

Aceite em 1-10-1994

# Pisos bioclimáticos y zonobiotas en la costa del Pacífico norteamericano

por

MANUEL PEINADO  
JUAN LUIS AGUIRRE  
INMACULADA AGUADO

Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Alcalá de Henares.  
28871 Alcalá de Henares (Madrid), Spain.

y

FRANCISCO ALCARAZ  
Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Biología.  
Universidad de Murcia. 33600 Murcia, Spain.

## *RESUMEN*

Un estudio fitosociológico, apoyado en análisis de cluster y en datos climatológicos, describe los zonobiotas existentes a lo largo de la costa del Pacífico norteamericano entre British Columbia (Canadá) y Baja California Sur (México). Se han identificado 14 grandes asociaciones zonales o climáticas, cada una de ellas caracterizada por una particular combinación florística, un área de distribución determinada y por aparecer bajo precisas condiciones ecológicas y bioclimáticas.

Palabras clave: Bioclimatología, Norteamérica, Fitosociología, Formaciones vegetales, Zonobiomas.

### *SYNOPSIS*

This phytosociological study, carried out according to the Braun-Blanquet method and supported by cluster analysis, describes Walter's zonobiomes along the North American Pacific coast between British Columbia (Canada) and Baja California Sur (Mexico). Fourteen floristic associations have been identified and each is characterized by a unique floristic combination, a distinctive geographical range and particular bioclimatic conditions.

Key words: Bioclimatology, Biogeography, North America, Pacific Coast, Phytosociology, Plant Associations, Vegetation Formations, Zonobiomes

### INTRODUCCION

WALTER (1985) dividió la Geobiosfera en nueve zonobiomas, cada uno de ellos caracterizado por un macroclima y un determinado tipo de vegetación zonal. En la costa del Pacífico norteamericano situada entre los 51°N (British Columbia, Canadá) y los 22°53' N (Baja California Sur, México), Walter reconoció la existencia de tres zonobiomas:

ZB V.- Macroclima templado húmedo; bosque oceánico.

ZB IV.- Macroclima mediterráneo; formaciones de esclerófilos.

ZB III.- Macroclima subtropical árido; desiertos subtropicales.

Dado que los zonobiomas no presentan por lo general fronteras abruptas, Walter definió amplias zonas de transición a las que denominó zonoecotonos, de los cuales reconoció dos en el área estudiada (ZE III-IV y ZE IV-V).

Como la clasificación de Walter utiliza datos muy globales a escala continental, que precisan estudios de detalle a escala regional (WALTER *l.c.*), el objetivo de nuestro trabajo fue utilizar el método fitosociológico para interpretar la zonación latitudinal en ese territorio y para detectar los límites precisos entre zonobiomas y zonoecotonos. Los resultados

obtenidos han permitido establecer con bastante exactitud no sólo la existencia de esas fronteras biogeográficas, sino también detectar un zonobioma no encontrado por Walter en el área muestreada. Asimismo, el análisis de los datos climáticos del territorio ha servido para establecer las relaciones existentes entre zonobiomas, pisos bioclimáticos, ombrotipos y asociaciones

## MATERIAL Y METODOS

El área estudiada (figs. 1 y 2) se extiende a lo largo de la costa del Pacífico desde los 51° hasta los 22° 53' de latitud norte. Por consiguiente, el territorio encierra las zonas altitudinalmente comprendidas entre el nivel del mar y los 700-1000 msnm, que se sitúan al oeste de las cadenas montañosas que de norte a sur recorren el occidente de Norteamérica: British Columbia Coastal Range, Cascade Range, Olympic Mountains, Coastal Ranges de Oregon y California y las cordilleras peninsulares del sur de California y de Baja California.

Los trabajos de campo se llevaron a cabo durante 9 campañas realizadas entre los años 1989 a 1992. La metodología utilizada fue la inventariación de todo tipo de comunidades florísticamente homogéneas, utilizando el método de BRAUN-BLANQUET (1979). Estos trabajos permitieron la recopilación de un total de 1375 inventarios, los cuales fueron agrupados por homogeneidad florística según la metodología fitosociológica.

Los datos de campo, junto con una revisión bibliográfica principalmente basada en tres síntesis de la vegetación del territorio (BROWN 1982; BARBOUR & MAJOR 1988; FRANKLIN & DYRNESS 1988), nos permitieron seleccionar 201 inventarios (repartidos en 14 asociaciones de base florística), que parecían corresponder a comunidades consideradas como zonales o climáticas.

Estos inventarios fueron clasificados utilizando el programa SYNTAX III (PODANI 1988), construyendo una matriz de índices de cobertura para cada taxon que incluyó todos los registrados (451) en los inventarios. El agrupamiento se realizó mediante el método de

FIGURA 1 – Distribución de pisos bioclimáticos y asociaciones en la costa del Pacífico.

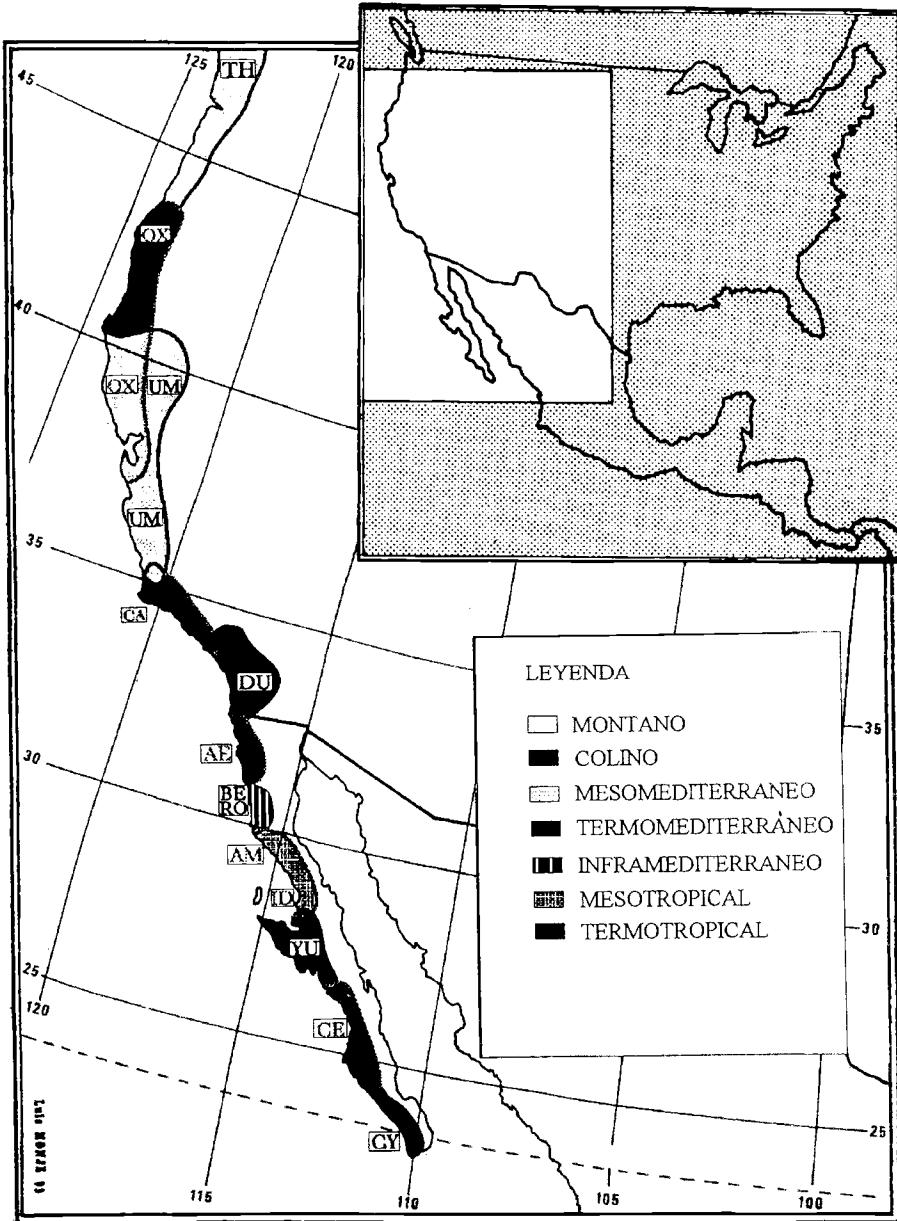
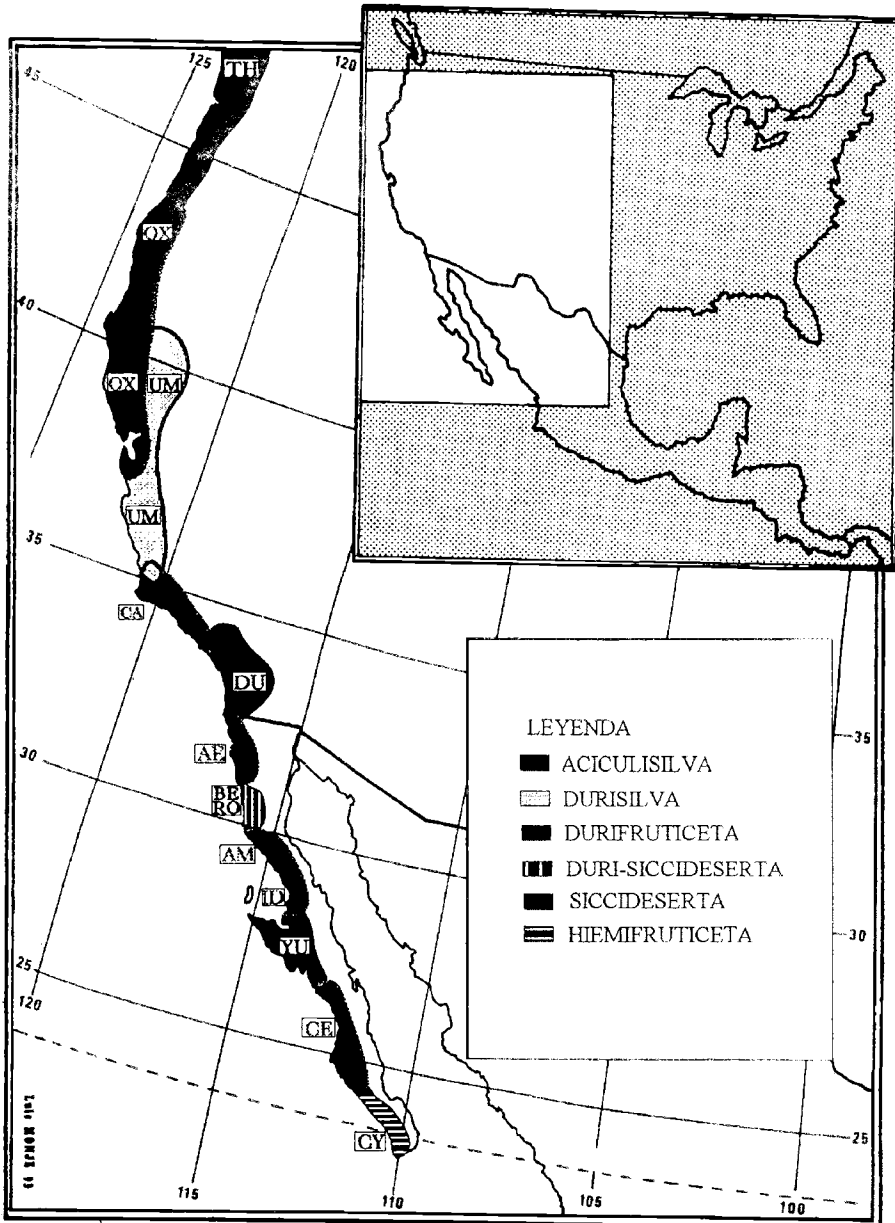


FIGURA 2 – Distribución de formaciones y asociaciones en la costa del Pacífico



similaridad "Single Linkage Clustering" (ROMESBURG 1984; PODANI 1988), usando como parámetro la distancia euclídea.

Se realizó también un estudio bioclimático basado en los los datos de precipitación y temperatura procedentes de 75 estaciones meteorológicas existentes en el territorio estudiado (boletines mensuales del National Climatic Center para la estaciones estadounidenses, y REYES *et al.* 1990 para las mexicanas, siempre con un mínimo de 30 años de toma de datos), para cada una de las cuales se obtuvo su correspondiente diagrama ombrotérmico y se calculó su índice de termicidad (It; RIVAS-MARTINEZ 1987). El sistema de clasificación climático utilizado sigue la aproximación de RIVAS-MARTINEZ (manuscrito inédito), parcialmente reflejada en RIVAS-MARTINEZ *et al.* (1993).

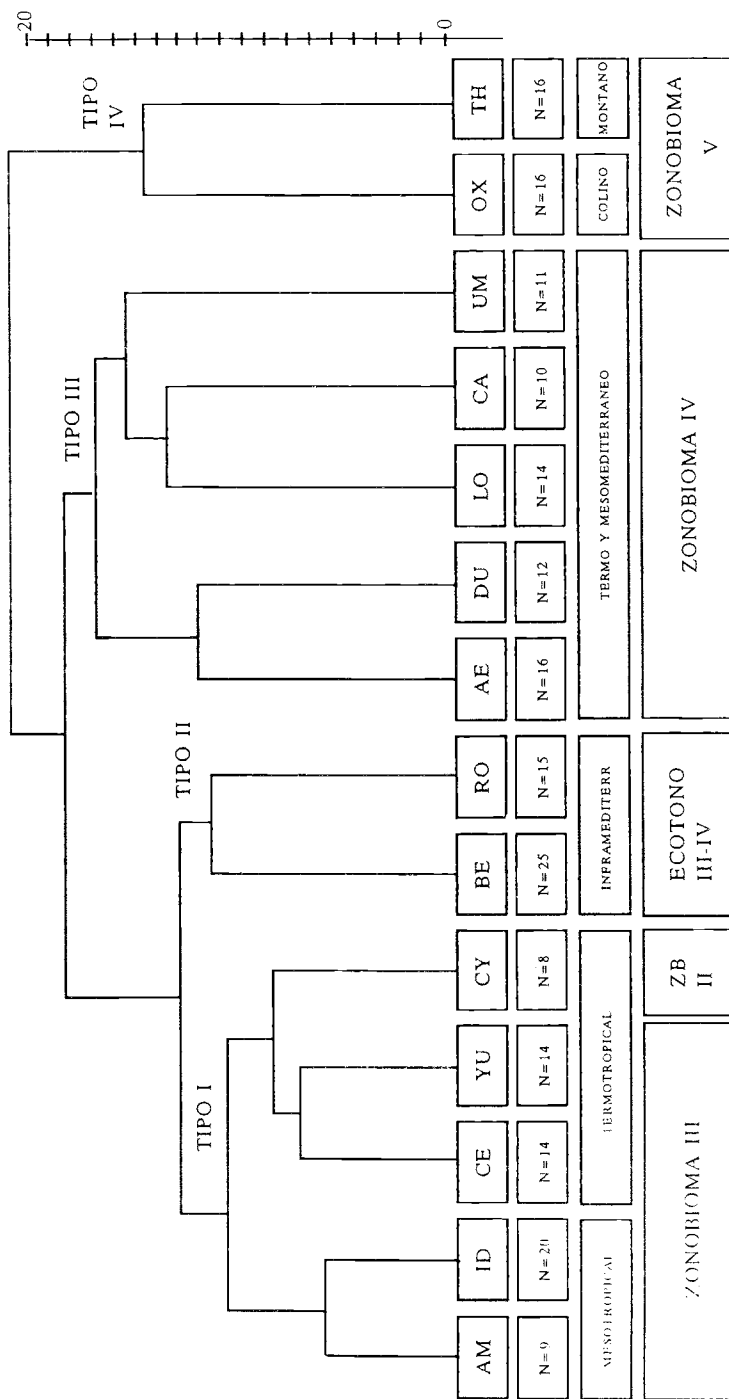
La nomenclatura sigue a WIGGINS (1980) para los táxones bajocalifornianos y a MUNZ (1973; 1974) para los restantes. Los nombres de las asociaciones siguen las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Fitosociológica, aunque no se ha hecho ninguna tipificación por no ser este el objetivo del trabajo.

## RESULTADOS

El diagrama cluster presentado (fig. 3) muestra los resultados obtenidos con SYN-TAX III. Esta clasificación inicial permite separar cuatro grandes tipos, que corresponden a las cuatro grandes formaciones fisiognómicas reconocidas por diversos autores en el territorio: tipo I, matorrales desérticos sonorenses (TURNER & BROWN 1982); tipo II, matorral costero bajocaliforniano de suculentas (MOONEY & HARRISON 1972); tipo III, chaparrales y bosques esclerófilos (GRIFFIN 1988; HANES 1988); tipo IV, bosques del noroeste del Pacífico (FRANKLIN 1988).

Dentro de cada uno de esos tipos, SYN-TAX III también separó dos o más grupos que coincidían básicamente con las 14 asociaciones florísticas detectadas mediante el método fitosociológico. En las figs. 1 y 2 esas asociaciones aparecen como abreviaturas (AM, ID, CE, etc, cuyo significado está en la fig. 4), siendo N el número de inventarios

FIGURA 3 – Diagrama cluster de 201 inventarios (n) en el que se han separado 14 asociaciones (las abreviaturas de éstas aparecen en la fig. 4), las cuales se muestran agrupadas por tipos fisiognómicos (I-IV), pisos bioclimáticos, zonobiomas y zonoecotonos.



utilizados en el cluster para cada asociación. Los mapas de las figs. 1 y 2 muestran el área de distribución aproximada de esas asociaciones, distribuídas por pisos bioclimáticos y formaciones, respectivamente.

Los datos de temperatura y precipitación de las estaciones muestreadas dentro de los límites latitudinales de la zona de estudio, reflejan claramente la existencia de un gradiente de aridez que se incrementa hacia el sur del área estudiada. Los valores de precipitación oscilan entre los más de 3000 mm anuales registrados en las Olympic Mountains y en la British Columbia Coastal Range, hasta menos de 100 mm en algunos desiertos de Baja California. Aunque el océano genera un clima marítimo más o menos acusado en todo el territorio, el cual está además muy influenciado por la corriente fría de California, existe también un incremento de temperaturas hacia el sur. La temperatura media anual oscila desde los 10° C en las estaciones más septentrionales, hasta 24,5° en Cabo San Lucas (Baja California), situado en el extremo meridional del área estudiada.

La existencia de esos gradientes, junto con las diferencias en el ritmo estacional de las precipitaciones, posibilita reconocer tres grandes macroclimas: Templado, Mediterráneo y Tropical. Utilizando los diagramas ombroclimáticos y los valores del índice de termicidad (It) dentro de cada uno de estos macroclimas se reconocen los siguientes pisos bioclimáticos y ombrotipos:

1.- Macroclima Templado:

Pisos bioclimáticos: Montano (It: 180-30) y Colino (It: 310-180).

Ombrotipos: Hiperhúmedo (P > 2200 mm) y húmedo (P: 1100-2200 mm).

2.- Macroclima Mediterráneo:

Pisos bioclimáticos: Mesomediterráneo (It: 210-350), Termomediterráneo (It: 350-470) e Inframediterráneo (It > 470).

Ombrotipos: Húmedo (P: 1100-2200), Subhúmedo (P: 700-1100), Seco (P: 400-700) y Semiárido (P < 400).

3.- Macroclima Tropical:

Pisos bioclimáticos: Mesotropical (It: 320-500) y Termotropical (It: 500-700).

Ombrotipos: Semiárido (P: 170-400) y Arido (P: 30-170).

## DISCUSION DE RESULTADOS

El tipo I clasificado por el cluster agrupa a todos los inventarios tomados en la Península de Baja California al sur de los 30°N. Dado que, exceptuando sus extremos meridional y noroccidental, Baja California en conjunto pertenece a la denominada región Xerofítico-Mexicana (RZEDOWSKI 1986), también denominada provincia biogeográfica Sonorense (BROWN *et al.* 1979), este tipo presenta como base de su agrupamiento un conjunto de plantas que son consideradas como táxones característicos del elemento florístico sonorense (MCLAUGHLIN 1989). Algunas de estas plantas son *Larrea tridentata*, *Lophocereus schottii*, *Echinocereus engelmannii*, *Solanum hindsianum*, *Pedilanthus macrocarpus*, *Opuntia echinocarpa*, *Machaerocereus gummosus*, *Euphorbia misera*.

En el tipo I SYN-TAX distinguió dos grandes divisiones, las cuales corresponden a los pisos termotropical y mesotropical. El piso mesotropical se extiende por las áreas septentrionales (30°- 28°) de la denominada subdivisión Vizcaíno del desierto de Sonora (TURNER & BROWN 1982). La principal característica de este desierto oceánico es su exposición a la corriente fría de California y a las nieblas traídas por ésta, lo que provoca un clima más frío y húmedo que el de otros desiertos xerofítico-mexicanos (HASTING & TURNER 1965). Como resultado de ello, muchas plantas bajocalifornianas, que deben ser consideradas como bioindicadoras del piso termotropical, no aparecen en los inventarios procedentes del Vizcaíno septentrional. Este es el caso de táxones como *Fouquieria diguetii*, *Jatropha cuneata*, *J. cinerea*, *Euphorbia californica*, *Opuntia ciribe*, *Bursera cerasifolia*, *B. odorata*, entre otras. Por el contrario, algunas plantas propias del desierto mesotropical de Vizcaíno no aparecen en los inventarios termotropicales bajocalifornianos: *Agave cerulata*, *Idria columnaris*, *Ambrosia dumosa*, *A. chenopodifolia*, *Eriogonum flavoviride* and others.

En el piso mesotropical existen dos asociaciones dominantes. La asociación *Ambrosio chenopodifoliae-Larreetum tridentatae* ocupa básicamente las bajadas (abanicos aluviales) y los suelos arenosos bien

drenados, mientras la asociación *Agave cerulatae-Idrietum columnaris*, una comunidad florísticamente muy rica y dominada por lechugillas (*Agave cerulata*), cirios (*Idria columnaris*) y torotes blancos (*Pachycormus discolor* var. *pubescens*), ocupa por lo general los suelos edificados sobre basaltos o granitos de los pies de monte y laderas abruptas.

Dentro de las comunidades termotropicales, tanto el análisis fitosociológico como el agrupamiento del cluster diferencian tres asociaciones: *Yucco validae-Fouquierietum diguetii*, *Cercidio praecocis-Prosopidetum palmeri* y *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis*. La primera es la asociación dominante en las llanuras arenosas de la porción meridional del desierto Vizcaíno (28°-26°), mientras que la segunda es la asociación dominante sobre los suelos arcillosos y arenosos de la del sector Magdalense (26°- 23° 30')

La asociación *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis* comparte algunos táxones con las otras dos asociaciones termotropicales (*Fouquieria diguetii*, *Lemaireocereus thurberi*, *Jatropha cuneata*, *Euphorbia californica*, *Bursera microphylla*); no obstante, muchos táxones característicos del elemento florístico sonoreño (*Larrea tridentata*, *Simmondsia chinensis*, *Lycium californicum*, *Lophocereus schottii*, *Opuntia echinocarpa*, *Ferocactus gracilis*), están muy pobremente representadas o faltan por completo. De hecho, el análisis fitosociológico de la tabla de asociación permite ver que estos elementos sonoreños aparecen únicamente en el límite septentrional del área de esta asociación, allí donde se produce el ecotono con la asociación magdalense *Cercidio praecocis-Prosopidetum palmeri*. Los arbolillos micrófilos que caracterizan el *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis* (*Cyrtocarpa edulis*, *Tecoma stans*, *Plumeria acutifolia*, *Phitecellobium mexicanum*, *Bursera odorata*, *Haematoxylon brasiletto*, *Antigonon leptopus*, *Aeschynomene nivea*) la aproximan fisiognómicamente al matorral espinoso de las costas de Sinaloa (RZEDOWSKI 1986), ya en México continental.

Por consiguiente, aún considerando las relaciones florísticas del *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis* con las otras dos comunidades termotropicales (ambas fisiognómicamente pertenecientes a las siccidesertas), relaciones que obedecen a razones biogeográficas y

paleoclimáticas (BETANCOURT *et al.* 1990), la estructura de esta asociación es la típica de una hiemifruticeta; Por tanto, aunque Walter solo cartografió las hiemilignosas (Zonobioma II) en las costas sinaloenses de México, el zonobioma existe también en el sur de Baja California (22° 53'-23° 30') donde está representado por la asociación *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis*.

Las comunidades meso y termotropicales de siccideserta (nuestro tipo I, exceptuando el *Antigono leptopi-Cyrtocarpetum edulis*) corresponden al zonobioma III de Walter. Aunque Walter estableció el límite septentrional de este zonobioma en los 32°, no tuvo en cuenta la influencia regional de la corriente fría de California, que provoca el que este zonobioma termófilo no supere los 30° en la costas del Pacífico.

Aunque la vegetación zonal del zonobioma III no sobrepasa los 30°, algunos elementos mesotropicales (*Ambrosia chenopodifolia*, *Machaerocereus gummosus*, *Mammillaria dioica*, *Myrtillocactus cochal*, *Simmondsia chinensis*, *Lycium californicum*, *Euphorbia misera*) penetran hacia el norte, formando parte de las asociaciones del tipo II (*Bergerocacto emoryi-Agavetum shawii* y *Roso minutifoliae-Aesculetum parryi*). Ambas asociaciones son representativas del denominado matorral costero de suculentas, un tipo de formación de base fisiognómica, que ha sido considerada como un tipo transicional entre ecosistemas mediterráneos y desérticos (MOONEY & HARRISON 1972; AXELROD 1978). Por consiguiente, este tipo transicional o semidesértico puede ser considerado como el zonoecotono III-IV postulado por Walter, cuya estructura es por lo demás una clara transición durifruticeta-siccideserta..

La composición florística de las asociaciones *Bergerocacto emoryi-Agavetum shawii* y *Roso minutifoliae-Aesculetum parryi* refleja claramente la combinación entre elementos mediterráneos y desérticos, al tiempo que comparten algunos endemismos bajocalifornianos exclusivos de la zona de transición (*Echinocereus maritimus*, *Rosa minutifolia*, *Bergerocactus emoryi*, *Agave shawii* ssp. *shawii*). A pesar de ello, ambas asociaciones presentan notables diferencias florísticas, ecológicas y biotípicas.

*Bergerocacto emoryi-Agavetum shawii* muestra una elevada

proporción de plantas suculentas y una pobrísima representación de arbolillos; esta diferenciación biotípica indica su mejor adaptación a biótopos xéricos, como los que se presentan en todo el piso inframediterráneo o en laderas expuestas a maresía y litosuelos dentro del piso termomediterráneo, en el cual esta asociación juega un papel de comunidad permanente. Adicionalmente, la asociación presenta también muchos biótipos camefíticos y nanofanerofíticos, tanto adaptados al macroclima tropical árido propio de los desiertos xerofítico-mexicanos (*Euphorbia misera*, *Solanum hindsianum*, *Ambrosia chenopodifolia*) como al macroclima mediterráneo de la región Californiana (*Artemisia californica*, *Haplopappus rosarius*, *Eriogonum fasciculatum*, *Lotus scoparius*); muchos de éstos últimos son plantas oportunistas (AXELROD 1978) bioindicadoras de lugares alterados (ZEDLER & ZAMMIT 1989), que ponen de relieve el alto grado de alteración antropozoógena soportado por el matorral costero de suculentas (MOONEY & HARRISON 1972; ASCHMANN 1973; WESTMAN 1981; O'LEARY 1990).

La asociación *Roso minutifoliae-Aesculetum parryi* juega un importante papel como refugio del endemismo bajocaliforniano *Aesculus parryi*. Este caducifolio de verano es característico de la asociación termomediterránea de chaparral *Fraxino trifoliatae-Aesculetum parryi*; no obstante, *Aesculus parryi* también aparece dentro del piso inframediterráneo, pero como componente del *Roso minutifoliae-Aesculetum parryi*, un tipo de comunidad permanente que aparece en microclimas sombríos dentro de este piso.

Los diagramas ombrotérmicos de las estaciones situadas dentro del zonoecotono III-IV (31°-30°) aparecen como claramente mediterráneos, por lo que el zonoecotono debe ser considerado como un piso macroclimáticamente mediterráneo. Si tenemos en cuenta que las fitocenosis estructuralmente dominadas por plantas crasicaulas y por arbustos malacófilos son un carácter típico de las comunidades inframediterráneas existentes desde las Islas Canarias al Oriente lejano (WILDPRET & ARCO 1987), las asociaciones *Berberocacto emoryi-Agavetum shawii* y *Roso minutifoliae-Aesculetum parryi* deben ser consideradas como pertenecientes al piso inframediterráneo de la región Californiana.

Por encima del paralelo 31 los matorrales de esclerófilos comienzan a ser fisiognómicamente dominantes. En esta latitud se sitúa el inicio del zonobioma IV de Walter, dentro del cual pueden separarse dos grandes grupos: bosques y chaparrales.

PEINADO & DELGADILLO (1990) consideraron al chaparral esclerófilo californiano como la vegetación climácica de los pisos termo y mesomediterráneo, bajo ombroclima semiárido, en el sur de California y en el noroeste de Baja California. Estos chaparrales, dominados por arbustos (2-4 m de altura) esclerófilos siempreverdes, de raíces profundas, algunas veces salpicados por árboles también esclerófilos, representan el mismo papel sucesional de otros matorrales esclerófilos existentes en zonas bajo macroclima mediterráneo: "maquis" en Francia, "matorral" en Chile, "macchia" en Italia y "coscojar" en España. Al igual que estos matorrales, los chaparrales californianos constituyen la clímax climácica en zonas con escasa precipitación (ombroclimas semiárido y seco inferior), y son etapas regresivas de los bosques esclerófilos, o de los bosques mixtos de quercíneas y coníferas, en áreas con precipitaciones más elevadas (ombroclimas seco a húmedo). De forma similar a lo que ocurre en el oeste de la región Mediterránea euroasiática, en el suroeste de California son necesarios 450 mm de precipitación anual para el desarrollo del bosque (ARNO & HAMMERLY 1984).

A pesar del papel climácico señalado para muchos chaparrales en buena parte de California, bajo ombroclimas seco a húmedo los chaparrales o bien representan restos de antiguos bosques desaparecidos por la acción antrópica o del fuego, o bien son comunidades permanentes en litosuelos o pendientes abruptas; bajo nuestro punto de vista, compartido también por AXELROD (1988), el chaparral es en zonas secas, subhúmedas o húmedas una etapa serial del bosque no una clímax natural. Cuando la precipitación decrece por debajo de los 400 mm aproximadamente (como ocurre en el sur de California y en Baja California) el chaparral debe ser considerado como la verdadera clímax climácica.

Cuando se cartografía el área de cada uno de los grupos de esclerófilos separados en el cluster sobre un mapa del suroeste de Norteamérica,

aparece una clara delimitación geográfica de cada uno de los grupos que es bastante coincidente con unidades fitogeográficas bien conocidas por bibliografía. La primera asociación delimitada es *Fraxino trifoliatae-Aesculetum parryi*, muy bien caracterizada por los endemismos bajocalifornianos *Aesculus parryi*, *Fraxinus trifoliata*, *Ptelea aptera* y *Xylococcus bicolor*, entre otros. Esta asociación constituye la clímax del piso termomediterráneo bajo ombroclima semiárido del noroeste de Baja California. Hacia el norte, sobrepasada la frontera entre México y Estados Unidos, dentro de las zonas fitogeográficas denominadas Diegana y Riversidiana (AXELROD 1978), la asociación de chaparral es *Malosmo laurinae-Quercetum dumosae*, en la cual las plantas dominantes son *Quercus dumosa* y *Rhus ovata*, las cuales no aparecen en la asociación bajocaliforniana. La asociación *Malosmo laurinae-Quercetum dumosae* es también una etapa serial de los encinares termomediterráneos del *Lonicero denudatae-Quercetum agrifoliae*. La última asociación diferenciada de chaparral es *Calystegio intermediae-Ceanothetum megacarpi*, bien caracterizada por los endemismos *Calystegia intermedia*, *Ceanothus megacarpus* y *C. integerrimus*, elementos propios de la zona florística Venturana (AXELROD 1978).

Los encinares californianos están dominados por el encino *Quercus agrifolia*; dentro del grupo de los encinares pueden separarse dos asociaciones bien delimitadas florística, geográfica y ecológicamente. *Lonicero denudatae-Quercetum agrifoliae* es una asociación que aparece en el piso termomediterráneo de Baja California (en el noroeste de Baja California, donde predomina el ombroclima semiárido, la asociación sólo aparece en cañones, barrancos u otros lugares con compensación edáfica) y en las zonas florísticas Diegana, Venturana y Riversidiana de California cuando los valores de precipitación alcanzan el umbral mínimo del ombroclima seco.

En el piso mesomediterráneo de las Coastal Ranges, que comienza justo al norte de Point Conception ( $\pm 34.5^\circ$  N), la precipitación se incrementa notablemente como consecuencia del efecto más acusado de la corriente fría, alcanzándose los valores del ombroclima húmedo pero todavía bajo un macroclima mediterráneo muy oceánico, el encinar climácico corresponde a la asociación *Umbellulario californicae-Quercetum agrifoliae*. A diferencia de los encinares termomediterráneos

del *Lonicera denudatae-Quercetum agrifoliae*, los del *Umbellulario californicae-Quercetum agrifoliae* albergan un grupo de táxones diferenciales (*Stachys bullata*, *Sanicula crassicaulis*, *Polystichum munitum*, *Lithocarpus densiflora*, *Osmorhiza chilensis*, *Galium trifidum* y otros), la mayoría de los cuales son componentes de los bosques oceánicos septentrionales del tipo IV. Esta composición florística refleja las relaciones paleoclimáticas existentes entre varios bosques de coníferas y de esclerófilos californiano-septentrionales, que se remontan en el registro fósil hasta el Terciario (AXELROD 1988). Por otra parte, el taxon mesomediterráneo *Lonicera hispidula* (característico del *Umbellulario californicae-Quercetum agrifoliae*) es un vicariante ecológico del elemento termomediterráneo *Lonicera denudata*.

Aunque los encinares del *Umbellulario californicae-Quercetum agrifoliae* sobrepasan el paralelo 40, a partir de los 35° 48' (en Salmon Creek, Monterey, California) comienzan a aparecer los bosques de redwood (*Sequoia sempervirens*). En su límite meridional, los bosques de *Sequoia sempervirens* se presentan como manchas aisladas ligadas a bordes de arroyos o cañones sombreados, de forma que entre los 35° 48' y los 41° de latitud norte hay un mosaico topográfico en el cual los bosques de *Sequoia* ocupan las exposiciones norte, los bordes de ríos o las laderas de barlovento en las cuales el agua proveniente de las nieblas es un factor ecológico importante; por el contrario, los encinares ocupan los suelos más secos y las laderas de solana o a sotavento. Como señalamos anteriormente, esta zona fue descrita por Walter como el zonoecotono IV-V.

Las comunidades del zonobioma V (nuestro tipo IV) son bosques dominados por coníferas gigantes (*Pseudotsuga menziesii*, *Sequoia sempervirens*, *Thuja plicata*, *Tsuga heterophylla*) que sobrevivieron a las glaciaciones pleistocénicas (WARING & FRANKLIN 1979); estos bosques, que se extienden de forma continua desde los 40° 15' hasta los 58° (Kodiak Island), están representados en el área estudiada por dos asociaciones: *Thuja plicatae-Tsugetum heterophyllae* y *Oxalido oreganae-Sequoietum sempervirentis*.

Ambas asociaciones comparten numerosos táxones (*Alnus oregana*, *Polystichum munitum*, *Vaccinium ovatum*, *Rubus parviflorus* var.

*velutinus*, *Rubus vitifolius*, *Oxalis oregana*, *Gaultheria shallon*, *Acer macrophyllum*), los cuales han sido incluidos en el elemento florístico Vancouverano (Takhtajan 1986). A pesar de estas afinidades florísticas, se diferencian por los árboles dominantes: *Sequoia sempervirens* y *Thuja plicata*. Aunque *Tsuga heterophylla* tiene su óptimo dentro de la asociación *Thujo plicatae-Tsugetum heterophyllae*, también aparece en las poblaciones más septentrionales y húmedas del *Oxalido oreganae-Sequoietum sempervirentis* (subasociación *tsugetosum heterophyllae*).

Las dos asociaciones están bien delimitadas bioclimática y biogeográficamente. *Thujo plicatae-Tsugetum heterophyllae* es una asociación cuya estructura corresponde al "North Coastal Coniferous Forest" descrito por los ecólogos y botánicos norteamericanos, que aparece por encima de la latitud 43° 15' desde el nivel del mar hasta los 700-1000 m, en las Northern Coast Ranges, Olympic Mountains, Cascade Ranges and British Columbia Ranges, y que, hacia el sur, es sustituida por la *Oxalido oreganae-Sequoietum sempervirentis*. Desde un punto de vista bioclimático la asociación *Thujo plicatae-Tsugetum heterophyllae* prospera en el piso montano bajo ombroclimas húmedo e hiperhúmedo.

Dentro de la asociación *Oxalido oreganae-Sequoietum sempervirentis* se pueden distinguir dos grandes subasociaciones de base biogeográfica y bioclimática. Los inventarios septentrionales de la asociación, procedentes del extremo noroccidental de California (condados de Humboldt y Del Norte) y del sur de Oregon, contienen un grupo de plantas que faltan o son muy raras al sur: *Tsuga heterophylla*, *Dryopteris arguta*, *Rubus spectabilis*, *Rhododendron macrophyllum*, *Gaultheria shallon*, entre otras. Estas plantas pueden ser consideradas como diferenciales de la subasociación *tsugetosum heterophyllae*, que prospera en el piso colino bajo ombroclimas húmedo e hiperhúmedo. Estos bosques septentrionales de redwood, junto con los del *Thujo plicatae-Tsugetum heterophyllae*, son representantes típicos del denominado "Pacific Northwest Forest" (Franklin 1989) y, estructuralmente, bioclimáticamente y florísticamente pertenecen al zonobioma V de Walter.

Por el contrario, los inventarios meridionales de la asociación, tomados al sur del condado de Humboldt, no contienen ninguno de

estos elementos septentrionales, pero en cambio encierran un grupo de táxones muchos de los cuales se encuentran también dentro de las comunidades pertenecientes al zonobioma IV (*Arbutus menziesii*, *Heteromeles arbutifolia*, *Lonicera hispidula*, *Umbellularia californica*, *Stachys bullata* y otras). Esta facies meridional de los bosques de redwood, la cual contiene también algunos elementos esclerófilos, corresponde a una faciación mesomediterránea que crece bajo ombroclimas húmedo e hiperhúmedo inferior (subasociación *loniceretosum hispidulae*). Aunque los diagramas ombrotérmicos de las estaciones situadas dentro del área de esta asociación presentan curvas típicamente mediterráneas y, por consiguiente, la vegetación debería corresponder a bosques de esclerófilos, la aparición de los bosques de *S. sempervirens* se explica bioclimáticamente al considerar que los valores de evapotranspiración nunca separan a los de precipitación en el área ocupada por estos ecosistemas (MAJOR 1988); además, las criptoprecipitaciones producidas por las nieblas suponen un aporte adicional de agua durante el verano de hasta 200 mm (AZEVEDO & MORGAN 1974).

## CONCLUSIONES

El análisis combinado de los tipos detectados en el cluster, de las asociaciones florísticas definidas por el método fitosociológico y de los datos climatológicos, ha permitido establecer las siguientes conclusiones:

1ª.- En el territorio estudiado existe un claro gradiente de temperatura y precipitación que, hacia el sur, crea una zonación latitudinal fisiognómica (fig. 2): Bosques de coníferas del Pacífico (Aciculisilva-Aestisilva): Bosques de esclerófilos (Durisilva): Chaparrales de esclerófilos (Durifruticeta): Matorrales costeros de suculentas (Durifruticeta-Siccideserta): Matorrales desérticos (Siccideserta): Prebosques caducifolios tropicales (Hiemifruticeta).

2°.- Las 14 asociaciones detectadas se extienden en zonas biogeográficas concretas (algunas de las cuales se conocían de clasificaciones fitogeográficas previas), determinadas por modelos bioclimáticos de temperatura (pisos bioclimáticos; fig. 1) y precipitación (ombrotipos).

3°.- El modelo de WALTER (1985) corresponde a grandes rasgos con la distribución zonal encontrada en este trabajo. No obstante, se aprecian algunas anomalías en la zonación latitudinal de zonobiomas y zonoecotonos, lo que podría estar causado por el efecto regional de la corriente fría de California, que limitaría la distribución septentrional de algunos ecosistemas termófilos. Además, en el extremo meridional de la zona se ha detectado el zonobioma II (Hiemilignosas tropicales) que no fue señalado por Walter.

4°.- En el territorio estudiado existen los zonobiomas, zonoecotonos, pisos bioclimáticos, ombrotipos y asociaciones climáticas o zonales que aparecen en la fig. 4.

## AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo contó con ayudas económicas de las siguientes instituciones españolas: Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid, Subdirección General de Promoción de la Investigación del MEC y DGICYT (Proyecto PB90-0293). Parte de los trabajos de campo se llevaron a cabo durante una estancia de cuatro meses en el Rancho Santa Botanic Garden de Claremont, California, a cuyo personal agradecemos las facilidades prestadas.

## BIBLIOGRAFIA

ARNO, S.F. & HAMMERLY, R.P. (1984). *Timberline. Mountain and Arctic Forest Frontiers*. The Mountaineers, Seattle.

FIGURA 4 – Distribución de asociaciones por ombrotipos, pisos bioclimáticos, rangos latitudinales, zonobiomas y formaciones.

CODIGO	ASOCIACION	OMBROCLIMA	PISO BIOCLIMATICO	LATITUD	ZONOBIOMA	FORMACION
CY	<i>Antigonon leptopus-Cyrtocarpetum edulis</i>	Semiárido	Termotropical	22,5-28	II	Hemilignosa
CE	<i>Cercitatio praecocis-Prosopidietum palmeri</i>	Arido	Mesotropical	28-30	III	Siccideserta
VJ	<i>Yucca validulae-Fouquierietum aliguetti</i>					
IC	<i>Agave ceruleatae-Iridietum columbianus</i>	Semiárido	Inframediterráneo	30-31	III-IV	Durifruitecia-Siccideserta
AM	<i>Ambrosia chenopodiifoliae-Larreaetum tridentatae</i>					
BE	<i>Bergencacta emoryi-Agaveetum shawii</i>	Semiárido-seco	Termomediterráneo	31-34,3	IV	Durifruitecia
RC	<i>Rosa multiflorae-Aesculeetum parryi</i>					
AE	<i>Fraxino trifoliatae-Aesculeetum parryi</i>	Seco-Subhúmedo	Mesomediterráneo	34,3-40,3	IV-V	Aciculisilva-Durisilva
DJ	<i>Muhlenbergia tenuis-Aegaleetum dumosae</i>					
EA	<i>Calyptegia intermediae-Ceanothetum megacarpae</i>	Subhúmedo-Húmedo	Colino	40,3-43,1	V	Aciculisilva-Aestisilva
EO	<i>Lonicero lemnidatae-Quercetum agrifoliae</i>					
UM	<i>Umbellularia californicae-Quercetum agrifoliae</i>	Hiperhúmedo	Montano	43,1-51		
OX	<i>Oxalida oreogonae-Seqoiatetum lonicerosum</i>					
OP	<i>Oxalida oreogonae-Seqoiatetum tsugetosum</i>					
OP	<i>Phlox fibrosa-Aconitum heterophyllum</i>					

- ASCHMANN, H. (1973). Man's impact in the several regions with Mediterranean climates. In: F. di Castri & H. A. Mooney (eds), *Mediterranean type ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- AXELROD, D.I. (1978). The origin of coastal sage vegetation, Alta and Baja California. *Amer. J. Bot.* 65: 1117-1131.
- AXELROD, D.I. (1988). Outline history of California vegetation. In: M. Barbour & J. Major (eds), *Terrestrial Vegetation of California*, 2nd ed. California Native Plant Society, Davis.
- AZEVEDO, J. & MORGAN, D.L. (1974). Fog precipitation in coastal California forests. *Ecology* 55(5): 1135-1141.
- BARBOUR, M. & MAJOR, J. (1988). *Terrestrial Vegetation of California*, 2nd ed. California Native Plant Society, Davis.
- BETANCOURT, J. L., VAN DEVENDER, T.R. & MARTIN, P.S. (1990). *Packrat Middens. The last 40,000 Years of Biotic Change*. University of Arizona Press, Tucson.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume, Madrid.
- BROWN, D.E. (1982). Biotic Communities of the American Southwest-United States and Mexico. *Desert Plants* 4 (1-4): 1-341.
- BROWN, D.E., LOWE, C.H. & PASE, C. P. (1979). A digitized classification system for the biotic communities of North America, with community (series) and association examples for the Southwest. *J. Arizona-Nevada Academy Science* 14: 1-16.
- FRANKLIN, J.F. (1988). Pacific Northwest Forests. In: M.G. Barbour & W.D. Billings (eds), *North American Terrestrial Vegetation*. Cambridge University Press, New York.
- FRANKLIN, J.F. & DYRNESS, C.T. (1988). *Natural Vegetation of Oregon and Washington*. Oregon State University Press, Seattle.
- GRIFFIN, J. R. (1988). Oak woodland. In: M.G. Barbour & J. Major (eds), *Terrestrial Vegetation of California*, 2nd ed. California Native Plant Society, Davis.

- HANES, T.L. (1988). Chaparral. In: M.G. Barbour & J. Major (eds), *Terrestrial Vegetation of California*, 2nd ed. California Native Plant Society, Davis.
- HASTINGS, J.R. & TURNER, R.M. (1965). Seasonal precipitation regimes in Baja California, México. *Geografiska Annaler* 47: 204-223.
- MAJOR, J. (1988). California climate in relation to vegetation. In: M.G. Barbour & J. Major (eds), *Terrestrial Vegetation of California*, 2nd ed. California Native Plant Society, Davis.
- MCLAUGHLIN, S.P. (1989). Natural floristic areas of the western United States. *J. Biogeog.* 16: 239-248.
- MOONEY, H. A. & HARRISON, A. T. (1972). The vegetational gradient on the lower slopes of the Sierra San Pedro Martir in northwest Baja California. *Madroño* 21: 439-445.
- MUNZ, P.A. (1973). *A California Flora and Supplement*. University of California Press, Berkeley.
- MUNZ, P.A. (1974). *A Flora of Southern California*. University of California Press, Berkeley.
- O'LEARY, J.F. (1990). Californian coastal sage scrub: general characteristics and considerations for biological conservation. In: A.S. Schoenherr (ed.), *Endangered plant communities of Southern California*. Southern Calif. Botanists Special Publ. 3.
- PASE, C.P. & BROWN, D.E. (1982). Californian Coastalscrub. Biotic communities of the American Southwest-United States and Mexico (ed. by D. E. Brown). *Desert Plants* 4 (1-4): 86-90.
- PEINADO, M. & DELGADILLO, J. (1990). Introducción al conocimiento fitotopográfico de Baja California (México). *Studia Botanica* 9: 25-39.
- PEINADO, M., ALCARAZ, F. & MARTINEZ-PARRAS, J.M. (1992). *Vegetation of Southeastern Spain*. J. Cramer, Berlin.

- PODANI, J. (1988). Syn-Tax III Manual. *Abstracta Botanica* 12, Supplement I.
- REYES, S., MIRANDA, F. & GARCIA, J. (1990). *Climatología de la región noroeste de México (Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa)*. Parte I.- Precipitación: Series de tiempo del valor total mensual y estadísticas del año meteorológico. Reporte Técnico CIOFIT9001, CICESE, Ensenada.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). *Memoria del mapa de Series de Vegetación de España, 1: 400.000*, ICONA, Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ, S., WILDPRET, W., DIAZ, T.E., PEREZ DE PAZ, P.L., ARCO, M. DEL & RODRIGUEZ, O. (1993). Excursion guide. Outline vegetation of Tenerife Island (Canary Islands). *Itinera Geobotanica* 7: 5-167.
- ROMESBURG, C.H. (1984). *Cluster analysis for researches*. Lifetime Learning Publications. Belmont.
- RZEDOWSKI, J. (1986). *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- TAKHTAJAN, A. (1986). *Floristic regions of the world*. University of California Press. Berkeley.
- TURNER, R.M. & BROWN, D. E. (1982) Sonoran Desertscrub. In: D. E. Brown (ed.), Biotic communities of the American Southwest-United States and Mexico. *Desert Plants* 4 (1-4): 181-221.
- WALTER, H. (1985). *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*, 3rd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- WARING, R.H. & FRANKLIN, J.F. (1979). Evergreen Coniferous Forests of the Pacific Northwest. *Science* 204: 1380-1386.
- WESTMAN, W. E. (1983). Xeric Mediterranean-types shrubland associations of Alta and Baja California and the community/continuum debate. *Vegetatio* 52: 3-19.
- WIGGINS, I. L. (1980). *Flora of Baja California*. Stanford University Press, Standford.

- WILDPRET, W. & ARCO, M. DEL. (1987). España Insular II: Las Canarias. In: M. Peinado & S. Rivas-Martínes (eds), *La Vegetación de España*. Serv. Publicaciones Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- ZEDLER, P. H. & ZAMMIT, C. A. (1989). A population-based critique of concepts of change in the chaparral. In: S.C. Keeley (ed.), *The California chaparral. Paradigms reexamined*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.