

LA EVOLUCIÓN DEL PAISAJE VEGETAL Y EL USO DEL FUEGO EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA

Fco. Javier Ezquerra Boticario - (Coordinador)
Enrique Rey van den Bercken - (Coordinador)



2.2

LA HISTORIA HOLOCENA DE LOS PINARES MONTANOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA

RUBIALES JIMÉNEZ, J.M.
MORLA JAURISTI, C.
GÓMEZ MANZANEQUE, F.
GARCÍA ÁLVAREZ, S.
GARCÍA-AMORENA, I.
GÉNOVA FUSTER, M.
MARTÍNEZ GARCÍA, F.
POSTIGO MIJARRA, J.M.

Resumen

Son pocas las montañas en Europa meridional que no tienen un piso de vegetación bien desarrollado en el que las coníferas montanas sean protagonistas dentro de la vegetación forestal natural. La cordillera Cantábrica es una de esas excepciones, que ya en el siglo XIX, Willkomm y Lange se apresuraron a destacar, asumiendo el posible carácter relicto de los escasos pinares montanos existentes entonces en la montaña Cantábrica. Por otro lado, los yacimientos paleobotánicos de edades Tardiglaciario y Holoceno temprano con macrorrestos de pinos montanos en la Cordillera son muy numerosos: el género *Pinus* protagoniza durante ese periodo la recuperación forestal en gran parte del norte de la Península, formando bosques tanto en las montañas como en amplias zonas de la cuenca del Duero. El aumento de temperatura y precipitación en los inicios del Holoceno, determinante en el proceso de expansión arbórea, provocará un declive temprano de los pinares en toda el área noroccidental ibérica, que fue más brusco y repentino en las zonas más atlánticas de la cordillera Cantábrica. Los táxones caducifolios (encabezados por *Quercus* y/o *Betula*) encontraron en este clima templado una ventaja que les permitió competir con éxito frente a las formaciones de coníferas dominantes en el Tardiglaciario, desplazándolas en muchas áreas. Los pinares sin embargo se mantuvieron en distintos lugares pero sobre todo en las vertientes meridionales interiores, más continentales y secas.

No obstante, varios factores inducen a pensar que el clima no es el único factor responsable de la retracción generalizada de los pinares en el Holoceno. Aunque la inercia de masas con individuos longevos previamente establecidos en el área conferiría un amplio margen a esas formaciones para mantenerse, la concurrencia de incendios, bien de origen antrópico o climático, pudo constituir un desencadenante de procesos desestabilizadores de los estados competenciales a favor de las rebrotadoras. Además de los fuegos, o asociados a ellos, la eliminación antrópica del bosque y un incremento simultáneo del pastoreo pudieron sumarse a los factores responsables de la disminución de la capacidad recolonizadora de los pinos supervivientes.

1. La cordillera Cantábrica: una montaña sin apenas pinos, caso atípico dentro del contexto sureuropeo

El género *Pinus* L. constituye uno de los grupos taxonómicos más importantes en la composición de las masas forestales de la cuenca mediterránea. De las especies espontáneas en la península Ibérica, tres -*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco y *Pinus uncinata* Ramond ex DC- dominan gran parte de las masas forestales altimontanas ibéricas (Fig. 1). Estas formaciones se extienden fundamentalmente por el Pi-

rineo y Prepirineo, Sistema Ibérico, Sistema Central y Sierras Béticas (Costa *et al.*, 1997; Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

Es remarcable, sin embargo, la ausencia de dos de esas tres especies (*P. uncinata* y *P. nigra*) y la escasa representación actual de *Pinus sylvestris* en la zona noroccidental ibérica. Willkomm y Lange (1870), contando con las obras de Planelles (1852) y Olazábal (1856) remarcaron ya en el siglo XIX el carácter relicto de los pinares en la montaña Cantábrica. En este área hoy sólo encontramos pequeños pinares en los parajes de Villaoscura y Collacerrosa (término municipal de Puebla de Lillo), cuyo carácter autóctono ha sido hace tiempo demostrado, (García Antón *et al.*, 1997; Génova, 1998) y en las estribaciones orientales cantábricas, Sierras de Arcena y Gorbea (Aseginolaza *et al.*, 1988; Ruiz Urrestarazu, 1989). Parece que han perdurado también hasta nuestros días pequeños rodales en Velilla del Río Carrión, Palencia (Macho, 1893) y en la Sierra de Geres, Portugal (Franco y Afonso, 1982).



Figura 1 - Distribución ibérica de los pinos montanos. Modificado de Costa *et al.* (2007).

2. El aporte de los informadores paleobotánicos al conocimiento del paisaje vegetal

El registro paleobotánico es capaz de recoger información que se remonta mucho más atrás en el tiempo de lo que nuestras experiencias en la vida puedan alcanzar. El interés de su estudio radica en que ofrecen una valiosa perspectiva temporal de los cambios en los paisajes, que permite comprender las interacciones que rigen la dinámica de los ecosistemas terrestres. Su alcance va, además, más allá de lo exclusivamente vegetal, pues constituye también un excelente informador de clima, actividad antrópica y otros factores ecológicos. Los resultados obtenidos de la investigación paleoecológica encuentran cada vez más aplicación en la gestión de nuestros ecosistemas: información relativa a la naturalidad de especies, la importancia biogeográfica de poblaciones o la identificación de medidas adecuadas para actuar sobre los ecosistemas, son ejemplos claros en los que esta información es útil para elaborar estrategias de conservación.



Figura 2 - Población de *Pinus sylvestris* en Velilla del Río Carrión (Palencia).

Sin embargo, es preciso señalar que las reconstrucciones paleofitogeográficas se crean con la información aportada por el registro fósil disponible y que éstos muchas veces son escasos, por lo que los modelos elaborados no dejan de tener un carácter temporal hipotético.

Las posibilidades de aplicación del método palinológico al análisis de sedimentos lo convierten en un método muy apto para conocer los cambios en la vegetación y establecer modelos de evolución general. El polen de *Pinus* se distingue bien del de otras pináceas, pero la diferenciación entre especies no parece posible. Por el contrario, los estudios de maderas fósiles y otros macrorrestos, proporcionan información que, pese a ser puntual en el tiempo, enriquece y complementa la obtenida mediante el polen (Birks & Birks, 2000; Birks, 2003). En primer lugar se obtiene información más precisa de los taxones implicados. En segundo lugar, pueden establecerse modelos posicionales precisos que mejoran la información polínica, pues el origen de los granos no puede ser determinado con exactitud. En tercer lugar, la representatividad de los táxones no se relaciona, como en el polen, con la estrategia diseminativa y fenología de los productores, aspecto este que dificulta interpretar su posible sobre/infra representación. Finalmente, la presencia de restos carbonizados permite registrar la existencia de incendios.

Así pues, una vez que las aportaciones paleopolínicas establecen los modelos generales de evolución regional, el estudio de macrorrestos (maderas, tocones, acículas, frutos y estróbilos), da una información más precisa, de tipo más local, que además permite evaluar factores ambientales intrínsecos al yacimiento. Estos datos son muy útiles para la recreación de los ambientes vegetales del pasado. La montaña Cantábrica, en particular, es un área muy estudiada y la evolución de sus paisajes en los últimos milenios se conoce relativamente bien, al menos a escala regional.

3. Distribución de los pinares al final del último estadio glacial (Wúrm) en la cordillera Cantábrica

El papel de la península Ibérica como área refugio para el pino albar durante los periodos glaciales ha quedado ya ampliamente demostrado por los datos paleobotánicos. En conjunto, la cuenca del Duero centra la mayor parte de los yacimientos noroccidentales ibéricos con presencia de *Pinus sylvestris* durante el último estadal glacial. En el Pleistoceno Superior, Würm III, la especie es detectada a partir de ca. 30.000 BP en zonas interiores de la meseta (Alcalde *et al.*, 2003). Durante el final del Pleistoceno (25.000-10.000 BP), macrorrestos del grupo *P. sylvestris* aparecen tanto en áreas costeras (García Amorena *et al.*, 2007) como en zonas más interiores (Figueiral & Carcaillet, 2005), siempre en cotas bajas. Estos datos concuerdan con los registros polínicos disponibles para el último ciclo glacial, en el que el protagonismo de la especie es reconocido tanto en los periodos glaciales como en los interglaciales (Maldonado, 1994; Gómez Orellana *et al.*, 2007).

En el cuadrante noroccidental peninsular, son numerosos los yacimientos en donde *Pinus sylvestris* protagoniza durante el Tardiglacial e inicio del Holoceno (14.000-8.000 BP), la recuperación forestal. Así ocurre en la submeseta norte, donde esta especie probablemente formaría bosques tanto en las montañas occidentales (Menéndez Amor *et al.*, 1958; 1961; Muñoz Sobrino *et al.*, 2001, 2004), como en zonas de páramo o media montaña (Muñoz Sobrino *et al.*, 1996; Alcalde *et al.*, 2000) o en las zonas bajas de la propia cuenca del Duero (García Antón *et al.*, 1995; Franco *et al.*, 2001; Figueiral & Carcaillet, 2005). Parece que durante los periodos fríos del Cuaternario, encontró diversos ambientes en los que persistir, formando masas cuya tipología estructural podía diferir mucho de las típicas de los interglaciales. Los datos polínicos sugieren para esa época una formación sin análogos actuales, con estructura de bosque abierto, con presencia de táxones criófilos (ej. *Ephedra*, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*) y acompañados de otras especies forestales como *Betula*, *Juniperus* o incluso *Quercus* (ej. Franco *et al.*, 2001; Muñoz Sobrino *et al.*, 2007).

4. Evolución de los pinares montanos a lo largo del Holoceno

El aumento de temperatura y precipitación en los inicios del Holoceno, determinante en los procesos de expansión arbórea, provocará un declive temprano de los pinares en toda el área noroccidental ibérica, que fue más brusco y repentino en las zonas más atlánticas de la cordillera Cantábrica (Franco *et al.*, 2007). Los táxones caducifolios (encabezados por *Quercus* y/o *Betula*) encontraron con este clima templado una ventaja que les permitió

competir con éxito frente a las formaciones de coníferas presentes en el Tardiglaciario, desplazándolas rápidamente en el Oeste. Así ocurre por ejemplo en los yacimientos de Pozo do Carballal, (Fig. 3; Muñoz Sobrino *et al.*, 1997), Las Lamas, (Maldonado, 1994) o Lago de Ajo (Fig. 4; Allen *et al.*, 1996).

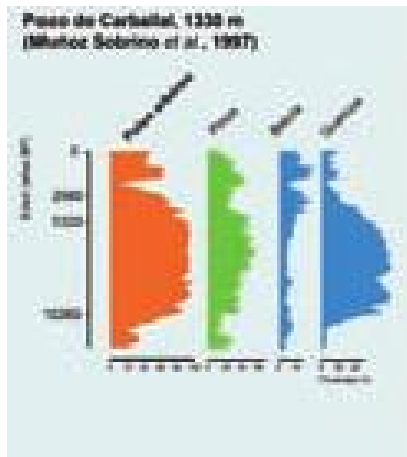


Figura 3 - Diagrama polínico simplificado de Pozo do Carballal (Muñoz Sobrino, 1997).

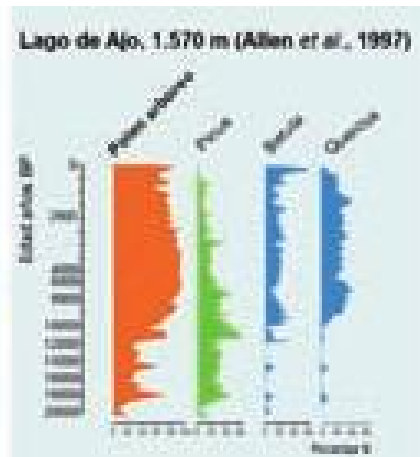


Figura 4 - Diagrama polínico modificado de Lago de Ajo (Allen *et al.*, 1996).

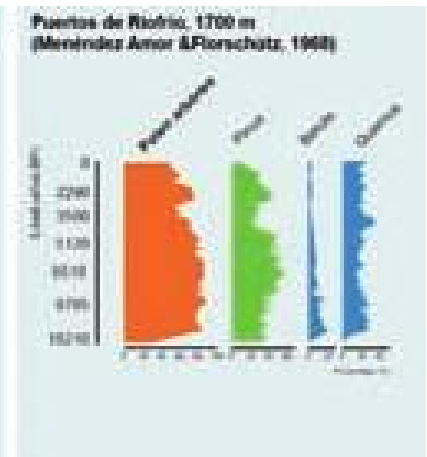


Figura 5 - Diagrama polínico modificado de Puertos de Riofrío (Menéndez Amor & Florschütz, 1968).

Los pinares sin embargo pudieron mantener su presencia en las vertientes meridionales interiores, más continentales y secas, y por ello menos propicias para la potencia competitiva de las frondosas. La persistencia regional de la especie puede estar además ligada a determinadas ventajas adaptativas como son su longevidad o su estabilidad sobre histosoles y otros suelos de medios ácidos, con humus bruto en superficie, que pueden favorecer su resistencia frente a otras frondosas. En los yacimientos orientales de Cevico Navero (Roig *et al.*, 1997), Lillo (García Antón *et al.*, 1997), Porma, Curueño y Esla (Sanchez Hernando, 1999), Lillo II (Muñoz Sobrino *et al.*, 2005) o Vega de Viejos (Rubiales *et al.*, 2008), se constata la persistencia de poblaciones hasta el Holoceno final.

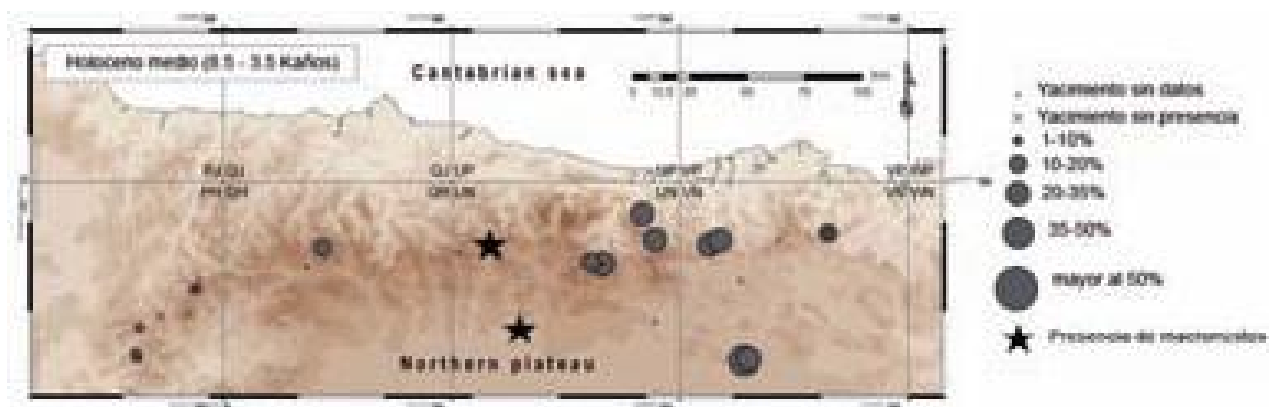


Figura 6 - Representatividad de restos fósiles de *Pinus* en el Holoceno medio, entre 8500 y 3500 BP.

5. Factores ecológicos que intervienen en la permanencia de las reliquias cantábricas de la especie

El declive durante los últimos milenios y la desaparición casi completa del pino en la cordillera Cantábrica se ha relacionado, sobre todo, con dos causas: la existencia en amplias zonas de la cordillera de un clima no muy propicio para su persistencia ante la expansión de frondosas, y las perturbaciones antrópicas.

La importancia de estos factores varía atendiendo fundamentalmente a un gradiente geográfico. Por un lado, en las zonas más occidentales de la cordillera (Sierras de Ancares y Courel) y en las fachadas septentrionales, orientadas al océano e interceptoras de vientos húmedos, la recuperación climática comenzada hace unos 8000 años BP (Muñoz Sobrino *et al.*, 2005) propició el establecimiento de un clima con una marcada componente oceánica. Unas temperaturas poco contrastadas y precipitaciones moderadas favorecieron la rápida sustitución de los pinares por bosques dominados por frondosas, fundamentalmente de los géneros *Quercus* y *Betula*, salvo quizás en los enclaves más elevados o en situaciones topedáficas especiales.

Por otro lado, en aquellas zonas en las que el clima ha permitido durante el Holoceno la presencia de un piso montano de pinares, fundamentalmente áreas a considerable altitud (>1.700 m) en la porción central de las vertientes meridionales, es más bien la acción humana la responsable de su regresión en los últimos 3000 años. Ambos factores, por supuesto, se superponen en amplias áreas.

Desde luego la regresión de los bosques durante los últimos milenios es generalizada en el conjunto de la Península aún a pesar de verse sujeta a variaciones regionales. En estas montañas noroccidentales, la correspondencia entre los datos históricos y el descenso de la cobertura arbórea parece claramente ligada. La influyente ocupación romana iniciada en el siglo I a.C. (aprox. 2000 años BP), los avatares históricos ocurridos a lo largo del medioevo y la implantación del Honrado Concejo de la Mesta en el siglo XIII (cerca de los 700 BP) parecen haber constituido importantes procesos destructores de los bosques.

Una causa relacionada con ese brusco descenso del bosque de coníferas de montaña es, por tanto, la intervención antrópica en tiempos ya históricos. El uso del fuego como herramienta para despejar vastas áreas de vegetación con diversos fines, fue probablemente un factor determinante en el decaimiento generalizado de los pinares montanos cantábricos en las vertientes meridionales de la Cordillera.

Estudios recientes de la dinámica vegetal post-incendio en zonas mediterráneas revelan que tras fuegos intensos, los pinares montanos de *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* no

tienden a mantenerse en el tiempo (Retana *et al.*, 2002; Rodrigo *et al.*, 2004). La presencia de especies rebrotadoras, que hacen posible su persistencia sin necesidad de producir semillas, intervienen de manera decisiva en los cambios en la composición de las especies dominantes (Gracia *et al.*, 2002). Por tanto, en las zonas de solapamiento entre melojar y pinar, éste se vería probablemente desplazado en momentos de concurrencia de incendios severos. No obstante, en zonas poco aptas para el desarrollo de las frondosas, los pinares tampoco tendrían asegurada su persistencia, sobre todo en caso de fuertes incendios con bajos periodos de recurrencia.

A cotas superiores a las óptimas para el melojo, las formaciones de matorral de montaña mediterránea, dominado fundamentalmente por leguminosas y ericáceas (gen. *Adenocarpus*, *Genista*, *Cytisus*, *Erica* o *Calluna*), presentan una resiliencia al fuego claramente mayor que los pinos montanos. La predación de los propágulos y la barrera formada por los estratos herbáceos son los dos mecanismos principales que bloquean la regeneración y recolonización de *Pinus sylvestris* en los contextos mediterráneos (Castro *et al.*, 2004). Por tanto, la eliminación del bosque y el incremento simultáneo del pastoreo son, sin duda, factores determinantes en la disminución de la capacidad recolonizadora de los pinos supervivientes.

6. Las poblaciones de *Pinus sylvestris* actuales en el oeste de la península Ibérica. Efecto del aislamiento en bajas latitudes, paralelismos y consecuencias genéticas.

En el ámbito geográfico peninsular, la especie alcanza hoy sus límites absolutos de distribución meridional (Sierra Nevada y sierra de Baza) y occidental (sierra de Geres, sierra de Gredos), áreas en las que encuentra problemas serios de regeneración y donde su persistencia está probablemente ligada a la longevidad y resistencia de los individuos adultos. Hoy día, dichas poblaciones ibéricas de *Pinus sylvestris* se encuentran altamente fragmentadas y varios trabajos han alertado acerca del declive biológico de dichas masas, tanto por causas climáticas como bióticas o antrópicas (ej. Hódar *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2004; Rubiales *et al.*, 2007). En el área noroccidental, sólo las poblaciones de Lillo y Velilla del Río Carrión parecen tener suficiente entidad como para asegurar la persistencia a medio plazo de sus masas.



Figura 7 - Pinar de Lillo
(Puebla de Lillo, León).

El modelo de aislamiento concuerda visiblemente con los datos obtenidos a partir de estudios genéticos. Las masas que hoy circundan la submeseta Norte presentan bajos niveles de diversidad interpoblacional, lo que explica una fragmentación reciente (postglacial) de sus masas (Robledo Arnucio *et al.*, 2005). Tanto los datos paleoecológicos como las simulaciones, indican la existencia de refugios glaciares de la especie en la península Ibérica (ej. Benito *et al.*, 2007; García Amorena *et al.*, 2007) pero también en el entorno de los Alpes, la llanura húngara, la región del Danubio y las penínsulas Itálica y Balcánica (Chedaddi *et al.*, 2006). La distribución en Europa de los tres haplotipos reconocidos para *Pinus sylvestris* en Europa muestra que la expansión postglacial de la especie hacia el norte se habría producido a partir de áreas refugio diferentes de las ibéricas (Sinclair *et al.*, 1999; Soranzo *et al.*, 2000). Dicho de otra forma: las poblaciones ibéricas han sufrido durante los ciclos glaciares procesos de migración, expansión, retracción y extinción dentro del área peninsular, pero sin contribuir aparentemente a los procesos de reconolonización holocena al norte de los Pirineos.

Estos modelos de evolución postglacial de la especie pueden ser claramente relacionados con un ave emblemática de los bosques boreales de coníferas, el urogallo, ya que encontramos puntos comunes en la historia de ambas especies. Los estudios filogeográficos basados en DNA mitocondrial de heces y plumas de urogallo ponen de manifiesto que las poblaciones cantábricas son muy diferentes del resto de poblaciones europeas de la especie, formando aquéllas un clado homogéneo (Rodríguez Muñoz *et al.*, 2007). Por tanto, en el caso de las poblaciones ibéricas, los datos genéticos concuerdan con una fragmentación antigua de sus poblaciones, siguiendo un comportamiento paralelo al de *Pinus sylvestris*, especie principal del hábitat que ocupa en la mayor parte de su área de distribución. El uro-

gallo es un folívoro típico de esos bosques paleárticos de coníferas y la mayor parte de sus poblaciones se alimentan casi exclusivamente de acículas de pinos durante todo el año. En ambientes montaños del NO de la península Ibérica, dominados hoy por matorrales y bosques de frondosas, el urogallo cantábrico ha desarrollado adaptaciones únicas a un hábitat diferente. Estos individuos ven condicionada la composición de su dieta a las existencias a escala local, de manera que durante invierno y primavera suelen consumir (donde faltan los pinos) sobre todo yemas de haya (*Fagus sylvatica*), hojas de acebo, helechos y brezos (Rodríguez y Obeso, 2000). Teniendo en cuenta la historia forestal holocena, el cambio de los hábitos alimenticios del urogallo ha sido probablemente reciente, ya que parece que pudo tener lugar conforme las poblaciones de pino silvestre fueron mermando al ser sustituidas por bosques de robles (*Quercus pyrenaica* y *Quercus petraea*), matorrales y los pujantes bosques de haya que se expandieron rápidamente en estas montañas desde alrededor del 4000 BP (Martínez Atienza y Morla, 1992; Magri et al., 2006).

7. Perspectivas de futuro: Implicaciones en la gestión y en la conservación

Evidencias obtenidas a partir del registro paleobotánico y de los datos genéticos indican que la persistencia de poblaciones en las regiones marginales de la especie a latitudes bajas puede ser crucial en lo que atañe a la conservación de la diversidad genética a largo plazo (Hampe et al., 2005). Estas poblaciones no tienen por qué ser el origen de las recolonizaciones postglaciales a gran escala (ver como ejemplo lo descrito por Hewitt, 2000), como parece ser el caso tanto del pino como del urogallo, pero sí mantienen una valiosa singularidad genética y su papel ha sido clave para la conservación de la biodiversidad genética a lo largo del Cuaternario. Ante la seguridad de que el cambio climático obligará a reajustar la distribución geográfica de los organismos vivos, esas poblaciones cobran, si cabe, más importancia. La capacidad real de persistencia de esas masas marginales (meridionales y occidentales) de *Pinus sylvestris* sigue siendo sin embargo una incógnita. Por un lado, la alta longevidad de sus individuos relativiza en cierta forma su poco éxito reproductivo (Castro et al., 2004), al ser capaz de resistir largos periodos de tiempo sin reclutamiento (García y Zamora, 2003). La diversidad de ambientes ibéricos que permitió la existencia de áreas refugio, asegura la existencia de nichos potenciales (pero quizá ya ocupados) para la especie, sin la necesidad de largas migraciones. Pero por otro lado, las simulaciones predictivas no son nada halagüeñas, pues restringen la presencia de área potencial para la especie, bajo diversos escenarios ambientales futuros a enclaves muy localizados (Benito et al., en prensa). Así, el riesgo de extinciones poblacionales generalizadas está muy presente, al igual

que ocurre con diversos tipos de organismos a lo largo y ancho del globo (Thomas *et al.*, 2004). En vista de lo anterior, las estrategias de conservación parecen necesitar urgentemente de trabajos encaminados, por un lado, a detectar otras masas valiosas y, por otro, a adoptar medidas de protección del hábitat mediante el seguimiento de la dinámica poblacional, teniendo muy en cuenta el alcance de las perturbaciones de origen antrópico.

Bibliografía

Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez, F., Maldonado, J., Morla, C. & Postigo, J.M^a. (2000). Estudio de los macrorrestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campoo, Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 59 (1), 101-112.

Alcalde, C., Gómez Manzaneque, F., Postigo Mijarra, J. M^a, Sanz & Menéndez-Pidal, I. (2003). *Pinus sylvestris* L. en el Pleistoceno superior del Duero (Vega Cintora, Soria, España). *Revista C. & G.*, 17 (1-2), 21-28.

Allen, J.R.M., Huntley, B. & Watts, W.A. (1996). The vegetation and climate of north-west Iberian over the last 14000 yr. *Journal of Quaternary Science*, 11(2), 125-147.

Aseginolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverrá, Mr., Uribe-Echebarría, Pm. (1988). Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Vitoria.

Benito, M., Sánchez, R. & Sainz, H. (en prensa). The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian peninsula from the last maximum glacial (21000BP) to 2100 under climate change. *The Holocene*.

Benito, M., Sanchez, R. & Sainz, H. (2007). Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene. *Eco-geography* 30, 120-134.

Birks, H.H. (2003). The importance of plant macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. *Quaternary Science Reviews* 22. 453-473

Birks, H.H. & Birks, H.J.B. (2000). Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*. 27 (1), 31-35

Castro, J., Zamora, R., Hodar, J. A. & Gomez, J. M. (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* (2004), 92, 266-277

Ceballos, L. y Ruiz de la Torre, J. (1979). *Arboles y arbustos de la España peninsular*, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 512 pp.

Costa, M., Sainz, H., Morla, C. (1997). *Los bosques ibéricos: Una interpretación geobotánica*.

Cheddadi, R., Vendramin, G.G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J.M., de Beaulieu, J.L., Sadori, L., Jost, A and Lund, D. (2006). Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 271–282.

Figureiral, I. & Carcaillet, C. (2005). A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. *Quaternary Science Reviews*. 24(23-24), 2466-2476.

Franco, J.A. & Afonso, M.L.R. (1982). Distribuicao de Pteridofitos e Gimnospermicas em Portugal. Serv. Nacional Parques, Reservas e Patrimonio Paisagistico, Lisboa.

Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (2001). The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish Northern Meseta. *The Holocene*, 11, 343–358.

García Amorena, I., Gómez Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G., & Morla, C. (2007). The Late Quaternary coastal forests of western Iberia; a study of their macroremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 254, 448–461.

García Antón, M., Franco Múgica, F., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (1995). Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales Jard. Bot. Madrid* 52 (2): 187-195.

García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (1997). New data concerning the evolution of the vegetation in the Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography*, 24, 929-934.

García, D. & Zamora, R. (2003). Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, 14, 921–926.

Génova, M. (1998). Estudio de los anillos de crecimiento y su relación con las variables meteorológicas en el pinar de Lillo (León). *Ecología*, 12: 237-250.

Gómez-Orellana, L., Ramil Rego, P. & Muñoz Sobrino, C. (2007). The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quaternary Research*, 67, 438–452

Gracia, M., Retana, J. and Roig, P. (2002). Mid-term successional patterns after fire of mixed pine-oak forests in NE Spain. *Acta Oecologica*, 23(6): 405-411.

Hampe, A. & Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8, 461–467

Hewitt, G.M. (2000). The genetic legacy of the ice ages. *Nature* 405, 907–913.

Hódar, J. A.; Castro, J. y Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110:123-129.

Macho Tomé, A. (1893). Reseña de los productos naturales y más especialmente de las plantas medicinales espontáneas en el partido judicial de Saldaña. Impresores del Ilustre Colegio de Abogados, Valladolid, 141 pp.

Maldonado, F.J. (1994). Evolución tardiglaciaria y holocena de los macizos del Noroeste Peninsular. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.

Martínez Atienza, F. & Morla, C. (1992). Aproximación a la paleocorología holocena de *Fagus* en la península Ibérica a través de datos paleopolínicos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 1, 135–145.

Menéndez Amor, J. & Ortega, M.T. (1958). Determinación de las especies de *Pinus* que en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora) vivieron a lo largo del Tardiglaciario y Holoceno. *Anales Asociación Española para el Progreso de las Ciencias*. 23, 606-626.

Menéndez Amor, J. & Florschütz, F. (1961). Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. Resultado del análisis palinológico de algunas series de muestras de turba, arcilla y otros sedimentos en los alrededores de I. Puebla de Sanabria (Zamora). *Estudios geológicos*, vol. XVII, 83-99.

Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P., Delibes De Castro, G & Rojo Guerra, M. (1996). Datos paleobotánicos sobre la Turbera de La Piedra (Páramo de Tozo, Burgos). En: Ramil Rego, P., Fernández Rodríguez, C. & Rodríguez Guitián, M. (Coord). *Biogeografía Pleistoceno-Holocena de la península Ibérica*. Xunta de Galicia. Santiago de Compostela. 149-162.

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (1997). Upland vegetation in the north-west Iberian peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Veget. Hist. Archaeobot.* 6, 215-233.

Muñoz Sobrino, C.; Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (2001). Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial-interglacial transition. *Veget. Hist. Archaeobot.* 10, 7-21.

Muñoz Sobrino, C.; Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (2004). Vegetation of the Lago de Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13 (1), 1-21.

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Gómez-Orellana, L. (2005). Palynological data about major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas*, 34, 381–400.

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Gómez Orellana, L. (2007). Late Würm and early Holocene in the mountains of northwest Iberia: biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Vegetation History and Archaeobotany*, 16 (4), 223-240.

Olazabal, L. (1856). Suelo, clima, cultivo agrario y forestal en la provincia de Vizcaya. *Memorias de la Academia de Ciencias*, Tomo IV. Madrid.

Planelles, J. (1852). Ensayo de una flora fanerogámica Gallega. Santiago de Compostela.

Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M.A., Muñoz Sobrino, C., Gómez-Orellana, L. (2000). Some considerations about the postglacial distribution of *Fagus sylvatica* in the Iberian peninsula. *Folia Geobotanica* 35: 241–271.

Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordoñez, J.L., de Sola-Morales, F. (2002). Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9(1): 89-97.

Robledo-Arnuncio, J.J., Collada, C., Alía, R. & Gil, L. (2005). Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* L. in a Mediterranean refugial area. *Journal of Biogeography*, Vol. 32 Issue 4, 595-605.

Rodrigo, A., Retana, J. and Picó, F.X., (2004). Direct regeneration is not the only response of mediterranean forests to large fires. *Ecology*, 85(3): 716-729.

Rodríguez A.E., Obeso J.R. (2000). Diet of the Cantabrian capercaillie: geographic variation and energetic content. *Ardeola* 47, 77–83.

Rodríguez Muñoz, R., Mirol, P.M., Segelbacher, G., Fernández, A. & Tregenza, T. (2007). Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the Southern edge of the species range. *Conservation Genetics*, 8, 659–670.

Roig, S., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C. & Sánchez, L.J., (1997). Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55 (1), 111-123.

Rubiales, J.M, García-Amorena, I., Génova, M., Gómez Manzaneque, F. & Morla, C. (2007). The Holocene history of highland pine forests in a submediterranean mountain: the case of Gredos mountain range (Iberian Central range, Spain), *Quaternary Science Reviews*, 26, 1759–1770.

Rubiales, J.M., García-Amorena, I., García Álvarez, M., Gómez Manzaneque, F. (2008). The Late Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the western Cantabrian Range (Spain), *Journal of Biogeography*.

Ruiz Urrestarazu, M.M. (1989). Pinares-reliquia en el monte Gorbea. *Sustrai*, 14, 66–67.

Sinclair, W.T., Morman, J.D. & Ennos, R.A. (1999). The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, 8, 83–88.

Soranzo, N., Alía, R., Provan, J. & Powell, W. (2000). Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology*, 9, 1205–1211.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C. Erasmus, B.F.N. Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.

Willkom, H.M. (1896). *Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel*. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, Germany.

Willkomm, H.M. y Lange, J.M.C. (1861). *Prodromus florae hispanicae seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt*. Vol I. Stuttgart, Germany. 316 pp.



Panorámica del pinar de Lillo (Puebla de Lillo, León).