine & Becker, 2000. **7.** Walters & Wyatt, 1982. **8.** Matthews & Murdy, 1969; Burbank & Platt, 1964; McVaugh, 1943; Rury, 1985. **9.** Safford & Martinelli, 2000 (además de *Hydrocotyle ranunculoides*, *Lilaopsis* sp., *Viola* sp. y varias cyperaceae). **10.** Keeley & Zedler, 1998; Hopper & al., 1997. Superíndices: c: carnéfito; g = geófito; h = hemicriptófito; Hf = hidrófito flotante; nf = nanofanerófito; p = poiquilohídrico; t = terófito.

Familia	Género	SE de Francia (1)	Malta (2)	Gavdos(3)	Suráfrica (4)	África occidental (5)	África oriental (6)	Centro y S de Norteamérica (7)	SE de Norteamérica (8)	Alta montaña de Brasil (9)	W de Australia (10)
Characeae	<i>Chara</i>		vulgaris	vulgaris							
Isoetaceae	<i>Isoetes</i>	velata ^g			transvaalensis stellenbosensis stephanseniae toximontana welwitschii	nigritiana ^g aequinoctialis ^g	abyssinicum	lithophila ^g melanopoda ^g	melanopoda ^g piedmontana ^g melanopoda ^g tagetiformans ^g	spp.	australis ⁱ caroli ⁱ inflata ⁱ
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum</i>					tomasii ^p costatum ^p					
Marsileaceae	<i>Marsilea</i> <i>Pilularia</i>					polycarpa	minuta	americana	americana		drummondii sp.
Ranunculaceae	<i>Ranunculus</i>		saniculifolius ^t							R. montevidensis	
Portulacaceae	<i>Portulaca</i> <i>Talinum</i>								smallii ⁱ mengensii ^h teretifolium ^h glabra ⁱ		
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i> <i>Moenchia</i> <i>Sagina</i>	erecta ⁱ		maritima ⁱ					glabra ⁱ , brevifolia ⁱ		
Elatinaceae	<i>Elatine</i>		gussonei ⁱ					rachysperma			
Crassulaceae	<i>Crassula</i> (Tillaea)	vallantii ⁱ	vallantii ⁱ	vallantii ⁱ	aphylla, elatinoides inanis natans vallantii ⁱ			acuat ⁱ			natans ⁱ (introducida)
	<i>Sedum</i> (Diamorpha) <i>Spergula</i>	pentandra ⁱ						nuttallianum	smallii ⁱ cymosa ⁱ		
Leguminosae	<i>Indigofera</i> <i>Lotus</i>	angustissimus ⁱ				deightonii ⁱ					
Haloragaceae	<i>Myriophyllum</i>										balladonense lapidicola petraeum ⁱ
Lythraceae	<i>Lythrum</i> (Peplis) <i>Rotala</i>	hyssopifolia ⁱ borysthenticum ⁱ	hyssopifolia ⁱ	hyssopifolia ⁱ		decussata stagnina ⁱ	tenella wildii				

Tabla 1. (Continuación).

Familia	Género	SE de Francia (1)	Malta (2)	Gavdos(3)	Suráfrica (4)	África occidental (5)	África oriental (6)	Centro y S de Norteamérica (7)	SE de Norteamérica (8)	Alta montaña de Brasil (9)	W de Australia (10)
Onagraceae	<i>Ludwigia</i>					<i>abyssinica</i> ¹					
Labiatae	<i>Asellanthus</i> <i>Mentha</i> <i>Solenostemon</i>	<i>pulegium</i> ¹	<i>pulegium</i> ¹			<i>pubescens</i> ¹ <i>latifolius</i> ^{1,4}					
Callitricheae	<i>Callitriche</i>	<i>stagnalis</i> ¹	<i>truncata</i> ¹	<i>pulchra</i>			<i>sp.</i>	<i>peplodes</i>	<i>heterophylla</i>		<i>stagnalis</i> ¹ [introducido]
Scrophulariaceae	<i>Glossostigma</i> <i>Dopatrium</i> <i>Amphianthus</i> <i>Limosella</i>				<i>grandiflora</i> <i>africana</i> <i>inflata</i>	<i>longidens</i> ¹ <i>senegalense</i>	<i>dortmanna</i> <i>junceum</i>		<i>pusillus</i> ¹	<i>grandiflora</i>	<i>diandrum</i> ¹ <i>drummondii</i>
	<i>Gratiola</i> <i>Lindernia</i>				<i>conferta</i> <i>pulchella</i> <i>wilmsii</i>	<i>exilis</i> ¹ <i>schweinfurthii</i> ¹	<i>exilis</i> <i>monroii</i> ¹ <i>conferta</i> ¹		<i>neglecta</i> <i>monticola</i>		
Acanthaceae	<i>Hygrophila</i>					<i>senegalensis</i> ¹					
Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i>					<i>prehensilis</i> , <i>steltensis</i> ^{4,5}			<i>spp.</i>		
Compositae	<i>Filago</i> <i>Senecio</i>	<i>minima</i> ¹							<i>S. tomentosus</i> ⁶		
Alismataceae	<i>Damasodium</i>		<i>bourgei</i>								
Juncaginaceae	<i>Triglochin</i>		<i>laxiflorum</i>								
Aponogetonaceae	<i>Aponogeton</i>				<i>desertorum</i> <i>stuhlmannii</i>		<i>abyssinicus</i> <i>stuhlmannii</i> <i>vallisnerioides</i>				<i>sp.</i>
Zannichelliaceae	<i>Zannichellia</i>		<i>melitensis</i> ¹	<i>pedunculata</i> ¹							
Juncaceae	<i>Juncus</i>	<i>bufonius</i> ¹		<i>hybridus</i> ¹				<i>diffusissimus</i>	<i>bufonius</i> ¹ <i>georgianus</i> ⁶		
Commelinaceae	<i>Gyanotis</i> <i>Murdannia</i>					<i>lanata</i> ¹	<i>semiteres</i>				
Xyridaceae	<i>Xyris</i>					<i>capensis</i>					
Cyperaceae	<i>Afrotrilepis</i> <i>Cyperus</i> <i>Fimbristylis</i> <i>Bulbostylis</i>					<i>pilosa</i> ^{1,2} <i>difformis</i> ¹ <i>pustulatus</i> ¹ <i>alboviridis</i> ¹ <i>dichotoma</i> ¹ <i>coelebica</i> ¹	<i>rigidifolius</i>		<i>aristatus</i> <i>granitophilus</i> ¹ <i>autumnalis</i> <i>annua</i> <i>capillaris</i>		

Tabla 1. (Continuación).

Familia	Género	SE de Francia (1)	Malta (2)	Gavdos(3)	Suráfrica (4)	África occidental (5)	África oriental (6)	Centro y S de Norteamérica (7)	SE de Norteamérica (8)	Alta montaña de Brasil (9)	W de Australia (10)
Lemnaceae	<i>Lipocarpus</i> <i>Schoenoplectus</i> <i>Lemna</i>					<i>filiformis</i> ¹ <i>paucicostata</i> ^{2/3}	<i>microglumis</i>				
Gramineae	<i>Agrostis</i> <i>Aira</i> <i>Alopecurus</i> <i>Andropogon</i> <i>Cyperus</i> <i>Eragrostis</i> <i>Polypogon</i> <i>Poa</i> <i>Sporobolus</i>	<i>capillaris</i> <i>cupaniana</i> ¹ <i>globosa</i> ¹	<i>aculeata</i> ¹	<i>maritimus</i> <i>infirmus</i> ¹		<i>infirmus</i> ¹ <i>pectinellus</i> ¹ <i>minimus</i> ²		<i>elliottiana</i> <i>hyemalis</i> <i>virginicus</i>	<i>ninensis</i> ²		
Liliaceae	<i>Tripsacum</i> <i>Scilla</i>	<i>autumnalis</i> ¹									

rez (Castuera, 30STJ8500, 8600 y 8601), a unos 410 m de altitud, sobre bajos (hasta 0,5 m de alto) y excepcionales afloramientos tabulares de pizarra. Escasos aparecen además en los resaltes rocosos resultantes del encajamiento del arroyo del Mejoral (Castuera, 30STH 8296). Dada la mayor termicidad y menores precipitaciones, el periodo de inundación de estos pilancones es más corto, secándose en mayo y ocasionalmente también en periodos secos del invierno.

Metodología

Se han tomado las dimensiones de la cubeta al nivel de máxima inundación: longitud, anchura (anchura máxima perpendicular a la longitud) y profundidad, y las dimensiones máximas del sedimento (longitud, anchura y profundidad). A partir de estos datos se ha estimado el área del pilancón y del sedimento, aproximándola mediante la fórmula de una elipse: $A = \pi/4 \times \text{longitud} \times \text{anchura}$.

La profundidad máxima que alcanza el agua se ha medido desde el sedimento hasta la línea marcada por el crecimiento de líquenes y musgos terrestres, que cubren la roca no inundable, mientras que en la superficie de la roca que es periódicamente inundada crecen el biofilm de algas incrustadas de color negro, existiendo muchas veces una estrecha banda entorno a 1 cm, aparentemente desnuda, entre ambas superficies.

En cada pilancón se ha estimado el porcentaje de superficie que cubre cada especie de *visu*, en intervalos de 10% salvo para especies escasas (5%) o muy escasas (1%).

Para analizar si la variación de las comunidades puede achacarse a las variables físicas medidas, no se ha podido realizar un análisis de correlaciones canónicas por la no normalidad de los datos, la presencia de casos extremos y el insuficiente número de casos para interpretar los factores. En su lugar se ha realizado una ordenación de las pilas según su composición florística mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP), estudiando la correlación de los factores encontrados con dichas variables (para descartar relaciones curvilíneas se ha visualizado la representación de los factores más significativos frente a dichas variables).

Además se ha realizado un análisis de grupos (cluster) para obtener un dendrograma, utilizando la regla del vecino más alejado (complete linkage) por deparar grupos mejor interpretables, utilizando el promedio de las distancias (City-block) por ser el algoritmo que agrupa mejor los inventarios con composición similar y no exacerbar los datos de cobertura, al haberse utilizado los datos tomados (porcentaje de cobertura del sedimento), sin transformar a porcentaje de cobertura de cada especie respecto de la comunidad. Así, si se

usa la distancia euclídea, pilas con igual composición específica pero con muy distinto grado de cobertura del sedimento, son separadas en grupos distintos. Finalmente se ha comprobado mediante análisis de la varianza si los grupos obtenidos según su composición florística difieren significativamente en las variables físicas medidas.

Todos los análisis estadísticos se han realizado mediante el programa Statistica 6.1 (Statsoft, 2002) independientemente para cada localidad, por responder a dos ambientes distintos.

Análisis

Características físicas de los pilancones

Los valores medios, máximos, mínimos y desviación típica de las dimensiones de los pilancones aparecen en la Tabla 2.

Los valores de la Tabla 2 permiten deducir que los pilancones encontrados sobre granitos de la sierra de Guadarrama son mucho mayores que sobre las pizarras de La Serena: 10 veces más extensos, casi 3 veces más largos, 2 veces más profundos, estando más igualados en la profundidad del sedimento. La comparación de los valores de todas estas variables mediante el test de Kolgomorov-Smirnov (en la mayoría de los casos se distribuyen de forma no normal) revela que ambos tipos de pilancones difieren significativamente ($p < 0,001$) en la longitud, anchura, profundidad, superficie, longitud del sedimento, anchura del sedimento y superficie del mismo, pero no ($p > 0,10$) en la profundidad del sedimento.

Flora de los pilancones

Se han encontrado 30 especies de plantas en los pilancones, incluyendo tanto especies típicamente hidrófitas (*Callitriche brutia*, *C. stagnalis*) o anfíbias (*Isoetes setaceum*, *I. velatum*, *Lythrum borysthenticum*, *Crassula vaillantii*, *Elatine macropoda*) como especies terrestres higrófilas (*Lythrum thymifolia*, *Juncus*

spp...) o xerófilas (*Sedum andegavense*, *Plantago coronopus*, etc.), en este caso sólo en La Serena, donde se han estudiado pilancones colmatados (Tabla 3).

De las especies encontradas, 14 sólo han aparecido en Castuera, principalmente especies de pilancones colmatados como *Plantago coronopus*, *Sedum andegavense*, *Spergularia purpurea*, *Erodium botrys*, *Anthemis arvensis*, *Leontodon taraxacoides*, *Micropyrum tenellum*, *Vulpia sp.*, *Merendera montana*, *Allium sp.*, *Dipcadi serotinum*, pero también algunas anfíbias o higrófilas como *Isoetes setaceum*, *Lythrum thymifolia* o *Illecebrum verticillatum*. Han aparecido sólo en Bustarviejo *Elatine macropoda*, *Callitriche stagnalis*, *Antinoria agrostidea*, *Agrostis castellana*, *Ranunculus longipes*, *Juncus bufonius*, *J. pygmaeus*, *J. capitatus*, *J. tenageia*, *Deschampsia cespitosa* y *Eleocharis palustris*. *Glyceria declinata* sólo ha aparecido en pilas de Bustarviejo, aunque en Castuera se encontró en una cubeta generada por fragmentación de las pizarras, de mayores dimensiones que los pilancones de la zona ($273 \times 75 \times 10$ y con 9 cm de sedimento).

La diferencia en la composición específica, sin considerar las pilas colmatadas sólo estudiadas en La Serena, es principalmente por especies secundarias: sólo *Callitriche stagnalis* llega a ser dominante en la pila en que aparece. Esta diferencia se debería principalmente a las distintas características de los pilancones de cada lugar (más desarrollados en Bustarviejo, donde deben sufrir menos fluctuaciones por su mayor tamaño y por las mayores precipitaciones), pues la mayoría son especies que viven en ambas regiones, aunque en algún caso, como el de *Lythrum thymifolia*, su aparición en Bustarviejo podría estar limitada por la altitud.

El número de especies por pila es escaso, oscilando en Bustarviejo entre 1 y 7 (media 2,3; moda 1), siendo algo mayor en Castuera, rango entre 1 y 9 (media 2,5; moda 3). Aunque tales diferencias no son significativas (t de Student = $-0,89$; g.l. = 107; $p = 0,38$), hay que tener en cuenta que las pilas de Castuera son mucho

Tabla 2. Estadística básica de los pilancones medidos. * = variables con $n = 34$ para Castuera; Desv.std. = desviación típica.

Estadística básica	Castuera ($n = 39^*$)				Bustarviejo ($n = 67$)			
	Media	Mín.	Máx.	Desv.std.	Media	Mín.	Máx.	Desv.std.
Longitud (cm)*	65,62	22,0	150,0	33,33	190,64	40,0	813,0	159,29
Anchura (cm)*	38,29	15,0	80,0	16,48	117,03	20,0	510,0	93,40
Profundidad del agua (cm)	5,13	1,0	9,2	2,10	12,51	1,0	44,5	7,36
Superficie (m ²)*	0,23	0,03	0,94	0,212	2,85	0,06	32,56	5,64
Longitud del sedimento (cm)	50,08	17,0	103,0	24,47	134,06	25,0	799,0	132,95
Anchura del sedimento (cm)	28,54	8,0	60,0	14,43	84,30	20,0	495,0	78,11
Profundidad del sedimento (cm)	5,70	2,0	10,0	2,02	6,92	0,5	24,1	5,28
Área del sedimento (m ²)	0,13	0,01	0,404	0,107	1,66	0,04	31,06	4,27

Tabla 3. Frecuencia de aparición de las especies encontradas en pilas con flora vascular y número de especies en cada zona.

Especie	Bustarviejo (n = 60)	Castuera (n = 39)
<i>Crassula vaillantii</i>	27	30
<i>Lythrum borysthenticum</i>	34	2
<i>Isoetes velatum</i> subsp. <i>velatum</i>	22	14
<i>Callitriche brutia</i>	28	6
<i>Lythrum thymifolia</i>	0	18
<i>Elatine macropoda</i>	17	0
<i>Agrostis castellana</i>	8	0
<i>Juncus capitatus</i>	6	0
<i>Glyceria declinata</i>	4	(1)
<i>Plantago coronopus</i>	0	5
<i>Isoetes setaceum</i>	0	4
<i>Sedum andegavense</i>	0	4
<i>Spergularia purpurea</i>	0	4
<i>Illecebrum verticillatum</i>	0	3
<i>Antinoria agrostidea</i> subsp. <i>annua</i>	2	2
<i>Juncus pygmaeus</i>	2	0
<i>Juncus bufonius</i>	2	0
<i>Callitriche stagnalis</i>	1	0
<i>Ranunculus longipes</i>	1	0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	0
<i>Eleocharis palustris</i>	1	0
<i>Juncus tenageia</i> subsp. <i>tenageia</i>	1	0
<i>Micropyrum tenellum</i>	0	1
<i>Vulpia</i> sp.	0	1
<i>Erodium botrys</i>	0	1
<i>Merendera montana</i>	0	1
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	1
<i>Anthemis arvensis</i>	0	1
<i>Allium</i> sp.	0	1
<i>Dipcadi serotinum</i>	0	1
N.º total de sp.	16	20
N.º de sp./pila: media (máximo)	2,3 (7)	2,5 (9)

menores que las de Bustarviejo.

Todas las especies encontradas son rizófitos: geófitos en el caso de los *Isoetes* y *Eleocharis palustris*, tres hemicriptófitos (*Agrostis castellana*, *Deschampsia cespitosa* y *Glyceria declinata*) y el resto terófitos. Los *Callitriche* encontrados se diferencian del resto de los terófitos por su biotipo acuático de hojas sumergidas y flotantes (no se han encontrado las formas terrestres que pueden presentar estas especies) y de porte no tan reducido, por lo que cuando aparecen causan una doble cobertura del sedimento, que puede alcanzar por tanto el 200%.

Vegetación de los pilancones

Todas las comunidades anfibias encontradas son las típicas de los humedales estacionales mediterráneos ya señaladas en otras zonas de la Península Ibérica (clase *Isoeto-Nanojuncetea*, ver Rivas Martínez & al., 2002; Molina, 2005), muy semejantes a las encontradas en pi-

las del SE de Francia, dominadas por *Crassula vaillantii*, *Isoetes velatum* y *Callitriche stagnalis* (Poirion & Barbero, 1964), aunque los casos aquí estudiados son más diversos: hay pilas con vegetación transicional hacia comunidades de helófitos perennes (*Eleocharis palustris* subsp. *palustris* y *Glyceria declinata*) en las pilas que retienen más tiempo humedad; pastizales mesofíticos perennes de *Agrostis castellana*, propio de pilas colmatadas de Bustarviejo; y en La Serena hacia pastizales secos de terófitos silicícolas de suelos superficiales. Estas últimas generalmente con *Sedum andegavense* como especie más abundante y con cierto carácter nitrófilo e influencia del pisoteo, como denota la aparición frecuente de *Plantago coronopus*, lo que indicaría la importancia de los excrementos de oveja en la composición del sedimento y la perturbación de este ganado.

En Bustarviejo, aunque no han sido estudiados, también existen pilancones colmatados, bien porque el sedimento ha alcanzado la altura del desagüe o, lo que es más frecuente, por que el propio crecimiento de la pila ha llegado al borde inferior o lateral del bloque en el que se desarrolla, con lo que se impide la retención del agua. En estos casos pueden aparecer incluso cubiertas por matorrales. Así se han encontrado dos pilas de peña el Búho que aparecían ocupadas por *Halimium umbellatum* subsp. *viscosum*, *Agrostis castellana*, *A. truncatula*, *Micropyrum tenellum* var. *aristatum*, *Thapsia villosa*, etc. En peña Ladrón en un caso semejante se encontraron *Cistus laurifolius*, *Agrostis castellana*, *Arrhenatherum elatius*, *Scilla autumnalis*, etc. Tampoco es rara la presencia de especies leñosas higrófilas de escaso porte, tipo “bonsái”, como *Fraxinus angustifolia* y *Frangula alnus*, cuando el pilancón presenta alguna fisura en sus paredes pero sin llegar a permitir la salida del agua.

El gradiente desde comunidades terrestres a anfibias puede aparecer en un mismo pilancón, pues en algunos casos raros el sedimento no se dispone horizontalmente, por lo que el nivel de inundación es variable. Así en Castuera se ha encontrado un pilancón de 170 × 76 cm, donde en un extremo el nivel de inundación no sobrepasa el sedimento (éste de hasta 7 cm de profundidad) y la comunidad aparece dominada por *Plantago coronopus*, con presencias de *Sedum andegavense*, *Lythrum thymifolia*, *Allium* sp., *Merendera montana*, *Spergularia purpurea* y *Anthemis arvensis*, y se pasa en el otro extremo, con una profundidad máxima de 6 cm y 5 de sedimento, a una comunidad dominada por *Crassula vaillantii* y *Lythrum thymifolia* (y presencias de *Allium* sp. y *Dipcadi serotinum*). En Bustarviejo, en una pila de peña Ladrón, se ha encontrado un caso semejante, donde siguiendo un gradiente de incremento del sedimento pero descenso del nivel de inundación se sigue una secuencia de comunidades dominadas por *Crassula*

vaillantii; *Lythrum borysthenicum*; *Agrostis castellana* (primero con *Lythrum borysthenicum*, luego con *Juncus bufonius*) y finalmente, ya sin influencia de la humedad edáfica, *Anthoxanthum aristatum* con *Briza maxima*.

En los roquedos de la sierra de Guadarrama estas pilas pluviales serían los humedales más abundantes. Además existen lagunillas temporales entre los bloques rocosos, en general muy raras (Tabla 4), de mayores dimensiones en superficie (aunque similares a la mayor pila encontrada) y profundidad de suelo y que pueden albergar comunidades muy semejantes. En La Serena, sin embargo, las pilas sobre pizarras compactas son muy raras, incluyendo el hueco en las pizarras generado por la fragmentación del roquedo, humedal con similares características ecológicas que los pilancones. Aquí también existen pequeñas lagunas, generalmente en zonas de vaguada, sobre sustratos pizarrosos, aunque de distinto origen y de mayor desarrollo, cuya característica ecológica más diferencial es una mayor riqueza florística (Tabla 4).

Relación dimensiones-vegetación para las pilas de Bustarviejo

Tabla 4. Flora de tres lagunillas temporales de las mismas regiones que los pilancones. Se indica el porcentaje de la cobertura de cada especie estimada de visu. **1**, charca de el Berrocal (30TVL4266,2238; 1109 m), con más de 25 cm de sedimento y unos 10 m²; **2**, lagunilla de Peña el Búho (30TVL4125,2185; 1240 m), 33 cm de sedimento y unos 40 m²; **3, 4**, lagunilla en Castuera, la Polvorosa (30STJ9800; 475 m), 50 cm de inundación, unos 10 m².

N.º de inventario	1	2	3	4
Profundidad (cm)	4	5-10	5	40
<i>Callitriche brutia</i>				10
<i>Lythrum borysthenicum</i>	70	40	1	10
<i>Isoetes velatum</i>		5		
<i>Isoetes setaceum</i>			90	40
<i>Juncus pygmaeus</i>	1	20		1
<i>Juncus bufonius</i>	1	1	2	
<i>Juncus tenageia</i> subsp. <i>tenageia</i>	1	1		
<i>Elatine macropoda</i>		1		
<i>Crassula vaillantii</i>			2	
<i>Ranunculus batrachoides</i>			2	
<i>R. peltatus</i> ssp. <i>peltatus</i>				40
<i>Antinoria agrostidea</i>			2	10
<i>Agrostis castellana</i>		10		
<i>Spergularia purpurea</i>	20	1		
<i>Molinierella laevis</i>	5			
<i>Dipcadi serotinum</i>	1			
<i>Scilla autumnalis</i>	+			
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	+			
<i>Corrigiola litoralis</i>		1		
<i>Pulicaria paludosa</i>		+		

El ACP para las pilas de Bustarviejo se ha realizado sin considerar *Deschampsia cespitosa* y *Eleocharis palustris*, por tener una correlación de 1 con *Ranunculus longipes*, lo que ocasiona problemas de colinealidad. Resultan siete factores con un autovalor (eigenvalues) >1 que explicarían cerca del 80% de la variabilidad encontrada.

La correlación de los factores con las variables a partir de las que han sido calculadas, así como con las variables complementarias, se recoge en la Tabla 5. El primer factor vendría definido por tres especies (*Juncus pygmaeus*, *J. tenageia* y *J. bufonius*), pero no se correlaciona con otras variables ni físicas ni biológicas medidas. El segundo factor se asocia (negativamente) a *Ranunculus longipes* y *Antinoria agrostidea*, se correlaciona de forma igualmente negativa, con el número de especies, área del sedimento, área de la pila y la profundidad del sedimento. Estos dos factores están muy condicionados por casos raros, debidos a especies poco frecuentes, por lo que las correlaciones con otras variables podrían ser en gran parte circunstanciales. El factor 3 se debería principalmente a la cobertura de *Lythrum borysthenicum* y *Agrostis castellana*, estando correlacionado (negativamente) con el nivel de inundación máximo, y menormente con la mayoría de las variables medidas. El factor 4 vendría determinado principalmente por *Isoetes velatum* y menormente por *Callitriche stagnalis*, y se correlacionaría significativamente con la cobertura total y el nivel de inundación. Estos factores 3 y 4 son los que permiten una mejor ordenación de las pilas de Bustarviejo (Fig. 2). El factor 5 se asocia principalmente a la cobertura de *Callitriche brutia* y (negativamente) a *Crassula vaillantii*, presentado una ligera correlación

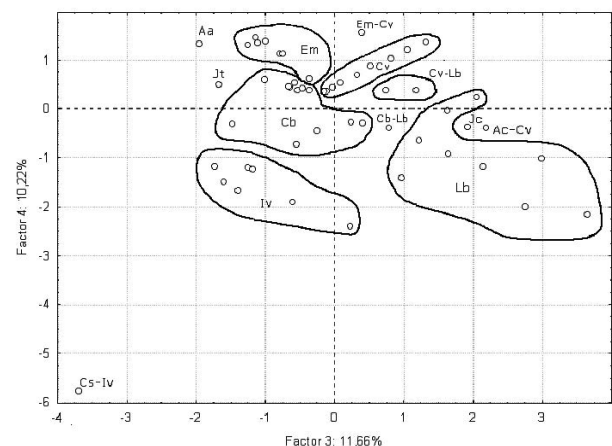


Fig. 2. Proyección de las pilas de Bustarviejo en el plano formado por los factores 3-4. Se han agrupado las pilas según la especie dominante, indicada ésta con la letra inicial del género y especie. Las pilas sin flora se localizan en el extremo negativo del grupo de *Crassula vaillantii*.

con la latitud y altitud geográficas. El factor 6 se asocia a *Juncus capitatus* y el 7 a *Elatine macropoda* (negativamente).

Las correlaciones con las variables geográficas, aunque bajas, hay que interpretarlas como diferencias entre las comunidades de las pilas de las tres zonas de Bustarviejo donde han sido estudiadas, pero no relacionadas con una posible variación ambiental (p.ej., del clima) asociada a estas variables. De hecho, el margen de variación para estas variables es muy escaso: entorno a 800 m para la longitud, 500 m la latitud y 80 m la altitud.

El dendrograma resultante del análisis de grupos aparece en la Fig. 3. Este análisis concuerda bastante bien con la ordenación (Fig. 2).

El gráfico (Fig. 3) manifiesta que, a una distancia de unión de 150, existen cinco grupos de pilas según su vegetación. Estos grupos se pueden asociar cada uno a una de las cinco especies más frecuentes en Bustarviejo: un grupo en donde domina *Elatine macropoda*; en otro, *Lythrum borysthenicum*, donde se incluye la pila dominada por *Antinoria agrostidea*; en otro, *Crassula vaillantii*, caracterizado además por la baja cober-

tura del sedimento, razón por la que incluye dos pilas, dominada una de ellas por *Juncus tenageia* (sin *Crassula vaillantii*) y la otra por *J. capitatus*; otro grupo, donde predomina *Isoetes velatum*, y un último grupo, relacionado con la abundancia de *Callitriche brutia*. Quedaría una pila aislada, cubierta completamente de *Callitriche stagnalis* e *Isoetes velatum*.

Se ha analizado si estos cinco grupos de pilas (incluyendo la pila dominada por *C. stagnalis* en el grupo de *C. brutia*) de diferente composición florística, más las pilas con sedimento carentes de flora, difieren significativamente en las dimensiones de superficie, de sedimento, profundidad máxima del agua y del sedimento mediante el análisis de la varianza. Dado que las variables área y área del sedimento son muy asimétricas, con varianzas heterogéneas entre los subgrupos (test de Levene, $F = 4,11$, $p = 0,003$, y $F = 5,05$, $p = 0,000$, respectivamente) y se correlacionan con la media, se han transformado por el logaritmo neperiano. Además se ha considerado una variable geográfica (la longitud) que diferencia las tres zonas donde se han estudiado las pilas en Bustarviejo, por si pudiera haber diferencias significativas en la composición

Tabla 5. Correlaciones entre los factores y las variables (factor loadings) resultantes del ACP de las pilas de Bustarviejo. En el caso de las variables suplementarias se resaltan las correlaciones significativas (* si $p < 0,05$; ** si $p < 0,007$, que resultaría de corregir el nivel de significación anterior por el método de Bonferroni, al haber hecho siete correlaciones por variable).

Factor	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Autovalor	2,63	2,12	1,63	1,43	1,27	1,06	1,04
% de varianza	18,75	15,12	11,66	10,21	9,05	7,55	7,41
Correlación factor-variables (n = 67)							
<i>Isoetes velatum</i>	-0,11	0,08	-0,45	-0,69	-0,18	0,01	-0,03
<i>Crassula vaillantii</i>	-0,04	0,08	0,45	0,30	-0,59	0,15	0,43
<i>Lythrum borysthenicum</i>	0,07	-0,33	0,59	-0,44	0,18	-0,05	-0,17
<i>Elatine macropoda</i>	-0,10	0,17	-0,32	0,36	-0,18	-0,09	-0,76
<i>Callitriche brutia</i>	-0,13	0,12	-0,24	0,05	0,81	0,14	0,29
<i>Callitriche stagnalis</i>	-0,05	0,07	-0,36	-0,60	-0,37	0,00	0,16
<i>Antinoria agrostidea</i>	-0,06	-0,94	-0,16	0,12	-0,04	-0,00	0,03
<i>Glyceria declinata</i>	-0,05	-0,40	-0,20	-0,11	0,02	0,03	-0,03
<i>Juncus pygmaeus</i>	0,86	-0,05	0,07	-0,11	0,06	0,06	-0,12
<i>Juncus capitatus</i>	-0,03	-0,09	0,34	-0,14	0,07	-0,88	0,01
<i>Ranunculus longipes</i>	-0,05	-0,93	-0,19	0,14	-0,07	0,05	0,03
<i>Agrostis castellana</i>	0,06	-0,11	0,57	-0,31	0,07	0,48	-0,34
<i>Juncus bufonius</i>	0,96	-0,00	-0,13	0,05	-0,03	-0,04	0,07
<i>Juncus tenageia</i>	0,96	0,00	-0,16	0,05	-0,01	-0,04	0,06
Variables suplementarias							
Cobertura total	-0,14	-0,09	-0,25*	-0,50**	0,25*	0,08	-0,11
Número de especies	0,07	-0,52**	0,05	-0,28*	0,12	-0,21	-0,28*
Longitud	-0,06	0,20	0,26*	0,17	-0,22	0,27*	-0,14
Latitud	0,02	0,10	0,25*	0,17	-0,29*	0,11	-0,07
Altitud	0,01	-0,18	-0,31*	-0,17	0,29*	-0,22	0,08
Área de la pila	-0,12	-0,62**	-0,31*	-0,07	0,04	-0,00	-0,09
Área del sedimento	-0,10	-0,83**	-0,26*	-0,01	-0,03	0,01	-0,05
Agua	-0,23	0,16	-0,33**	-0,35**	-0,03	-0,17	-0,21
Altura del sedimento	-0,03	-0,50**	0,25*	-0,26*	-0,11	-0,08	-0,27*

florística entre las zonas (Tabla 6).

El resultado es que dichos grupos de pilas son distintos para todas las variables físicas analizadas, excluida la que distingue la zona a la que pertenecen. Esto es más notable si tenemos en cuenta que tales diferencias de composición florística no son netas, existiendo muchos casos intermedios (véase la Fig. 2). Las características de cada grupo se reflejan en las Figs. 4-6, y las comparaciones a posteriori entre estos grupos, en la Tabla 7. Dado que el área de la pila se correlaciona fuertemente con la del sedimento ($r = 0,91$; $p < 0,001$; lo mismo tomando logaritmos) y dado que

el logaritmo del área del sedimento es (muy ligeramente) más significativo (F mayor) y que parece más directamente explicable la relación de esta variable con la composición florística de cada pila, sólo se muestran los resultados para el área del sedimento.

Relación dimensiones-vegetación para las pilas de Castuera

En los análisis siguientes sobre la flora de las pilas de Castuera, se incluye el hueco que se encuentra entre las pizarras, pues salvo por origen sería un hábitat

Tabla 6. Análisis de la varianza de los grupos de pilas de la sierra de Guadarrama según su composición florística y las variables físicas medidas: área y profundidad máxima del agua, área y profundidad máxima del sedimento, además de la longitud geográfica que diferencia las tres zonas donde se han estudiado.

	g.l. efecto	M.C. efecto	g.l. error	M.C. error	F	p
Longitud geográfica	5	1129933	61	614151,3	1,84	0,118
Ln (área)	5	8	61	1,3	6,46	0,000
Ln (área del sedimento)	5	10	61	1,3	7,93	0,000
Profundidad del agua	5	145	61	46,8	3,10	0,014
Profundidad del sedimento	5	107	61	21,5	4,97	0,001

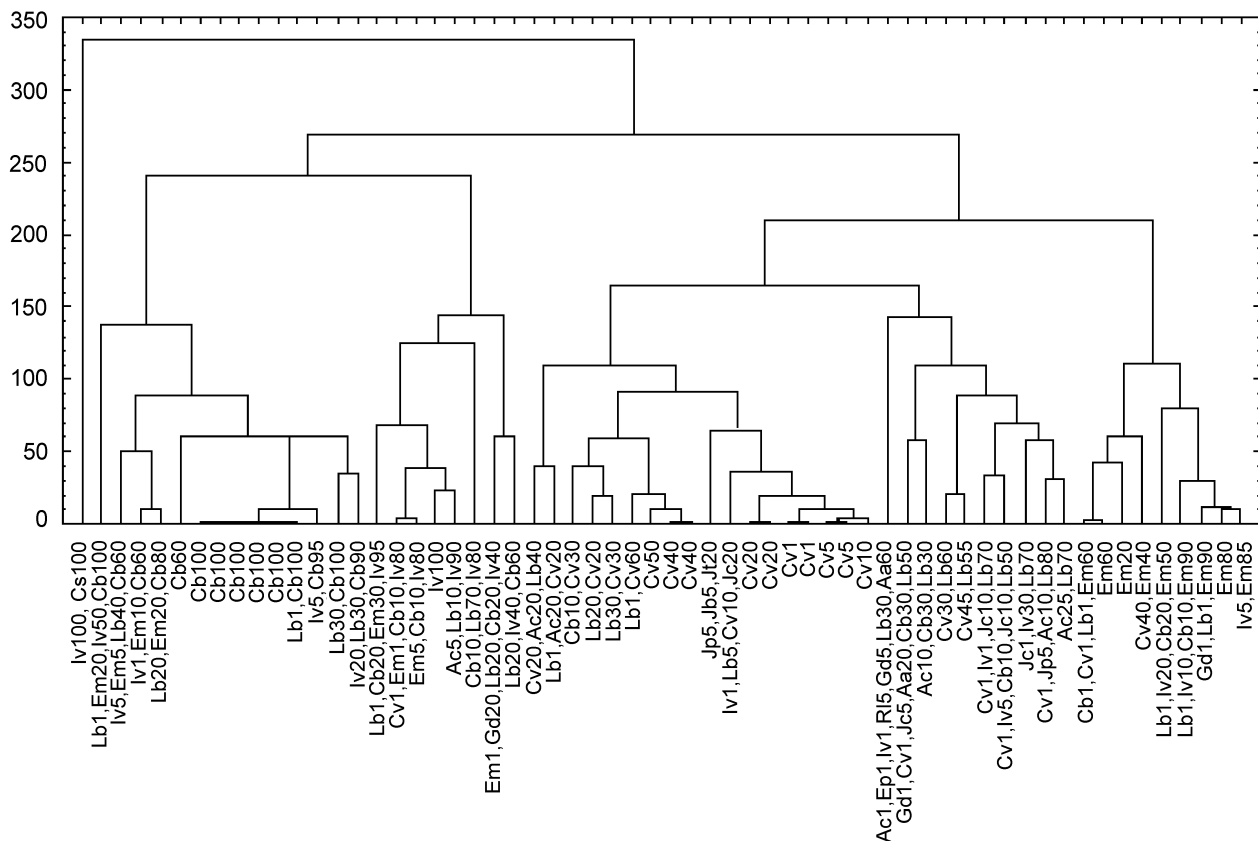


Fig. 3. Diagrama del análisis de grupos (cluster) mediante el algoritmo del vecino más alejado (Complete linkage) y el promedio de las distancias (City-block) para las pilas con flora de Bustarviejo. Se indica la composición florística (especie y porcentaje de cobertura del sedimento) de cada una de ellas.

equivalente a las pilas.

El ACP para las pilas de Castuera se ha realizado sin considerar las variables *Erodium botrys*, *Meren-dera montana*, *Leontodon taraxacoides* y *Anthemis arvensis*, por tener una correlación de 1 con *Vulpia sp.*, lo que ocasiona problemas de colinealidad. Resultan ocho factores con un autovalor (eigenvalues) > 1, que explicarían poco más del 70% de la variabilidad encontrada (Tabla 8).

El primer factor vendría asociado a dos especies muy raras (*Antinoria agrostidea*, *Glyceria declinata*), por lo que las correlaciones con al área de la pila y del sedimento podrían ser en gran parte circunstanciales. El segundo factor se asocia negativamente a *Isoetes velatum* y *Lythrum borysthenicum*, y positivamente a *L. thymifolia*, mientras no se correlaciona con ninguna de las otras variables medidas. El factor 3 no presenta correlaciones importantes con ninguna especie, siendo las más altas las que le asocian positivamente con *Isoetes velatum*, *Lythrum borysthenicum* y *L. thymifolia*, y de las variables físicas se correlacionaría con el área del sedimento y la altura de la columna de agua. Estos factores 2 y 3 son los que permiten una mejor ordenación de las pilas de Castuera (Fig. 7). El factor 4 vendría determinado principalmente por *Crassula vaillantii* y se correlacionaría, negativa y sólo ligeramente, con el número de especies. El factor 5 se debería principalmente a la cobertura de *Illecebrum verticillatum* y menormente a *I. setaceum*, presentado una ligera correlación con el número de especie, la altura del agua y la profundidad del sedimento. El factor 6 se debería a la co-

bertura de especies terrestres, por un lado *Plantago coronopus* y por otro *Spergularia purpurea* y *Micropyrum tenellum*, sin correlacionarse con ninguna de las otras variables. El 7 se debería a la cobertura de *Vulpia sp.* y, negativamente, a la de *Isoetes setaceum*, correlacionándose ligeramente el número de especies. Finalmente el factor 8 se debería a *Dipcadi serotinum* y, negativamente, a *Allium sp.*

El dendrograma para la clasificación de las pilas de Castuera según su composición florística aparece en la Fig. 8.

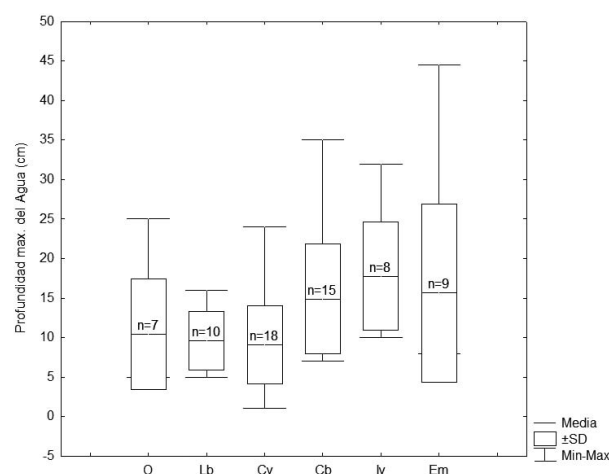


Fig. 5. Representación del rango, desviación típica y media de la profundidad máxima del agua para cada comunidad de las pilas de Bustarviejo definida por el análisis de grupos. Cada grupo se indica por las iniciales de la especie dominante, más el grupo O: pilas sin flora vascular.

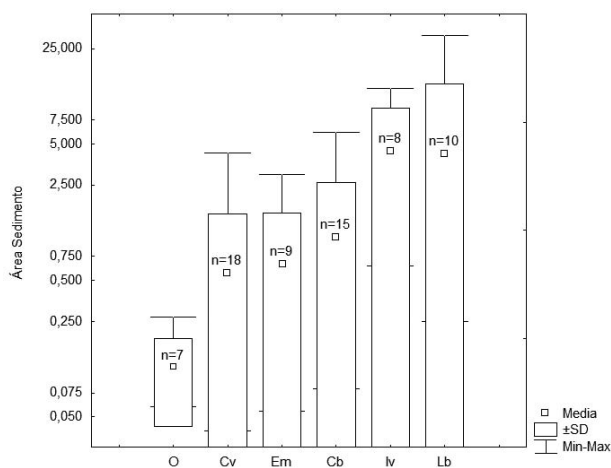


Fig. 4. Representación del rango, desviación típica y media del área del sedimento (en escala logarítmica) para cada comunidad de las pilas de Bustarviejo definida por el análisis de grupos. Cada grupo se indica por las iniciales de la especie dominante, más el grupo O: pilas sin flora vascular.

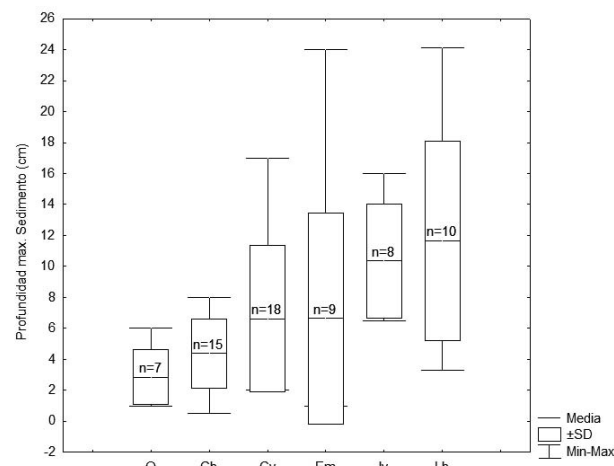


Fig. 6. Representación del rango, desviación típica y media de la profundidad máxima del sedimento para cada comunidad de las pilas de Bustarviejo definida por el análisis de grupos. Cada grupo se indica por las iniciales de la especie dominante, más el grupo O: pilas sin flora vascular.

En este caso, a una distancia de unión de 150, tendríamos los grupos dominados por *Isoetes velatum* y *Crassula vaillantii*, muy semejantes a lo que se observa en la ordenación, y un gran grupo donde aparecen las comunidades dominadas por *Lythrum thymifolia* unidas a las pilas que están dominados por especies xerófilas (*Sedun andegavense*, *Plantago coronopus* o *Spergularia purpurea*), de las cuales se separaría a un nivel de 80. Queda un pequeño grupo de dos pilas caracterizado por *Callitriche brutia* (aunque en una de ellas domina *Glyceria declinata*) y una pila dominada

por *Illecebrum verticillatum* sin agrupar.

Se ha realizado un análisis de la varianza para ver si estos cuatro grupos (los caracterizados por *Isoetes velatum*, *Crassula vaillantii*, *Lythrum thymifolia* o por especies xerófilas) difieren en las características físicas: área de la pila y del sedimento, profundidad del sedimento y del agua, en este caso tomando el logaritmo pues esta variable presenta heterogeneidad de las varianzas a través de los subgrupos (test de Levene, $F = 3,97$, $p = 0,016$), además de correlacionarse con las medias.

Tabla 7. Comparaciones a posteriori por el test de Duncan para las variables Logaritmo del Área del Sedimento (LAS), Profundidad máxima del Agua (PA) y Profundidad máxima del Sedimento (PS) de los grupos definidos por su composición florística. Se señalan las variables significativas ($p < 0,05$).

	<i>I. velatum</i>	<i>L. borysthenticum</i>	<i>E. macropoda</i>	<i>Callitriche</i> spp.	<i>C. vaillantii</i>
Vacías	LAS, PA, PS	LAS, PS	LAS	LAS	LAS
<i>C. vaillantii</i>	LAS, PA	LAS, PS	—	—	
<i>E. macropoda</i>	LAS	LAS, PS	—	—	
<i>Callitriche</i> spp.	LAS, PS	PS	—		
<i>L. borysthenticum</i>	PA	—			

Tabla 8. Correlaciones entre los factores y las variables (factor loadings) resultantes del ACP de las pilas de Castuera. En el caso de las variables suplementarias se resaltan las correlaciones significativas (* si $p < 0,05$; ** si $p < 0,006$, que resultaría de corregir el nivel de significación anterior por el método de Bonferroni, al haber hecho ocho correlaciones por variable). 1: $n = 35$ por haber cinco pilas sin datos de su área.

Factor	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Autovalor	1,96	1,78	1,55	1,43	1,34	1,14	1,04	1,02
% de varianza	12,28	11,10	9,68	8,95	8,38	7,14	6,49	6,39
Correlación factor-variables ($n = 40$)								
<i>Isoetes velatum</i>	0,08	-0,71	0,49	0,09	0,12	-0,01	0,00	-0,01
<i>Crassula vaillantii</i>	-0,29	0,07	-0,39	0,78	-0,20	0,02	0,14	0,09
<i>Lythrum borysthenticum</i>	0,09	-0,58	0,45	0,00	0,15	-0,02	-0,03	-0,04
<i>Callitriche brutia</i>	-0,45	0,04	0,24	-0,25	0,09	-0,01	-0,10	-0,06
<i>Antinoria agrostidea</i>	-0,81	0,27	0,15	0,01	0,03	-0,00	0,04	0,02
<i>Glyceria declinata</i>	-0,77	0,25	0,29	-0,27	0,12	-0,02	-0,04	-0,04
<i>Isoetes setaceum</i>	0,14	0,20	-0,26	0,11	0,51	0,02	-0,58	-0,22
<i>Lythrum thymifolia</i>	0,47	0,64	0,45	0,03	0,01	-0,00	-0,01	-0,02
<i>Plantago coronopus</i>	0,08	0,02	-0,18	-0,31	-0,27	-0,63	0,03	-0,00
<i>Illecebrum verticillatum</i>	0,11	0,07	-0,31	-0,21	0,70	-0,03	0,01	-0,03
<i>Sedun andegavense</i>	0,07	-0,04	-0,23	-0,45	-0,39	-0,33	-0,21	-0,11
<i>Spergularia purpurea</i>	0,06	-0,04	-0,18	-0,37	-0,20	0,57	0,10	0,03
<i>Micropyrum tenellum</i>	0,04	-0,04	-0,15	-0,32	-0,24	0,55	-0,12	-0,06
<i>Vulpia</i> sp.	0,07	0,01	-0,21	-0,29	0,41	-0,06	0,67	0,24
<i>Allium</i> sp.	0,26	0,41	0,33	0,07	-0,08	0,03	0,35	-0,64
<i>Dipcadi serotinum</i>	0,27	0,40	0,36	-0,02	-0,04	0,02	-0,17	0,69
Variables suplementarias								
Cobertura total	-0,27	-0,29	0,25	0,21	0,23	-0,27	-0,03	-0,06
Número de especies	0,05	0,08	-0,05	-0,32*	0,49**	-0,02	0,34*	0,10
Longitud	0,02	0,06	-0,17	0,00	-0,01	-0,08	-0,13	-0,05
Latitud	-0,01	-0,01	-0,08	0,06	-0,04	0,01	0,02	0,02
Altitud	-0,03	0,06	-0,29	0,04	-0,07	-0,05	-0,18	-0,05
Área de la pila ¹	-0,68**	0,11	0,28	-0,07	0,13	-0,09	-0,06	0,04
Área del sedimento	-0,69**	0,11	0,34*	-0,08	0,19	-0,02	-0,02	0,05
Agua	-0,31	-0,13	0,41*	0,17	0,46**	0,07	-0,23	0,02
Altura del sedimento	-0,31	0,06	0,08	0,28	0,56**	-0,05	-0,15	0,01

En el caso de Castuera, las grupos de pilas según su composición florística difieren significativamente en

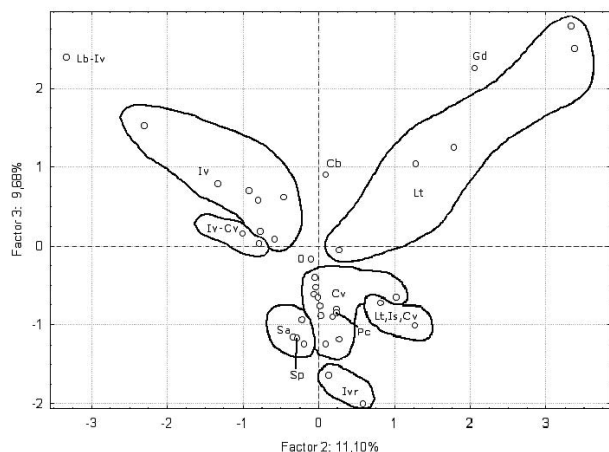


Fig. 7. Proyección de las pilas de Castuera en el plano formado por los factores 2 y 3. Se han agrupado las pilas según la especie dominante, indicando ésta con la letra inicial del género y especie, incluyendo la pila sin flora (0).

la profundidad del sedimento y de la columna de agua (Figs. 9, 10). Por las comparaciones a posteriori (Tabla 10) vemos que las comunidades dominadas por especies xerófilas tienen significativamente menor altura de sedimento y de la columna de agua que las dominadas por especies anfibia. En estas también son significativas las diferencias en la altura de agua entre el grupo caracterizado por *Isoetes velatum* frente a los otros dos grupos.

Las pilas pluviales o pilancones serían un elemento geomorfológico que da lugar a un gran número de humedales, generalmente estacionales, en ambientes poco propicios como son los roquedos y en un amplio rango de condiciones climáticas y litológicas. Además, por la propia variación de tamaño (muy importante la profundidad) y de la cantidad de sedimento acumulado, los hábitats generados son muy variables en una misma localidad, desde biofilms de cianobacterias sobre la roca desnuda, comunidades de algas flotantes, líquenes (en pilas someras de otras latitudes) y todo un gradiente.

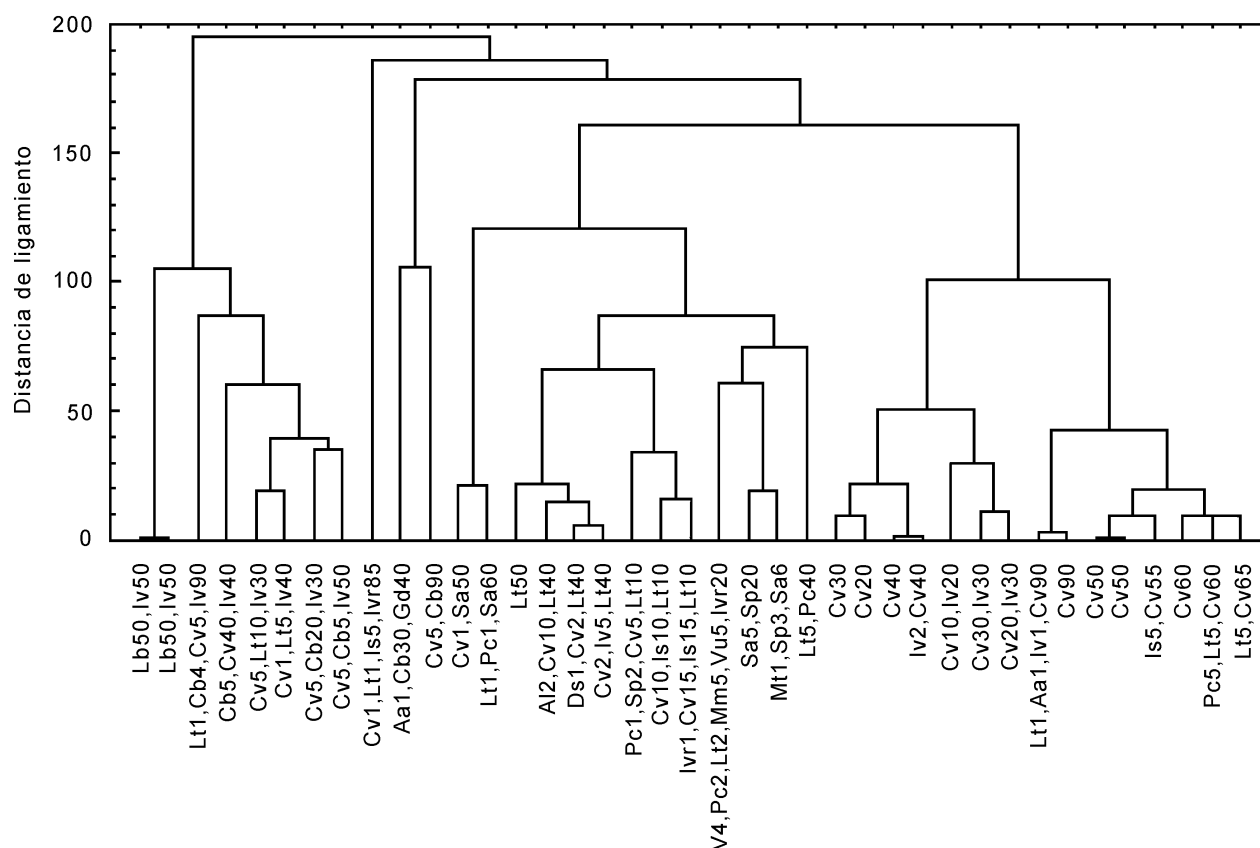


Fig. 8. Diagrama del análisis de grupos (cluster) mediante el algoritmo del vecino más alejado (Complete linkage) y el promedio de las distancias (City-block) para las pilas con flora de Castuera. Se indica la composición florística (especie y porcentaje de cobertura del sedimento) de cada una de ellas (V4 = Aar1, Lt1, Eb1, Sp1).

Tabla 9. Análisis de la varianza de los grupos de pilas de Castuera según su composición florística y las variables físicas medidas: área y profundidad máxima del agua (transformada mediante logaritmos) y área y profundidad máxima del sedimento.

	g.l. efecto	M.C. efecto	g.l. error	M.C. error	F	p
Área	3	0,042	27	0,049	0,854	0,477
Área del sedimento	3	0,019	32	0,011	1,661	0,195
Alto del sedimento	3	11,738	32	3,191	3,679	0,022
Ln (agua)	3	1,898	32	0,082	23,258	0,000

te de comunidades enraizadas, desde acuáticas o anfibias hasta terrestres tolerantes de encharcamiento temporal, y desde terófitos a helófitos según la cantidad de sedimento e intensidad de la desecación estacional. En los roquedos también pueden aparecer, aunque más raros, humedales temporales generados por otras causas, como huecos (de dimensiones semejantes a las pilas) producidos en un bloque rocoso por fracturación, o depresiones entre bloques de un mismo afloramiento granítico, generalmente de superficie algo superior, aunque en los casos aquí estudiados dan lugar a hábitats semejantes y con una vegetación similar.

La flora y vegetación de los humedales estacionales, incluidos los pilancones, presenta grandes semejanzas a nivel mundial (Deil, 2005). En algunas regiones, donde los abundantes inselbergs graníticos están muy diferenciados ambientalmente del entorno (SE de Norteamérica, África tropical o SW de Australia), los pilancones parecen ser los principales humedales estacionales sobre sustratos pobres en nutrientes, por lo que presentan unas comunidades propias. En los aquí estudiados, por el contrario, no existe una flora o vegetación particular, siendo común, con la heterogeneidad asociada a su propia variabilidad, a la de otros humedales estacionales mediterráneos sobre sustratos pobres en bases (Brullo & Minissale, 1998; Molina, 2005). Sólo se puede señalar la mayor pobreza florística de estos humedales, seguramente achacable a ser de dimensiones mínimas y tal vez a dificultades de colonización. Pero algunas de las ausencias podrían ser significativas: *Cicendia filiformis*, *Radiola linoides*, *Centunculus minimus*, *Isolepis pseudosetacea*, *Isolepis setacea*, a las que se podrían sumar algunas otras especies encontradas muy escasas (*Juncus spp.* anuales).

Tabla 10. Comparaciones a posteriori por el test de Duncan para las variables Logaritmo de la Profundidad máxima del Agua (LPA) y Profundidad máxima del Sedimento (PS) de los grupos definidos por su composición florística. Se señalan las variables significativas ($p < 0,05$).

	<i>I. velatum</i>	<i>L. thymifolia</i>	<i>C. vaillantii</i>
Xerófilas	LPA, PS	LPA, PS	LPA, PS
<i>C. vaillantii</i>	LPA	—	
<i>L. thymifolia</i>	LPA		

Tal vez por que estas especies, señaladas habitualmente de humedales temporales mediterráneos (Brullo & Minissale, 1998), realmente sean poco tolerantes a la inundación, siendo más propias de suelos que se saturan de agua, como en orillas de lagunas y arroyos estacionales, zonas de descarga freática local o, como se ha observado en la sierra de Guadarrama en zonas muy cercanas a los pilancones, de suelos poco profundos en vertientes rocosas compactas (lancharos) con escorrentía temporal (datos inéditos).

En pilancones tropicales o subtropicales se ha señalado la presencia de una flora común especializada, a pesar de encontrarse en regiones biogeográficas distintas, ejemplarizada por el género *Isoetes* y varias escrofulariáceas (Barthlott & Porembski, 2000). Estas especialistas representan dos biotipos peculiares presentes en los pilancones: especies poiquilohídricas (varias escrofulariáceas; *Afrotrilepis pilosa*) y geófitos como *Isoetes* (Biedinger & al., 2000; Deil, 2005). Entre los *Isoetes* de los pilancones del SE de Norteamérica destaca *I. pedemontana*, por su hábito rizomatoso (Rury, 1978). En las pilas aquí estudiadas, como en las descritas de la región mediterránea, de estas especialistas sólo aparece el género *Isoetes*, faltando las plantas vasculares poiquilohídricas. En pilancones de zonas templadas de Norteamérica (Oosting & Anderson, 1939) o en los gigantescos de los desiertos de Utah (Chan & al., 2005), faltan todas estas especialistas, apareciendo comunidades dominadas por especies perennes, incluso por grandes helófitos como *Typha latifolia*.

Otra especie común entre pilancones de distintas regiones es *Crassula vaillantii* en pilas de la región mediterránea y Sudáfrica, especie anual característica de pilas someras con escaso sedimento. En pilancones de Texas se ha señalado *Crassula acuatica*, especie propia de los humedales estacionales mediterráneos o “vernal pool” de California (Keeley & Zeedler, 1998), mientras que en el SE de Norteamérica se ha citado en los pilancones a la también crasulácea *Sedum smalli* (*Diamorpha smalli*), aunque parece que esta especie raramente crece sumergida (Keeley & Zeedler, 1998), por lo que recordaría más a *Sedum andegavense*, especie reputada xerófila pero encontrada en los pilanco-

nes colmatados de Gerona (Viñas, 2002) y de La Serena, o a *Sedum album*, que aparece sobre musgos de los márgenes de kamenitzas en Suecia (Ott & al., 1997) o en kamenitzas colmatadas en la serranía de Cuenca. Otros equivalentes ecológicos de los *Sedum* anuales, terófitos de hojas carnosas, presentes en los pilancones someros pero no exclusivos de ellos, serían *Portulaca smalli* del SE de Norteamérica (Wyatt & Allinson, 2000) o *Cyanotis lanata* (Commelinaceae), muy frecuente en pilancones de África tropical (Porembski & al., 1995). Con África tropical cabe señalar además la similitud de las especies de Lythraceae, con el género *Rotala* próximo a *Lythrum*.

Es de notar que para una misma región como la Mediterránea, las mayores divergencias en la composición florística se deben a la naturaleza de la roca, existiendo grandes diferencias entre las comunidades de pilas de rocas calizas (Malta, Gavdos) y las silíceas, como las aquí estudiadas sobre granito o pizarra, o las situadas sobre riolita (SE de Francia). Sólo *Crassula vaillantii*, más los géneros *Callitriche*, *Elatine* y *Lythrum* serían comunes a ambos tipos de pilas. Ya se había señalado que la restricción de las comunidades de humedales temporales mediterráneos con *Isoetes* a suelos ácidos limita su aparición en el Mediterráneo oriental (Quezel, 2005), además de que las comunidades temporales mediterráneas son clasificadas fitosociológicamente en distintas subclases según la naturaleza del sustrato (Rivas-Martínez, 2000).

Aunque no se han encontrado referencias a comunidades de plantas vasculares anfibias o acuáticas en pilas sobre sustratos básicos de la Península Ibérica, es probable que existan, dado la abundancia de afloramientos rocosos calcáreos en la mitad oriental de la misma.

La aparente ausencia de flora y vegetación vascular acuática o anfibia de pilas pluviales en la Europa templada, no mediterránea, parece de difícil explicación. Existen pilas pluviales que están sometidas a un régimen estacional de inundación (aunque en verano sufren más frecuentemente cortos periodos de inundación), las hay con sedimento y las comunidades de humedales estacionales de la clase *Isoeto-Nanojuncetea* alcanzan zonas del centro e incluso el N de Europa (Deil, 2005). Los únicos casos descritos encontrados se refieren a pilas del N de Francia, sobre esquisto y granito en la Bretaña (Abbeyes, 1946; Hardy, 2006) y en las areniscas de la zona de Fontainebleau, aunque en este caso sólo se han señalado como especies acuáticas o anfibias *Callitriche* spp. o el musgo *Caliergonella cuspidata* (Lirón, 2002), cuando en el mismo paraje existen comunidades de *Crassula vaillantii* y *Ranunculus nodiflorus* en orillas de lagunas temporales sobre

cubetas rocosas de arenisca (Bouby, 1967; Noel, 2005; Liron & Thiry, 1999). Tal vez estas comunidades de *Callitriche* spp. sean el caso más frecuente y no hayan llamado la atención de los investigadores. O puede que la casi ausencia de comunidades de plantas vasculares en los pilancones de la Europa extramediterránea se deba a que haya mayores limitaciones a la acumulación de sedimento.

En los ecosistemas acuáticos, incluidos los humedales temporales, es frecuente la zonación de la vegetación según la profundidad del agua que determina el periodo de inundación (Keeley, 1998; Deil, 2005; Helmeier & al., 2005; Grillas & al., 2004). Más raros son

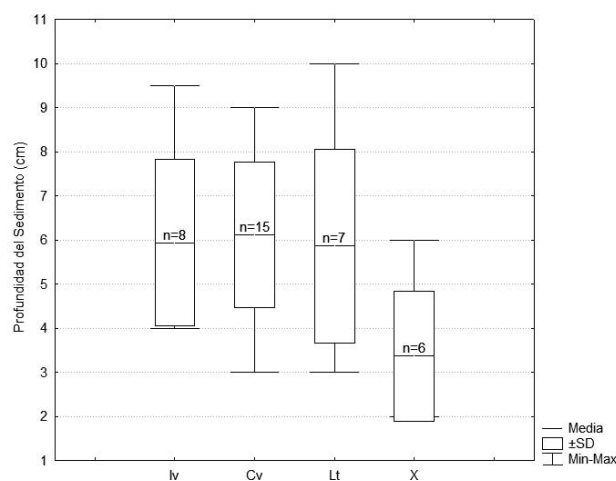


Fig. 9. Profundidad del sedimento (media, desviación típica y rango) para cada grupo de pilas de Castuera según su composición florística. X = pilas dominadas por especies xerófilas.

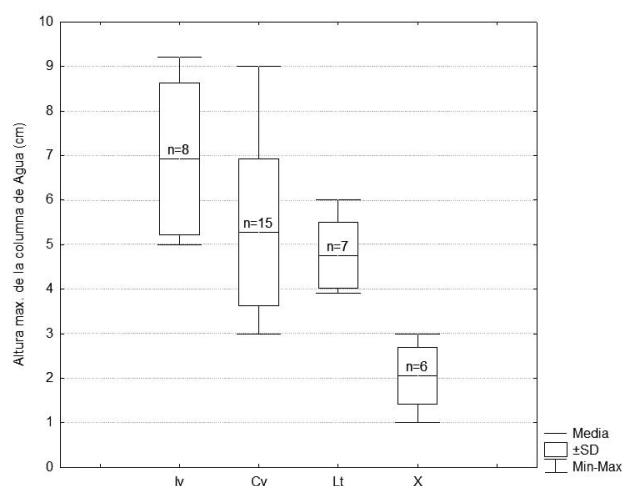


Fig. 10. Altura de la columna de agua (media, desviación típica y rango) para cada grupo de pilas de Castuera según su composición florística. X = pilas dominadas por especies xerófilas.

otros gradientes como la profundidad del suelo, caso específicamente descrito de pilancones sobre rocas calcáreas de la isla de Gavdos (Bergmeier, 2001), y en diversos estudios, aunque sin datos cuantitativos, se ha señalado una diferenciación de las comunidades de las pilas según la profundidad del sustrato y el nivel de inundación (Gröger, 2000; Jürgens & Burke, 2000; Müller, 2007; Whitehouse, 1933). En un caso se ha encontrado, además, una sucesión de comunidades con el cambio de las estaciones del año (Matthews & Murdy, 1969). Incluso variaciones en el tiempo de inundación de sólo unas horas en pilas con inundación efímera diferencian las comunidades de líquenes (Ott & al., 1997). Aunque variables como la profundidad del sedimento y el nivel de máxima inundación pueden definir el nicho de cada especie, en un caso se ha comprobado que su influencia en la densidad de individuos o su fecundidad no tiene por qué ser importante frente a otros factores (Hilton & Boyd, 1996).

En los casos aquí analizados se pueden señalar varias tendencias comunes a ambas localidades. El nivel de inundación parece diferenciar dos grupos de pilas que aparecen en ambas localidades, el grupo dominado por *Isoetes velatum* y el dominado por *Crassula vaillantii*, a pesar de que ambas especies pueden llegar a convivir. Las pilas donde domina la primera alcanzan mayor profundidad de la columna de agua, lo que implica periodos de inundación más largos. En Bustarviejo el resto de los grupos tendrían respecto de esta variable un comportamiento intermedio, aunque más semejante a *I. velatum* los grupos dominados por *Elatine macropoda* y *Callitriche brutia*, mientras que sería más próximo a *C. vaillantii* el grupo dominado por *Lyttrum borysthenticum*. En Castuera, donde se han encontrado menos tipos (tal vez efecto del menor número de pilas estudiadas), pero se han estudiado pilas colmatadas, el grupo de *L. thymifolium* presentaría una preferencia por pilas ligeramente más someras, tendencia acentuada especial y lógicamente en el caso de las pilas colmatadas, dominadas por especies xerófilas pero tolerantes de los suelos saturados temporalmente.

Respecto de la profundidad de sedimento, en Castuera no se han encontrado diferencias significativas entre las comunidades anfibias o higrófilas, separándose únicamente las xerófilas, con menor cantidad de sustrato, lo que indica que estas pilas se colmatan no por acumular más sedimento, sino porque se rebaja el reborde de la pila que actúa de desagüe. En Bustarviejo, sin embargo, se observa una clara ordenación de las comunidades según la profundidad del sedimento, desde pilas sin cobertura con el nivel mínimo de sedimentos hasta las comunidades dominadas por *Ly-*

trum borysthenticum donde éste es máximo.

Otras variables no estudiadas pueden también influir en la variación de las comunidades entre pilancones próximos, como la duración de la inundación (lo que no sólo tiene que ver con la profundidad de la pila, sino también con el tamaño de su cuenca o la orientación en el roquedo), las características edáficas del sedimento, el quimismo de las aguas, etc. Además hay que tener en cuenta que son medios altamente fluctuantes y variables en el tiempo, no solo estacional e interanualmente (Chan & al., 2005; Sanz, 1996; Alexandrowicz, 1989; Deil, 2005), sino incluso diariamente (Domínguez-Villar & al., 2008; Helmeier & al., 2005). También deben influir las interacciones biológicas con rumiantes u otros mamíferos herbívoros (lo que debe estar condicionado por la accesibilidad del roquedo) y con las comunidades faunísticas propias del pilancón. Todo esto da lugar a que las comunidades sean asimismo variables temporalmente (Deil, 2005) y, por ejemplo, en pilas desarrolladas en África occidental se ha encontrado un recambio anual de las especies del 17% (Krieger & al., 2003).

Agradecimientos

A Leopoldo Medina, por los datos aportados, y a Óscar Martín Díaz, por mostrarme las pilas de Madarcos y además ser autor de la fotografía de Peña Ladrón. Santos Cirujano y dos revisores anónimos contribuyeron a la mejora del manuscrito.

Referencias bibliográficas

- Abbayes H. 1946. L'association à Bulliardio vaillantii DC. et Ranunculeto nodiflori L. dans le Massif Armorican. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne* 21(1-4): 52-60.
- Alexandrowicz, Z. 1989. Evolution of weathering pits on sandstone tors in the Polish Carpathians. *Zeitschrift für Geomorphologie* 33(3): 275-289.
- Adjanohoun, E. 1964. *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire Centrale*. ORSTOM, Paris. 250 pp.
- Baonza Díaz, J. 2008. Pilas pluviales en las pizarras de La Serena (Badajoz). *Cuaternalario y Geomorfología* 22(1/2): 41-49.
- Barthlott, W. & Porembski, S. 2000. Vascular Plants on Inselbergs: Systematic overview. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 103-116. Berlin, Heidelberg, New York.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 1988. Endemism in Rock Outcrop Plant Communities of Unglaciated Eastern United States: An Evaluation of the Roles of the Edaphic, Genetic and Light Factors. *Journal of Biogeography* 15(5/6): 829-840.
- Bergmeier, E., 2001. Seasonal pools in the vegetation of Gavdos (Greece) - in situ conservation required. *Bocconea* 13: 511-516.
- Biedinger, N. & Fleischmann, K. 2000. Seychelles. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 277-290. Berlin, Heidelberg, New York.

- Biedinger, N., Porembski, S. & Barthlott, W. 2000. Vascular Plants on Inselbergs: Vegetative and Reproductive Strategies. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 117-142. Berlin, Heidelberg, New York.
- Bouby, H. 1967. Considérations sur la situation floristique actuelle et la protection des mares de Fontainebleau et leurs abords. *Le Monde des plantes* 355: 6-11.
- Brullo, S. & Minissale, P. 1998. Considerazioni sintassonomiche sulla classe Isoeto-Nanojuncetea. *Itinera Geobotanica* 11: 263-290.
- Brullo S., Giusso del Galdo, G. & Lanfranco E. 2001. A new species of Zannichellia L. (Zannichelliaceae) from Malta. *Flora Mediterranea* 11: 379-384.
- Büdel, B., Becker, U., Follmann, G. & Sterflinger, K. 2000. Algae, fungi, and lichens on inselbergs. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 69-90. Berlin, Heidelberg, New York.
- Burbanck, M.P. & Platt, R.B. 1964. Granite outcrop communities of the piedmont plateau in Georgia. *Ecology* 45: 292-306.
- Burke, A. 2003. The role of Namibian inselbergs in contributing to local and regional plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 12(3): 469-486.
- Chan, M.A., Moser, K., Davis, J.M., Southam, G., Hughes, K. & Graham, T. 2005. Desert Potholes: Ephemeral Aquatic Microsystems. *Aquatic Geochemistry* 11(3): 279-302.
- Deil, U. 2005 A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. *Phytocoenologia* 35(2-3): 533-706.
- Domínguez-Villar, D., Arteaga, C., García-Giménez, R., Smith, E.A. & Pedraza, J. 2008. Diurnal and seasonal water variations of temperature, pH, redox potential and conductivity in gnammas (weathering pits): Implications for chemical weathering. *Catena* 72: 37-48.
- Duguid, A., Barnettson, J., Clifford, B., Pavey, C., Albrecht, D., Risler, J. & McNellie, M. 2002. *Wetlands in the arid Northern Territory. A report to Environment Australia on the inventory and significance of wetlands in the arid NT*. Parks and Wildlife Commission of the Northern Territory. Alice Springs.
- Fischer, E. & Theisen, I. 2000. Vegetation of Malagasy Inselbergs. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 259-276. Berlin, Heidelberg, New York.
- Fraga i Arguimbau, P. 2008. Vascular flora associated to Mediterranean temporary ponds on the island of Minorca. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(2): 393-414.
- Frahm, J.P. 2000. Bryophytes. In: Porembski, S.S. & Barthlott, W. (ed.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 91-102. Berlin, Heidelberg, New York.
- Grillas P., Gauthier, P., Yavercovski, N. & Perennou, C. 2004. *Mediterranean Temporary Pools Volume 1 – Issues relating to conservation, functioning and management*. Station biologique de la Tour du Valat. 121 pp.
- Gröger, A. 2000. Flora and vegetation of inselbergs of Venezuelan Guayana. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 291-314. Heidelberg.
- Gröger, A. & Huber, O. 2007. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. *Revista Brasileira de Botânica* 30(4): 599-609.
- Hambler, D.J. 1964. The vegetation of granitic outcrops in western Nigeria. *Journal of Ecology* 52: 573-594.
- Hardy, F. 2006. Le Bulliardio vaillantii-Ranunculetum nodiflori Des Abbayes 1946 (association à Crassula vaillantii (Willd.) Roth et Ranunculus nodiflorus L.) Existe-t-il vraiment? *Monde des Plantes* 490: 10-20.
- Heilmeyer, H., Durka, W., Woiitke, M. & Hartung, W. 2005. Ephemeral pools as stressful and isolated habitats for the endemic aquatic resurrection plant Chamaejasme intrepidus. *Phytocoenologia* 35(2-3): 449-468.
- Hilton J.L. & Boyd, R.S. 1996. Microhabitat requirements and seed/ microsite limitation of the rare granite outcrop endemic Amphianthus pusillus. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 189-196.
- Hopper, S.D., Brown, A.P. & Marchant, N.G. 1997. Plants of Western Australian granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80(3): 141-158.
- Jacobi, C.M., do Carmo, F.F., Vincent, R.C. & Stehmann, R.. 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16(7): 2185-2200.
- Jürgens, N. & Burke, A. 2000. The arid scenario: Inselbergs in the Namib Desert are rich oases in a poor matrix (Namibia and South Africa). In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 237-257. Berlin, Heidelberg, New York.
- Keeley, J.E. & Zedler, P.H. 1998. Characterization and Global Distribution of Vernal Pools. In: Witham, C.W. & al. (eds.), *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems. Proceedings from a 1996 Conference*: 1-14. Sacramento.
- Krieger, A., Porembski, S. & Barthlott, W. 2000. Vegetation of seasonal rock pools on inselbergs in the savanna zone of the Ivory Coast (West Africa). *Flora* 195: 257-266.
- Lanfranco, S., 1999. Temporary rainwater rockpools as repositories of biological diversity in the Maltese Islands. 2pp in Faculty of Science, University of Plymouth. Environmental themes in the Mediterranean: a case study of the Maltese Islands. www.science.plym.ac.uk/departments/geography/malta
- Lebrun, J. 1947. *La végétation de la plaine alluviale au Sud du Lac Edouard*. Bruxelles, Inst. des Parcs Nat. du Congo Belge, 2 vols.
- Liron M.N. 2002. *Biodiversité des mares des plateaux. Les vasques des grés*. Réserve de Biosphère du Pays de Fontainebleau. 3 pp.
- Liron, M.N. & Thiry, M. 1999. *Forêt de Fontainebleau: les plateaux gréseux et leurs écosystèmes*. Association Philomathique d'Alsace et de Lorraine. Strasbourg. 19 pp.
- Matthews, J.F. & Murdy, W.H. 1969. A study of Isoetes common to the granite outcrops of the southeastern Piedmont, United States. *Botanical Gazette* 130: 53-61.
- McVaugh, R. 1943. The Vegetation of the Granitic Flat-Rocks of the Southeastern United States. *Ecological Monographs* 13(2): 119-166.
- Meikle, R.D. 1959. The batrachian ranunculi of the Orient. *Notes from the Royal Botanical Garden of Edinburgh* 23:13-21.
- Mifsud, S. 2004. Introducing Elatine gussonei. *The Aquatic Gardener* 17(4): 8-9. www.aquatic-gardeners.org/elatine.html
- Molina, J.A. 2005. The vegetation of temporary ponds with Isoetes in the Iberian Peninsula. *Phytocoenologia* 35(2-3): 219-230.
- Monod, T. 1954. Sur une florule soudanaise hygrophile. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire* 16A: 309-320.
- Mucina, L., Rutherford, M.C. & Powrie, W. 2006. Inland azonal vegetation. In: Mucina, L. & Rutherford, M.C. (eds.), *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*: 616-627. SANBI, Pretoria. 804 pp.

- Müller, J.V. 2007. Herbaceous vegetation of seasonally wet habitats on inselbergs and lateritic crusts in West and Central Africa. *Folia Geobotanica* 42: 29-61.
- Müller, J.V. & Deil, U. 2005. The ephemeral vegetation of seasonal and semi-permanent ponds in tropical West Africa. *Phytocoenologia* 35(2-3): 327-388.
- Noel, F. 2005. Étude d'une espece menacée en Ile-de-France: exemple de *Ranunculus nodiflorus* L. *Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing* 81(1): 24.
- Oksanen, I., Lohtander, K., Paulsrud, P. & Rikkinen, J. 2002. A molecular approach to cyanobacterial diversity in a rock-pool community involving gelatinous lichens and free-living Nostoc colonies. *Annales Botanici Fennici* 38: 93-99.
- Oosting, H.J. & Anderson, L.E. 1939. Plant Succession on Granite Rock in Eastern North Carolina. *Botanical Gazette* 100(4): 750-768.
- Ott, S., Elders, U. & Jahns, H.M. 1996. Vegetation of the rock-alvar of Gotland – I. Microhabitats and succession. *Nova Hedwigia* 63(3-4): 433-470.
- Ott, S., Elders, U. & Jahns, H.M. 1997. Vegetation of the rock-alvar of Gotland II. Microclimate of lichen-rich habitats. *Nova Hedwigia* 64(1-2): 87-101.
- Osborne, P.L. & McLachlan, A.J. 1985. The effect of tadpoles on algal growth in temporary, rain-filled rock pools. *Freshwater Biology* 15(1): 77-87.
- Phillips, D.L. 1982. Life-forms of granite outcrop plants. *American Midland Naturalist* 107: 206-208.
- Pignatti, E. & Pignatti, S. 2005. Ephemeral wetland vegetation of Western Australia. *Phytocoenologia* 35(2-3): 201-218.
- Poirion, L. & M. Barbero, 1965. Groupements à *Isoetes velata* A. Braun (*Isoetes variabilis* Le Grand). *Bulletin de la Société Botanique de France* 112: 436-442.
- Porembski, S. 1996. Notes on the vegetation of inselbergs in Malawi. *Flora* 191: 1-8.
- Porembski, S., Barthlott, W., Dörrstock, S. & Biedinger, N. 1994. Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselbergs, sandstone table mountains, and ferricretes. Remarks on species numbers and endemism. *Flora* 189: 315-326.
- Porembski, S., Brown, G. & Barthlott, W. (1995): An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depressions on Ivorian inselbergs. *Vegetatio* 117: 151-163.
- Porembski, S., Fischer, E. & Biedinger, N. 1997a. Vegetation of Inselbergs, Quarzitic Outcrops and Ferricretes in Rwanda and Eastern Zaire (Kivu). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 66(1-2): 81-99.
- Porembski, S., Seine, R. & Barthlott, W. 1997b. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80(3): 193-199.
- Porembski, S., Becker, U. & Seine, R. (2000): Islands on Islands: Habitats on Inselbergs. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs. Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*: 49-68. Berlin, Heidelberg, New York.
- Potts, M. 1994. Desiccation tolerance of prokaryotes. *Microbiological Review* 58(4): 755-805.
- Quartermann, E., Burbanck, M.P. & Shure, D.J. 1993. Rock outcrop communities: limestone, sandstone, and granite. In: Martin, W.H., Boyce, S.G. & Echternacht, A.E. (eds.), *Biodiversity of the southeastern United States: Upland Terrestrial communities*: 35-86. New York.
- Quezel, P. 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecologia Mediterranea* 24(2): 111-117.
- Raghoenandan, U.P.D. 2000. The Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana). In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 315-338. Berlin, Heidelberg, New York.
- Raynal, A. & Raynal, J. 1961. Observations botaniques dans la région de Bamako. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire* 23A(4): 994-1027.
- Raynal-Roques, A. & Jérémie, J. 1980. Un marécage saxicole à *Isoetes* et *Ophioglossum* en Guyane française. *Adansonia*, sér. 2 19(4): 403-412.
- Rivas-Martínez, S. 2002. High syntaxa of Spain and Portugal and their characteristic species. *Itinera Geobotanica* 15(2): 434-696.
- Rury, P.M. 1978. A new and unique, mat-forming Merlin's grass (*Isoetes*) from Georgia. *American Fern Journal* 68: 99-108.
- Rury, P.M. 1985. New locations for *Isoetes* tegetiformans in Georgia. *American Fern Journal* 75: 102-104.
- Safford, H.D. & Martinelli, G. 2000. Southeast Brazil. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 339-389. Berlin, Heidelberg, New York.
- Sanz Pérez, E. 1996. Alteración y modelado de las areniscas de las facies Purbeck-Weald del noroeste de la Cordillera Ibérica. *Cuaternario y Geomorfología* 10(3-4): 47-61.
- Sarthou, C. & Villiers, J.F. 1998. Epilithic Plant Communities on Inselbergs in French Guiana. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 847-860.
- Schiller, P., Heilmeyer, H. & Hartung, W. 1997. Abscissic acid (ABA) relations in the aquatic resurrection plant *Chamaejasme intrepidus* under naturally fluctuating environmental conditions. *New Phytologist* 136(4): 603-611.
- Schnell, R. 1952. Végétation et flore des Monts Nimba (Afrique occidentale française). *Vegetatio* 3(6): 350-406.
- Seine, R. & Becker, U. 2000. East and Southeast Africa. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 213-235. Berlin, Heidelberg, New York.
- Seine, R., Porembski, S. & Barthlott, W. 1999. Diversity and phytogeography of inselberg vegetation in the Zambesian region. In: Timberlake, J. & Kativu, S. (eds.), *African Plants: Biodiversity, Taxonomy and Uses*, pp. 153-164. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Shure, D.J. 1999. Granit Outcrops of the Southeastern United States. In: Anderson, R.C., Fralish, J.S. & Baskin, J.M. (eds.), *Savannas, Barrens, and Rock Outcrop Plant communities of North America*: 99-118. Cambridge.
- Torres Ribeiro, K., Opazo Medina, B.M. & Rubio Scarano, F. 2007. Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30(4): 623-639.
- Trochain, J.L. 1940. *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal*. Mémoires l'Institut Français d'Afrique Noire, Paris. 2 vols., 433 pp.
- Vidal Romaní, J.R. 1983. *El cuaternario en la provincia de La Coruña. Geomorfología granítica. Modelos elásticos de formación de cavidades*. Tesis doctoral. Univ. Complutense de Madrid (1985), 2 tomos, 600 pp.
- Vidal Romaní, J.R. & Twidale, C.R. 1998. *Formas y paisajes graníticos*. Universidade da A Coruña, A Coruña. 411 pp.
- Viñas, X. 2002. Les cassoletes d'Ardenya. *Gavarres* 1: 78-79. www.gavarres.lesrevistes.cat/armari/appec:gavarres/2/01p_09_flora.pdf

- Walters, T.W. & Wyatt, R. 1982. The vascular flora of granite outcrops in the Central Mineral Region of Texas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 344-364.
- Watve, A. 2003. Vegetation on rock outcrops in Northern Western Ghats and Konkan region, Maharashtra. *Geobios (Jodhpur)* 30: 41-46.
- Wessels, D.C.J. & Büdel, B. 1989. A rock pool lichen community in northern Transvaal, South Africa: composition and distribution patterns. *Lichenologist* 21(3): 259-277.
- Whitehouse, E. 1933. Plant Succession on Central Texas Granite. *Ecology* 14(4): 391-405.
- Wyatt, R. 1997. Reproductive ecology of granite outcrop plants from the south-eastern United States. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80(3):123-129.
- Wyatt, R. & Allison, J.R. 2000. Flora and Vegetation of Granite Outcrops in the Southeastern United States. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 409-433. Berlin, Heidelberg, New York.

Editor asociado: S. Cirujano
Recibido: 28-IV-2008
Aceptado: 4-II-2009

