

Contribución de la Paleofitogeografía a la interpretación del paisaje vegetal ibérico: estado de conocimientos y nuevas perspectivas de investigación

C. Alcalde, I. García-Amorena, S. García Álvarez, D. García Calvo, R. García García, M. Génova, P. Gil Borrell, F. Gómez Manzaneque, J. Maldonado, C. Morla*, J. del Nido, J. M. Postigo, P. Regato, S. Río, S. Roig, J. M. Rubiales y L. J. Sánchez Hernando

*UD de Botánica. Departamento de Silvopascicultura.
Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.
Ciudad Universitaria, s/n. 28040 Madrid. España*

Resumen

Los trabajos de carácter paleobotánico realizados en la península Ibérica en las dos últimas décadas han proporcionado un importante volumen de resultados con aplicación en el ámbito del conocimiento geobotánico. En muchos casos, esos resultados han aportado soluciones a debates clásicos relativos a la interpretación del paisaje vegetal. Uno de los más conocidos es el de la consideración, como espontáneos o no, de muchos de los pinares ibéricos en diferentes ámbitos del territorio peninsular. Se revisan las contribuciones más importantes de la Paleobotánica a los procesos que explican la actual distribución de las plantas, en un marco tanto espacial como temporal, desde periodos geológicos antiguos (Mesozoico, Terciario) a los más recientes (Pleistoceno, Holoceno). Dentro de estos últimos nos hemos referido, por una parte, a problemas planteados en ámbitos territoriales extensos y, por otra, a problemas vinculados a la interpretación de la evolución y/o comportamiento de taxones concretos. Por último se hace referencia a las tendencias recientes y nuevas metodologías de aplicación en paleofitogeografía, aludiendo a los primeros resultados que hayan podido proporcionar en el marco peninsular.

Palabras clave: geobotánica, Paleofitogeografía, península Ibérica, Paleoeología, macrorrestos, Pinus.

Abstract

Palaeophytogeographical contributions to the Iberian vegetal landscape interpretation: state of the art and new prospects for research

The palaeobotanical studies that have been accomplished in the Iberian Peninsula during the last two decades have provided a great amount of data that can be applied in geobotanical knowledge. In most of the cases, those results have contributed to solve classical scientific debates regarding vegetal landscapes interpretations. One of the most relevant discussions is related to the alloctonous or non-alloctonous origin of much of the Iberian pine forests, on diverse Iberian habitats. The main contributions of Palaeobotany to the processes that explain the present distribution of plants are reviewed in a spatial and temporal framework, from old geological periods (Mesozoic, Tertiary) to the recent ones (Pleistocene, Holocene). Linked to the history of our vegetal landscapes, Pleistocene and Holocene epochs have been treated from two different points of view: firstly the problems within extensive territorial environments and, secondly, the problems related to the interpretation of the evolution and/or behaviour of *taxa*. In the last part, some new investigation trends related to palaeophytogeography are exposed, focusing on the high potential interest on being applied to Iberian ecosystems.

Key words: geobotany, palaeophytogeography, Iberian peninsula, Palaeoecology, macrorests, Pinus.

* Autor para la correspondencia: carlos.morla@upm.es
Recibido: 04-08-06; Aceptado: 26-10-06.

Introducción

La paleofitogeografía es la parte de la paleobotánica que estudia la distribución y significación paisajística de los vegetales en el pasado, siendo esencial en ella la perspectiva de variación de ambos aspectos en el transcurso de los tiempos geológicos.

El interés de su estudio tiene un alcance que va más allá de los aspectos paisajísticos pues constituye también un excelente informador paleoclimático. Así, la morfología y estructura de los vegetales muestran relaciones estrechas con las condiciones ambientales del entorno; por ello el registro paleobotánico contiene evidentes implicaciones ambientales asociadas y resulta especialmente interesante el conocimiento de la variación a lo largo del tiempo de la importancia de los principales «*grupos de vegetales*».

Como ya señalaba Font Quer (1954), la interpretación del paisaje vegetal requiere de argumentos y explicaciones que se encuentran en los acontecimientos acaecidos en la naturaleza en el pasado reciente. El conocimiento tanto de la zonación de las comunidades propias de los ecosistemas terminales como de las relaciones dinámicas entre las comunidades seriales, se hace particularmente difícil en territorios ocupados de antiguo por poblaciones humanas. En ellos la cubierta vegetal original ha desaparecido o se encuentra profundamente alterada; por tanto la composición que el naturalista recrea de esa cubierta vegetal original resulta con frecuencia apriorística y derivada de una interpretación personal, muchas veces con escaso apoyo en fundamentos científicos. Es esta circunstancia la que conduce al geobotánico a buscar en los sucesos biológicos y ambientales del pasado reciente los mecanismos ilustrativos de la realidad paisajística que observamos en la actualidad. Dicho de otra manera: la recreación de las características del paisaje natural preantrópico y las peculiaridades del proceso evolutivo que ha conducido en los últimos miles de años al tipo de distribución de la vegetación actual, hace no sólo conveniente, sino casi imprescindible, el concurso de la mayor cantidad de información paleofitogeográfica posible. Únicamente de esa manera se lograrán establecer modelos de evolución de la vegetación sólidos, no susceptibles de modificación por corrientes de opinión no fundamentadas científicamente.

Sin embargo, no hay que olvidar que las reconstrucciones paleofitogeográficas se realizan sobre todo con la información proporcionada por los elementos fósiles disponibles. Muchas veces esos restos fósiles son

escasos y por tanto con frecuencia los modelos elaborados tienen necesariamente carácter hipotético o provisional. Por ello dichos modelos deben estar permanentemente sometidos a las revisiones derivadas de la aparición de nuevos datos científicos. Estos podrán ir confirmando, matizando o reconduciendo los planteamientos iniciales que deben ser considerados, por tanto, siempre como modelos «abiertos».

Estado actual de conocimientos: algunas soluciones a debates geobotánicos clásicos

Los estudios paleobotánicos realizados en la península Ibérica en las últimas décadas han proporcionado información valiosa para conocer la dinámica de los bosques durante los últimos 30.000 años. Aunque en algunos casos se ha logrado alcanzar un buen conocimiento de la evolución del paisaje vegetal en su conjunto, hay también muchas regiones, extensas, en las que la escasez de yacimientos paleobotánicos, unido a una profunda y antigua eliminación antrópica de la cubierta original, hace muy difícil esbozar modelos de la vegetación natural preantrópica. De un modo general se puede decir que los sistemas montañosos se encuentran relativamente bien conocidos (con excepciones, como p.e. algunos macizos de las cadenas béticas o el Sistema Ibérico meridional) mientras que, por el contrario, las grandes cuencas miocenas cuya deforestación se remonta mucho más en el tiempo, constituyen las principales incógnitas pendientes. En el mapa adjunto (Fig. 1) se indican, de modo aproximado, los territorios peninsulares con mayor o menor grado de conocimiento paleofitogeográfico Pleistoceno y Holoceno.

A continuación vamos a referirnos a distintas cuestiones de carácter geobotánico tradicionalmente discutidas o con líneas de interpretación encontradas, en las que aportaciones paleofitogeográficas han resultado ilustrativas o determinantes para lograr una aproximación de criterios interpretativos o incluso el establecimiento de modelos de aceptación generalizada.

Presencia de refugios glaciares y especies de origen terciario en la península Ibérica

Una de las contribuciones más significativas de la Paleobotánica ibérica en los últimos decenios se ha producido en relación con la controvertida cuestión de



Figura 1. Estimación del grado de conocimiento paleofitogeográfico de diferentes territorios ibéricos a partir de los datos de Martínez Atienza (1999) y Postigo (2003).

la presencia y ubicación de los refugios glaciares en Europa durante el Cuaternario. Tradicionalmente, han sido las penínsulas Itálica y Balcánica los lugares señalados como refugios glaciares pleistocenos. Por el contrario la península Ibérica ha sido excluida de este conjunto en diversas ocasiones, generándose una dilatada controversia en el seno de la Geobotánica y Paleofitogeografía europea (Costa Tenorio *et al.*, 1990; Bennet *et al.*, 1991).

La información aportada por estudios paleobotánicos recientes (García Antón *et al.*, 1990; Martínez Atienza y Morla, 1992; Postigo, 2003) permite corroborar finalmente el papel de la Península como refugio glaciar. Además, ha permitido confirmar el carácter autóctono de algunas discutidas especies en el elenco ibérico, así como conocer su pasado fitogeográfico, información clave que nos permite comprender su presencia en la actualidad. Debido a estas aportaciones, sabemos que el nutrido grupo terciario que aparece en el Pleistoceno Inferior experimenta un drástico empobrecimiento en la transición Pleistoceno Inferior-Medio, desapareciendo gran cantidad de taxa (Postigo, 2003). De todo este conjunto, *Castanea*, *Carpinus*, *Celtis*, *Fagus* y *Juglans*, sobreviven a las duras condiciones del Pleistoceno Medio y alcanzan el actual Holoceno. Ambientes con un cierto grado de humedad

sostenido como gargantas, valles y sierras costeras, situados tanto en el norte y oeste ibéricos como en enclaves próximos a la costa mediterránea y el suroeste peninsular, podrían ser señalados como zonas refugio para la península Ibérica (García Antón *et al.*, 1990).

El papel de las coníferas en los bosques ibéricos durante el Cuaternario

La relevancia de las coníferas en los paisajes de la Iberia mediterránea y atlántica es un hecho hoy en día fuera de toda discusión. Son destacables por la cantidad de especies representadas, la extensión forestal ocupada y, por supuesto, por la utilización de que han sido objeto secularmente. Pinos, abetos, enebros y sabinas han sido tradicionalmente protagonistas en estos ecosistemas, aún hoy reconocibles en buena parte de la geografía peninsular.

Sin embargo el registro paleobotánico proporciona valiosa información, particularmente rica en lo que a gimnospermas se refiere. De este modo, sabemos que en los bosques ibéricos hubo representantes de *Pinus* del subgénero *haploxylon* hasta el Pleistoceno Inferior-Medio, hoy ya extintos. El área actual de los pinos *haploxylon* en Europa es disyunta, quedando reducida a un limitado areal en el este y centro del subcontinente.

Llama aún más poderosamente la atención la presencia en la Península, detectada a través de registro polínico y de macrorrestos, de Taxodiáceas. Este grupo formó parte de la flora peninsular al menos hasta el Plioceno Superior: Reocín, Cantabria (Alcalde *et al.*, 2004a), llegando a desaparecer durante la transición al Cuaternario o quizás en las primeras fases del Pleistoceno.

Otro debate abierto sobre el que quedan algunos puntos por aclarar es el papel de los cedros en el paisaje ibérico. La proximidad de sus actuales masas naturales en el norte de África y las citas de su presencia pretérita en la península Ibérica aportadas por el registro fósil (Pons y Reille, 1988; Burjachs y Julià, 1994) permiten plantear la hipótesis de la existencia de cedrales en Iberia, muy probablemente hasta el Pleistoceno Superior.

Por último nos referiremos al género *Picea*: está presente en el registro paleobotánico del Cuaternario ibérico hasta el Pleistoceno Superior en que desaparece, siendo desconocida, hasta el momento, la causa de ese declive total.

Bosques de frondosas en las costas cantábricas durante los últimos 10.000 años

Una de las características más destacables de los territorios costeros atlánticos ibéricos es la abundancia de sedimentos que conservan importantes conjuntos de restos vegetales fósiles. Este material es extremadamente valioso para aproximarnos a los tipos de vegetación que ocuparon el piso colino de la Iberia eurosiberiana, intensamente alterado desde la llegada de las poblaciones Neolíticas hace unos 6.000 años (Iriarte, 2002). Se han obtenido interesantes colecciones de hojas, frutos, semillas, ramillos y más de 200 maderas con edades desde hace 9.000 años hasta la actualidad (Fig. 2). En el material recolectado destaca la ausencia de coníferas, la dominancia de planocaducifolios mesófilos, así como distintos taxones higrófilos y varios termófilos lauroides (García-Amorena, 1998). Estos resultados concuerdan con los escasos datos polínicos costeros y con los registros paleobotánicos de los numerosos asentamientos humanos hallados en el litoral cantábrico.

En el modelo que se va configurando a lo largo del Holoceno se registra con regularidad la dominancia compartida de *Quercus* sp. *robur* y *Corylus* (Menéndez Amor y Florschütz, 1961; Isturiz y Sánchez, 1990; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005). Estos bosques contienen además una importante diversidad en taxones arbóreos caducifolios (*Fraxinus*, *Ulmus*, *Platanus*¹, *Betula*,

etc). Otra peculiaridad es la presencia de elementos termófilos y/o lauroides (*Arbutus*, *Vitis* y *Laurus*), complejo indicador de las condiciones de bonanza climática presente en este litoral en determinados momentos del Cuaternario.

El polen de *Pinus* en estos yacimientos costeros cantábricos es ya de muy poca importancia en el mismo comienzo del Holoceno, quedando su representación relegada a incrementos puntuales en algunos diagramas (López García, 1981, 1982; Mary, 1990; Uzquiano, 1992). Estos testimonios probablemente procedan de pequeñas poblaciones ligadas a sustratos arenosos o litosuelos, en las que hayan podido permanecer pequeños rodales de pinar a lo largo de los últimos 10.000 años.

¿Hubo pinares en las costas ibéricas occidentales?

El paisaje actual de la costa atlántica peninsular está marcado por una deforestación generalizada, consecuencia de una secular actividad antrópica. Las numerosas plantaciones de *Pinus pinaster* que, con finalidades productoras o protectoras se realizaron ya en el siglo XIII en Portugal o desde el XVIII en tierras españolas (Manuel y Gil, 2001; Clarke y Rendell, 2006), han conducido a numerosos autores a considerar este pino como especie exótica (Peinado y Rivas-Martínez, 1987; López González, 2001) en ese ámbito territorial.

Sin embargo, los diagramas polínicos realizados en diferentes puntos de las costas atlánticas ibéricas ponen de manifiesto la presencia, con mayor o menor importancia, del género *Pinus*. No obstante los datos polínicos no son siempre concluyentes respecto a la identificación en el rango específico. Hallazgos recientes de macrorrestos en esa área han resultado relevantes en relación al tema que nos ocupa: la localización en la desembocadura del río Tajo de un yacimiento que albergaba más de una treintena de tocones en posición de vida, con una edad de 6.780 ± 135 años. Estos restos, algunos de más de 20 cm de diámetro, ubicados en una barra arenosa que afortunadamente ha escapado de las urbanizaciones costeras, han resultado ser de *Pinus*, y en concreto de *Pinus pinaster*. Por su localización deben ser relacionados con las

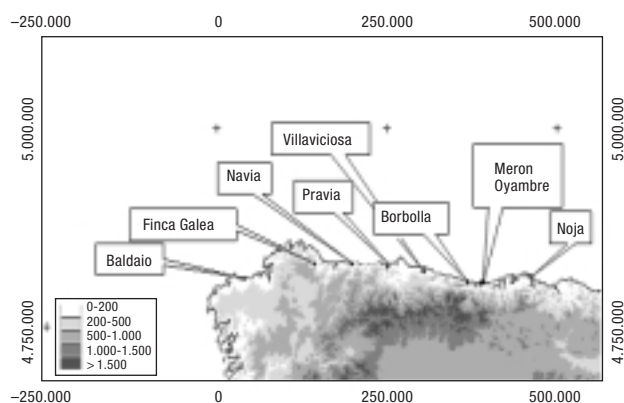


Figura 2. Localización de yacimientos del litoral cantábrico con macrorrestos holocenos (la leyenda expresa intervalos altitudinales en metros).

¹ Este taxón tiene actualmente poblaciones espontáneas en el oriente de Mediterráneo (*P. orientalis*) y se discute la cronología en que desapareció del mediterráneo occidental o, incluso, si aun se mantiene.

extensas masas de pinares que reflejan distintos diagramas polínicos coetáneos (Mateus, 1989; Santos y Goñi, 2003). De esta forma ha quedado desentrañado uno de los enigmas persistentes en la geobotánica ibérica: el carácter espontáneo de *Pinus pinaster* en las costas atlánticas peninsulares.

La historia de los pinares en la cordillera Cantábrica

Se trata de la montaña ibérica con mayor cantidad de datos paleobotánicos. A los trabajos polínicos, precedentes de yacimientos que se suceden de este a oeste a lo largo de toda la cordillera, hay que añadir otros más recientes sobre maderas y otros tipos de macrorestos. De modo general puede decirse que tras el máximo wurmiense los bosques van ocupando progresivamente niveles altitudinales más elevados en la montaña cantábrica. Pinos y abedules son los protagonistas indiscutibles durante las primeras fases de recuperación forestal. Entre los pinos llama la atención la presencia, al menos en el sector central de la cadena, de *P. uncinata*, (Menendez Amor y Ortega, 1958; Hannon, 1985) además, claro está, de *P. sylvestris*, principal protagonista de los pinares postwurmienses cantábricos. Los cambios climáticos que acompañan el inicio del Holoceno, hacia condiciones más húmedas y menos contrastadas, provocan el inicio de la retracción de los pinares cantábricos: en el macizo de los Picos de Europa decaen más tempranamente que en las vertientes meridionales de la cordillera, donde se mantienen a lo largo del Holoceno, a favor de las condiciones más continentalizadas del clima.

En este proceso de retracción del pinar desempeñan también un importante papel otros factores como la concurrencia de diferentes especies forestales o la acción antrópica. En el primer caso hay que referirse necesariamente al haya, que se extiende profusamente en la vertiente septentrional de la cadena sustituyendo, hacia el tercio final del Holoceno, al pino albar en el protagonismo de los bosques montanos cantábricos (García Antón *et al.*, 1997, 2002). Respecto al papel del hombre, debe decirse que ha contribuido de modo apreciable al proceso de cambio descrito (Ezquerro y Gil, 2004) en el que la intensificación de la acción antrópica viene a coincidir en el tiempo con la expansión de los hayedos.

Los restos de los pinares naturales referidos son muy escasos en la actualidad, y se sitúan siempre en la vertiente meridional de la cordillera; sus principales nú-

cleos son las masas de Velilla de Río Carrión (Palencia) y Puebla de Lillo (León).

Los últimos 10.000 años de la cubierta vegetal del sector oriental de la cuenca del Duero

Aun siendo las cuencas interiores miocenas en general, como se ha dicho antes, los espacios más antiguamente deforestados de la Península y que además adolecen de escasez de yacimientos paleobotánicos; esta zona oriental del valle del Duero constituye una excepción apreciable por la localización en la comarca del Cerrato de una barrera travertínica que permitió la formación de un depósito higróturboso de más de 15 metros de espesor. Este yacimiento ya ha sido estudiado (Franco *et al.*, 2001) abarcando su cronología prácticamente todo el Holoceno. Una de sus primeras conclusiones es la constatación de la existencia de bosques a lo largo de todo el periodo: los porcentajes de pólenes arbóreos se sitúan en torno al 80 % en el conjunto del diagrama. Tan sólo en las cronologías de la parte superior del mismo se aprecia una reducción drástica, correspondiente a los procesos de deforestación del periodo histórico. Otro de los resultados es que la hegemonía en esos bosques la ostenta el género *Pinus*. Dicho de otra manera, los pinares han sido los paisajes dominantes en ese sector del Duero durante los últimos 8.000 años. Ello rebate la hipótesis, tradicionalmente aceptada, de una vegetación primitiva constituida exclusivamente por bosques de frondosas para el conjunto central de la depresión del Duero. Respecto a qué especies del género pudiera tratarse, existen así mismo referencias concretas: en el yacimiento de Cevico Navero, situado en la llanura palentina, han sido halladas, siempre en cronologías holocenas, numerosas maderas y piñas de *Pinus nigra* (Roig *et al.*, 1997), y en sedimentos detríticos del Duero cerca de Soria, para cronologías anteriores (Pleistoceno superior), abundantes estróbilos de *Pinus sylvestris* (Alcalde *et al.*, 2003).

La cuenca del Ebro y su vegetación primitiva

Se trata de otra de las grandes cuencas terciarias interiores, pero en este caso, por fortuna, también se cuenta con yacimientos susceptibles de aportar información sobre el pasado de su cubierta vegetal (Pleis-

toceno y Holoceno). Los yacimientos se sitúan en el tercio exterior de la cuenca y en ellos se han realizado estudios tanto de carácter paleopolínico como de maderas y otros macrorrestos. De estos trabajos se deduce que contrariamente a los planteamientos que proponían un ambiente de tipo estepario para este territorio, el valle del Ebro constituyó un espacio cubierto de formaciones arbóreas durante todo el Holoceno, hasta la deforestación histórica de carácter antrópica. Los bosques que ocuparon esta amplia superficie en el pasado no fueron distintos de los poco abundantes fragmentos forestados que hoy se contemplan en distintos puntos de la cuenca: los datos paleobotánicos son coherentes con las indicaciones que «sobre las principales especies formadoras de paisajes forestales» señalaron Braun-Blanquet y Bolós (1987). Respecto al pasado, destaca la gran importancia que han tenido los pinares en el valle y zonas limítrofes (López García y López Sáez, 1994; Pérez Obiol y Roure, 1990; Burjachs *et al.*, 1996; González Samperiz, 2004). Restos testimoniales de ese pasado forestal son, entre otros, los sabinars (*Juniperus thurifera*) de Monegros o los estupendos pinares del Vedado de Fraga (*Pinus halepensis*), a pesar de haber sido equivocadamente considerados estos últimos como repoblaciones por algunos botánicos o naturalistas. Pueden también destacarse, con el mismo significado, las actuales poblaciones navarras de *Pinus halepensis* en las Bardenas Reales (Vedado de Eguarás y zonas próximas) que hoy día constituyen el límite occidental de la especie en el norte de la Península.

Acerca del discutido piso natural de pinares montanos de la sierra de Gredos

La interpretación de la cubierta forestal de la sierra de Gredos ha dado lugar a interpretaciones geobotánicas controvertidas; unas de otras diferían fundamentalmente en el papel que se le reconocían a las formaciones de pinos (sobre todo de montaña) en el paisaje vegetal de este tramo occidental del Sistema Central. Hay propuestas que no admiten la potencialidad en Gredos de los bosques dominados por pinos, ignorándolos o adjudicándoles en todo caso un origen artificial (Luceño y Vargas, 1991; Sardinero, 2004). Otras interpretaciones, por el contrario, reconocen o reivindican el papel de estas formaciones de coníferas que, en el caso de los pinares microtermos de *P. nigra* (pino cascalbo) y *P. sylvestris* (pino albar), constitu-

yen en la actualidad auténticos vestigios relicticos de una vegetación en trance de desaparecer: auténticas joyas geobotánicas desperdigadas por el paisaje vegetal de Gredos (Génova *et al.*, 1992; Maldonado *et al.*, 2005). Anteriormente, geobotánicos de renombre como Laguna (1879), Willkomm (1896) o Gausson (1949), ya se habían hecho eco de estas poblaciones.

En el marco de un proyecto de investigación paleobotánico centrado en el estudio de macrorrestos de esta sierra, nuestro equipo ha localizado y colectado más de cien muestras de maderas fósiles y un gran número de piñas; la inmensa mayoría se encuentran en turberas o trampales, en cervunales o en bordes de arroyos. Las dataciones radiocarbónicas de estas maderas abarcan un periodo comprendido entre 6.000 y 800 años BP. El estudio anatómico de maderas y piñas fósiles ha permitido la identificación de *Pinus sylvestris* en algunos casos y de ejemplares del grupo *P. nigra/P. sylvestris* en otros. También han sido encontrados restos de *Quercus* y *Betula*. Esta distribución temporal de las troncas de Gredos casi enlaza con los ejemplares vivos de la actualidad, en los que estudios dendrocronológicos han llegado a dar edades superiores a los 300 años.

Con la información obtenida del estudio del material fósil, junto al trabajo de cartografía de las formaciones actuales supervivientes (datos que precisan y complementan los de otros informadores paleobotánicos como la palinología), se ha revalidado el carácter natural de estos bosques y rodales de pinos altimontanos en Gredos. Testimonio del pasado de esas formaciones son las troncas encontradas (Mancebo *et al.*, 1993) y hay que interpretar los actuales grupos de pinos albares y cascalbos como reliquias de las mismas.

Sierra Nevada y la cuenca del Guadalquivir

En este área se encuentra uno de los yacimientos con materiales vegetales fósiles más completos de Europa, se trata de la turbera de Padul, al pie del barranco de Dúrcal (Granada). Es una cuenca rellena de sedimentos de cerca de 50 metros de profundidad, que abarca cronológicamente más de 40.000 años. El registro polínico cuenta con dos estudios (Florschütz *et al.*, 1971; Pons y Reille, 1988) y muestra con claridad la historia de la cubierta vegetal en esa parte de Sierra Nevada. Uno de los rasgos más destacados es la existencia de cubierta forestal desde el máximo wurmiense (hace aprox. 20.000 años) hasta nuestros días. En efecto, la proporción de pólenes arbóreos no desciende por de-

bajo del 50% del espectro polínico más que en pequeños periodos muy concretos. En segundo lugar, se aprecia un cambio importante en la composición de los bosques a lo largo de ese periodo: durante los primeros 8.000 años, el predominio corresponde al género *Pinus*. Sin embargo, a partir de los 12.000 años BP aproximadamente, se produce una sustitución de los pinares por bosques con hegemonía del género *Quercus*, tanto perennifolios como caducifolios. Los pinos no desaparecen, manteniéndose a lo largo de todo el diagrama hasta nuestros días, pero no constituyen ya la vegetación forestal dominante en el entorno. En la actualidad los interesantes pinares de *Pinus pinaster* de los sustratos dolomíticos nevadenses o los grupos relictos de *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris*, presentes en varios puntos de la cordillera, constituyen el testimonio vivo de aquellos antiguos pinares preholocenos.

El interior de la cuenca del Guadalquivir, por el contrario, constituye uno de los espacios de más difícil interpretación de toda la península Ibérica. Se trata de un territorio de enorme extensión, constituido en su mayor parte por sedimentos de origen marino, que cuenta con escasos yacimientos susceptibles de exploración paleobotánica. A ello hay que añadir que se trata de un territorio óptimo para el cultivo (suelos profundos, relieves suaves y buenas posibilidades de irrigación), por lo que ya desde hace mucho tiempo sus bosques primitivos fueron eliminados para la explotación agrícola (con excepción de los sustratos muy arenosos, ubicados fundamentalmente en la costa, que conservan importantes bosques de *Pinus pinea*). La ausencia de otros restos de vegetación primitiva conservada y el comentado problema de escasez de yacimientos paleobotánicos hacen de la depresión del Guadalquivir el mayor reto actual de la paleofitogeografía ibérica.

Acerca de la distribución e importancia de *Pinus pinaster* en los ecosistemas ibéricos holocenos

Pinus pinaster es la especie forestal con mayor área de distribución en la península Ibérica. Su versatilidad ecológica le ha permitido ocupar con éxito ecosistemas diversos en un amplio abanico de sustratos, precipitaciones y temperaturas. Además de esto, la gran aptitud de la especie para el manejo forestal ha favorecido su uso de forma generalizada en la restauración de la cubierta vegetal (cerca de 600.000 ha. repobladas de las más de 1.600.000 ha en las que esta especie

domina o codomina). No obstante, el taxón ha llegado a ser considerado con frecuencia alóctono (Portugal, Franco y Afonso, 1982), sus masas originadas muchas veces sólo por repoblaciones recientes (Sistema Ibérico, Bellot *et al.*, 1983), y su empleo no recomendado con carácter general para la restauración vegetal de nuestro territorio (Rivas Martínez, 1987).

Sin embargo, los datos paleobotánicos de las últimas tres décadas no concuerdan con dichas aseveraciones. Por el contrario, confirman hipótesis formuladas por otros autores (Costa *et al.*, 1997; Gil *et al.*, 1990), que no sólo describen la especie de manera explícita como autóctona, sino que demuestran la importancia de sus bosques en los ecosistemas ibéricos desde hace miles de años: desde tierras lusitanas (Figueiral, 1995) o la submeseta Norte (Alcalde *et al.*, 2004b; Rubiales *et al.*, 2005), hasta localidades levantinas (Carrión *et al.*, 2000) o distintos sistemas montañosos mediterráneos como el Sistema Ibérico, las Cordilleras Béticas o Sierra Morena (Rubiales *et al.*, 2004). En estos ambientes el pino rodeno compartió el territorio con otros taxones esclerófilos (*Quercus suber*, *Quercus ilex* subsp. *ballota*) y, probablemente, con otros pinos mediterráneos. Aunque su presencia en el registro fósil no debe ser interpretada necesariamente como dominancia, sí pone de manifiesto su carácter autóctono, su antigüedad, su participación en los bosques ibéricos del pasado y una distribución pretérita que se extiende a territorios donde hoy día no tiene presencia espontánea (Fig. 3). En



Figura 3. Área de distribución actual de *Pinus pinaster* en la península Ibérica y yacimientos con presencia holocena de fósiles de la especie. Las estrellas indican maderas fósiles o subfósiles. Los círculos registran presencia de polen de la especie.

definitiva, estos estudios paleoecológicos, en un amplio abanico de estaciones, arrojan luz sobre el debate acerca de un hipotético origen antrópico, demostrando su carácter autóctono regional en multitud de ambientes del mediterráneo occidental.

Otros referentes paleofitogeográficos de interés

En la limitada extensión propia de un artículo de estas características no es posible abarcar todos los escenarios en los que la contribución de la paleofitogeografía ha resultado determinante para alcanzar el grado de conocimiento que hoy se tiene del origen y pasado de los paisajes vegetales ibéricos. En líneas anteriores hemos presentado algunos de los datos que nos parecen más significativos, pero no parece adecuado finalizar este apartado sin mencionar al menos algunas otras referencias de alcance. Es caso por ejemplo de la antigüedad del género *Pinus* en la Península. Los datos europeos, no abundantes por cierto, indican la máxima antigüedad del género en el Cretácico inferior de Bélgica pero no existían referencias ibéricas concretas. Ahora se sabe que *Pinus* también vivió en la Península en esa época, concretamente en el Aptiense, gracias a la identificación de restos permineralizados hallados en la Rioja: *Pinoxylon riojanus* (Nido *et al.*, 1998).

También en relación con el género *Pinus* debe destacarse el hallazgo de restos de *Pinus canariensis* en localidades levantinas peninsulares. En efecto, esta especie que con carácter espontáneo hoy ciñe su área de distribución exclusivamente al archipiélago canario, vivió en territorio continental europeo hace más de dos millones de años. A los datos conocidos de su presencia en Centroeuropa hay que añadir hoy los magníficos restos de piñas y piñones hallados recientemente en las cercanías de Guardamar de Segura, Alicante (Morla *et al.*, 2003), correspondientes al Plioceno Inferior.

Para tiempos más recientes y también referido a *Pinus*, es importante destacar los datos que han concluido con un viejo debate geobotánico: el carácter de la vegetación primitiva de los sustratos arenosos que ocupan una extensa superficie entre el piedemonte norte de la Cordillera Central y el eje del río Duero, en las provincias de Segovia y Valladolid: la denominada Tierra de Pinares. Los términos del debate planteaban la disyuntiva entre dos escenarios de paisaje natural anterior a la ocupación humana: uno protagonizado por pinares, como ocurre en la actualidad, y otro por bosques de fron-

dosas que hubieran sido sustituidos por los actuales pinares como consecuencia de una acción antrópica alteradora de los paisajes originales. En los últimos años varios trabajos sobre materiales fósiles diferentes (polen, carbones) han demostrado fehacientemente que en ese espacio la formación vegetal dominante ha sido el pinar, constatándose que al menos *Pinus pinaster* era una de las especies protagonistas del mismo (Calonge Cano, 1987, 2003; Alcalde *et al.*, 2004b; Franco *et al.*, 2005). Este caso, junto al descrito líneas arriba sobre la castellana comarca del Cerrato (sector oriental de la cuenca del Duero) constituye una de las evidencias más contundentes acerca de cómo los datos paleobotánicos pueden mediar y dar respuesta a discusiones científicas de prolongada tradición.

Por último, vamos a referirnos a una situación protagonizada por frondosas. Se trata de *Fagus*. Hasta hace algún tiempo el modelo paleobiogeográfico basado en los datos existentes en Europa (Huntley y Birks, 1983) planteaba que la recuperación de los hayedos ibéricos se producía como consecuencia de la expansión que había experimentado el área de *Fagus* a lo largo del Holoceno en el sur de Europa. Dicha progresión se habría producido en un sentido este-oeste a lo largo de los últimos 10.000 años, siempre procedente de refugios que *Fagus* habría encontrado disponibles en territorios meridionales del sureste continental. Los datos que informaban los mapas de los autores citados contaban con una muy pequeña proporción de origen ibérico, debido en buena medida a la escasez de trabajos paleobotánicos existentes en ese momento. Sin embargo, al entrar en consideración los datos que han aportado diferentes trabajos realizados posteriormente, se ha puesto de manifiesto que los hayedos ibéricos en efecto cobraron importancia como bosques en el tercio final del holoceno, pero no únicamente procedentes de refugios externos a la Península como se había pensado hasta ese momento. Por el contrario el territorio ibérico sí dispuso de enclaves en los que el haya permaneció durante los periodos adversos wurmienses, y a partir de ellos inició su proceso de expansión, sobre todo por el piso montano de los territorios eurosiberianos del norte peninsular (Martínez Atienza y Morla, 1992; Costa *et al.*, 1997; Ramil Rego *et al.*, 2000).

Nuevas perspectivas de investigación

Tradicionalmente las técnicas de estudio del material vegetal fósil se han limitado, en la observación ma-

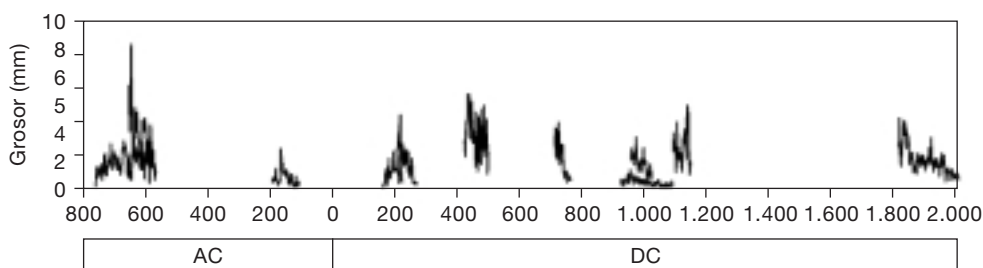


Figura 4. Series dendrocronológicas de la Sierra de Gredos. Se han representando tanto las correspondientes a individuos vivos (últimos 200 años) como los precedentes de material fósil o subfósil —período entre el siglo VIII AC y el XII DC.

crosscópica, a los macrorrestos, y en la microscópica, a polen. Sin embargo, en las últimas décadas, la puesta a punto de nuevas técnicas de análisis ha permitido el desarrollo de nuevos procesos metodológicos. Ello ha propiciado la aparición de diferentes disciplinas apropiadas para mejorar nuestro conocimiento de los ambientes en el pasado geológico. En los siguientes epígrafes se describen algunas de las nuevas direcciones o tendencias de investigación en paleoecología, siempre a partir de la información contenida en los macrofósiles. Algunas de ellas ya han producido resultados en nuestro ámbito territorial, mientras que otras se encuentran en las primeras fases de desarrollo. Su potencialidad como informadores paleoambientales es más que apreciable, vistos los avances logrados tras su aplicación en diferentes partes del Globo.

La dendrocronología como informador en paleoecología

Las aportaciones que los estudios de carácter dendrocronológico han comenzado a proporcionar en tiempos recientes a la paleofitogeografía ibérica se concretan principalmente en dos aspectos: 1) datación precisa de la extensión temporal en bosques cuyo carácter espontáneo ha sido discutido y 2) reconstrucciones del clima en el último milenio. Como ejemplo de ello pueden señalarse los registros en el pinar de Lillo (León) de ejemplares de *Pinus sylvestris* con más de 450 años de edad (Génova, 1998), y la de este mismo taxón junto a *Pinus nigra* en la sierra de Gredos (Ávila) donde ambos superan los 300 (Génova *et al.*, 1993; García Calvo, 2004). En los dos casos estos datos proporcionan valiosa información sobre el papel real que estas especies y sus formaciones han jugado en el paisaje vegetal.

La reconstrucción dendroclimática proporciona, sobre todo, información acerca de la variabilidad climática, aspecto de enorme interés paleofitogeográfico por cuanto sus efectos pueden llegar a modificar la estructura y dinámica de las comunidades vegetales. Es el caso, por ejemplo, del período extraordinariamente anómalo que dentro del último milenio ha sido denominado Pequeña Edad Glacial (PEG). Gracias a la reconstrucción dendroclimática realizada por Manrique y Fernández (2000), se ha podido fijar con bastante precisión su cronología para la Península entre los siglos XV y XVI.

Entre los retos actuales de esta disciplina destaca la caracterización dendrocronológica de macrorrestos y su uso en la elaboración de cronologías extensas. Estos estudios son relativamente comunes en regiones favorables para la conservación de megafósiles leñosos. En Europa un caso muy destacado ha sido la elaboración de una cronología regional continua de pino silvestre de 7.500 años de duración en Laponia (Eronen *et al.*, 2002). En cuanto a la Península se está comenzando a estudiar la variabilidad de series cronológicas en un importante conjunto de maderas fósiles localizados recientemente en la Sierra de Gredos (García Calvo *et al.*, 2005). Ello permitirá sentar las bases de una cronología regional que podría extenderse hasta los 6000 años BP.

Morfología de epidermis y su aplicación en paleofitogeografía

En muchos grupos vegetales la identificación taxonómica de maderas o de restos polínicos no alcanza al rango específico (Moore *et al.*, 1991), habiéndose puesto de manifiesto que el análisis cuticular puede aportar una valiosa información en ese sentido (Gar-

cía-Amorena, 2002). En efecto, la cutícula de los vegetales es una capa extracelular que cubre la superficie exterior de las células epidérmicas de la mayoría de los órganos no leñosos, forma un molde de la epidermis y conserva impresos sus rasgos característicos. Los caracteres epidérmicos foliares, incluyendo estomas y tricomas, figuran entre los mejores caracteres para la identificación taxonómica (Florin, 1931; Theobald *et al.*, 1979). La cutícula es además un elemento sumamente resistente, una de las poquísimas partes de la planta que llegan a soportar la diagénesis, encontrándose a veces incluso en rocas sedimentarias (Kerp, 1990).

Ya existen algunos estudios acerca de los caracteres cuticulares de los principales taxones ibéricos aunque por el momento no existen claves al efecto. A este respecto cabe destacar, por ejemplo, los relativos al género *Quercus*, en el que es posible distinguir las especies y subespecies más importantes de la península Ibérica, mediante caracteres como el tipo de tricomas, base de los mismos, presencia de cristales en la cutícula o densidad de tricomas (García-Amorena, 2002).

También en el género *Pinus* se han encontrado diferencias taxonómicas interespecíficas asociadas al complejo estomático. Por ejemplo entre *P. sylvestris* y *P. uncinata* el análisis estadístico revela diferencias en el rango de variación de parámetros tales como la anchura estomática o el coeficiente de ensanche diferencial del engrosamiento central. La forma, disposición y número de las células subsidiarias permite diferenciar *P. sylvestris* de *P. uncinata* y del resto de los pinos ibéricos (García Álvarez, 2005).

Esta línea de trabajo tiene una interesante proyección en paleobotánica al ofrecer la posibilidad de reconocer, en pequeños fragmentos foliares presentes en los yacimientos higróturbosos, el rango específico en *Pinus* o *Quercus*, géneros en que la identificación taxonómica de restos polínicos no alcanza esa precisión (Huntley y Birks, 1983).

Aplicación del estudio cuticular fósil a las reconstrucciones paleoclimáticas

La relación inversa entre la proporción de estomas y el número total de células epidérmicas (índice estomático), por su relación con la concentración de CO₂ en la atmósfera, constituye un valioso indicador paleoclimático (Beerling y Chaloner, 1992; Woodward, 1987). En distintos países europeos y americanos ya hay tradición en esta línea de investigación; sin embargo en la península Ibérica es ahora cuando se comienzan a dar los primeros pasos: recientemente ha podido ser cuantificada y modelizada una escala de variación del índice estomático en *Quercus robur* a partir de material histórico de distintos herbarios ibéricos. Con esa calibración es posible ya abordar el estudio de los fragmentos foliares fósiles de *Q. robur* tan abundantes en distintos yacimientos holocenos de la costa cantábrica (recolectados por este equipo de investigación) y, posteriormente, cuantificar la evolución de la concentración del CO₂ atmosférico a lo largo del Holoceno (Van Hoof *et al.*, 2005).

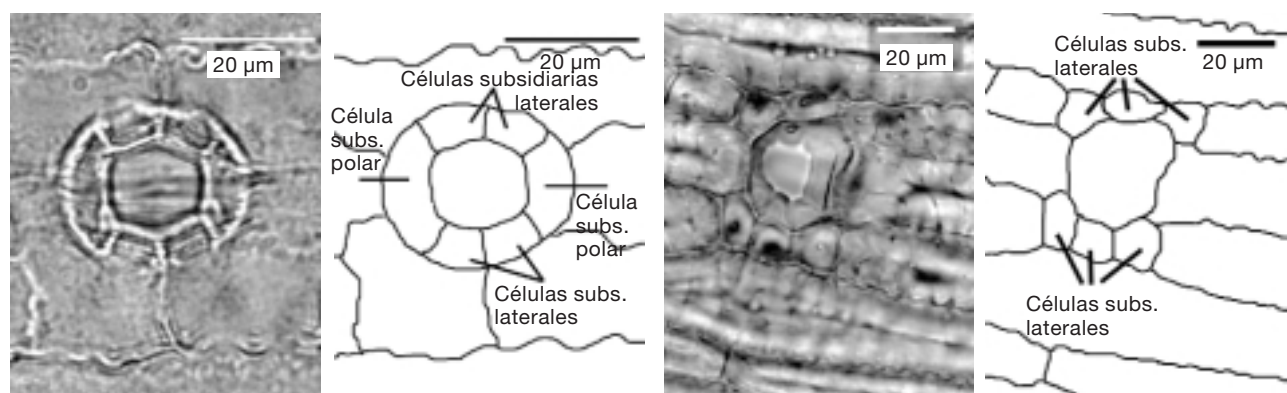


Figura 5. En las imágenes superiores se representa la abertura de la cámara epiestomática de *Pinus sylvestris*. Se observa el anillo de células subsidiarias alrededor. En la imagen inferior se representa la cámara epiestomática de *Pinus uncinata*. Sólo aparecen células subsidiarias en los laterales de la abertura, mientras que los polos están delimitados por células epidérmicas no diferenciadas.

Aparte de las implicaciones geobotánicas que pueda tener el conocimiento de la variación climática en el pasado, la importancia de obtener datos de CO₂ atmosférico fiables para periodos pretéritos, radica en poder predecir el efecto en el clima del aumento antropogénico del CO₂ que estamos experimentando desde la revolución industrial (Colin Prentice, 1986; Stott y Kettleborough, 2002). Nuestros datos, al margen de sus indudables aplicaciones geobotánicas y paleofitogeográficas, contribuyen a incrementar los conocimientos acerca de consecuencias ambientales de nuestro actual modo de vida.

La edafoantracología como útil de análisis del pasado en ecosistemas con fuegos

El fuego constituye un factor ecológico de primera magnitud en la práctica totalidad de ambientes forestales. En los ecosistemas mediterráneos es además un elemento clave en la dinámica de sus paisajes. Sin embargo, el efecto del fuego en la modificación de los paleopaisajes ibéricos no ha sido hasta el momento estudiado en detalle.

La metodología del análisis de los carbones del suelo (pedoantracología) consiste en identificar pequeños restos de carbones extraídos del suelo y datarlos isotópicamente (radiocarbono). La presencia del carbón evidencia la existencia de fuegos, mientras que la datación mediante carbono 14 proporciona la edad de los anillos de crecimiento en la muestra de carbón. Este tipo de análisis proporciona interesantes datos complementarios a los estudios de macrorrestos. En cuanto a las técnicas de datación radiocarbónica, la metodología AMS (Espectrometría de masas con aceleradores), posibilita la datación de restos muy pequeños, de menos de 2 g. Las fases de incendios pueden de esa manera deducirse, bien a partir de los cambios detectados en la composición específica de los conjuntos de carbones, bien a partir de las dataciones radiocarbónicas (Carcaillet y Thion, 1996).

Estos estudios, iniciados el siglo pasado, han sido desarrollados en otras partes de Europa, fundamentalmente Alpes y Pirineos, sobre restos de vegetación holocena (Jaquiot *et al.*, 1973; Carcaillet, 1998; Vernet *et al.*, 2005) con resultados de gran interés en la reconstrucción paleoambiental de zonas montanas. En la península Ibérica se han localizado restos de estas características en suelos ubicados en diferentes territorios (Submeseta Norte, Cordillera Cantábrica, Sis-

tema Central); su estudio puede proporcionar datos de excepcional interés en esas zonas donde la dinámica forestal suele estar estrechamente vinculada a incendios cíclicos, bien naturales o de origen antrópico. La deforestación holocena en la cordillera Central (Maldonado *et al.*, 2005) y la desaparición de los pinares en la cordillera Cantábrica, tratados en líneas anteriores de este trabajo, serían ejemplos en los que la edafoantracología podría contribuir de modo eficaz.

Los isótopos estables en los anillos de crecimiento de maderas fósiles

Las investigaciones paleoclimáticas se apoyan en diferentes tipos de soportes científicos, siendo uno de los más conocidos el de «isótopos estables». Dentro de ellos el que presenta mayores perspectivas de aplicación en macrorrestos vegetales es el $\delta^{13}\text{C}$ (McCarroll y Loader, 2004); se trata de un indicador que permite estimar la variación de distintos tipos de funciones fisiológicas, relacionables a su vez con parámetros ambientales abióticos como disponibilidad de agua en el suelo, humedad relativa, irradiación o temperatura (Shlesser *et al.*, 1999; Warren *et al.*, 2001).

La intensidad en el desarrollo de esta disciplina, combinada con la información que aportan otros isótopos estables como el oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) y el hidrógeno ($\delta^2\text{H}$) (McCarroll y Loader, 2004), abre nuevas vías en la modelización de los paleoclimas. En ambientes mediterráneos, temperaturas elevadas y precipitaciones escasas permiten obtener una señal de gran calidad (Ferrio y Voltas, 2005), y por ello en territorios como la península Ibérica esta disciplina constituye un campo de investigación prometedor en relación con el pasado de sus ecosistemas. No obstante la señal paleobiológica es bastante diferente según taxones, además no es óptima si la vida del vegetal se ha desarrollado en biotopos favorables (precipitación, temperatura). Por ello son aún necesarias investigaciones encaminadas a buscar los factores ambientales y metabólicos que controlan el $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de la madera en cada especie.

A día de hoy son escasos los trabajos realizados en este campo en el occidente mediterráneo (ej. Vernet *et al.*, 1996; Ferrio y Voltas, 2005). Sin embargo la progresiva aparición de macrofósiles en distintas regiones de la península Ibérica, como algunas cuencas terciarias interiores o las cordilleras que las limitan, comienza a proporcionar un importante conjunto de maderas fósiles de dilatada cronología, susceptible de una aplicación

potencial del método con buenas perspectivas de lograr información paleoecológica de elevada resolución.

Agradecimientos

Este trabajo es una síntesis de resultados de una línea de investigación abierta en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes durante los años en los que Juan Ruiz de la Torre fue catedrático de Botánica y responsable de esa Unidad Docente. A lo largo de muchos años, los arriba firmantes han participado con su trabajo en la investigación paleobotánica, a través de la realización de proyectos fin de carrera, proyectos de investigación, tesis doctorales, apoyos logísticos, colaboraciones, etc. Unos y otros han aportado una base de conocimientos que ha contribuido a esclarecer el saber de la historia de los bosques ibéricos. Sirva esta aportación científica, elaborada con el trabajo de los firmantes, como reconocimiento afectuoso a Juan Ruiz de la Torre en su doble vertiente forestal de investigador y docente.

Referencias bibliográficas

- ALCALDE C., GARCÍA M., GÓMEZ MANZANEQUE F., MORLA C., 2004a. Palaeoenvironmental interpretation of the Neogene locality Caranceja (Reocín, Cantabria, N Spain) from comparative studies of wood, charcoal, and pollen. *Rev Palaeobot Palynol* 132, 133-157.
- ALCALDE C., GARCÍA-AMORENA I., GÓMEZ MANZANEQUE F., MORLA C., POSTIGO J.M., RUBIALES J.M., SÁNCHEZ L.J., 2004b. Nuevos datos de carbones y maderas fósiles de *Pinus pinaster* Aiton en el Holoceno de la península Ibérica. *Invest Agrar: Sist Recur For Fuera de Serie*, 152-163
- ALCALDE C., GÓMEZ MANZANEQUE F., POSTIGO J.M., SANZ E., MENÉNDEZ I., 2003. *Pinus sylvestris* L. en el Pleistoceno Superior del Duero (Vega Cintoria, Soria, España). *Rev C & G* 17(1-2), 21-28.
- BEERLING D., CHALONER W., 1992. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂ concentration. *The Holocene* 2, 71-78.
- BELLOT F., BARRERA I., CARRASCO M.A., FUERTES E., VELAYOS M., 1983. Mapa de la vegetación de la provincia de Cuenca. Diputación Provincial de Cuenca. Cuenca.
- BENNET K.D., TZEDAKIS P.C., WILLIS K.J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18, 103-115.
- BRAUN-BLANQUET J., DE BOLOS O., 1987. Las comunidades vegetales de la depresión del Ebro y su dinamismo, Ayuntamiento de Zaragoza, Zaragoza. 278 pp.
- BURJACHS F., JULIÀ R., 1994. Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romaní, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42, 308-315
- BURJACHS F., RODÓ X., COMÍN F.A., 1996. Gallocanta: ejemplo de secuencia palinológica en una laguna efimera; En: Ruiz Zapata (ed). *Estudios Palinológicos. Actas del XI Simposio de Palinología (APLE)*, Universidad de Alcalá de Henares. pp. 25-29.
- CALONGE CANO G., 1987. El Complejo Ecológico y la Organización de la Explotación Forestal en la Tierra de Pinares Segoviana. Diputación Provincial de Segovia, Segovia.
- CALONGE CANO G., 2003. Implicaciones biogeográficas de las ordenanzas medievales de las comunidades de Cuellar y Sepúlveda sobre un monte de pinos como elemento esencial de la vegetación autóctona. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 16, 103-109.
- CARCAILLET C., THINON M., 1996. Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 91, 339-416.
- CARCAILLET C., 1998. A spatially precise study of fires, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology* 86, 384-396.
- CARRIÓN J.S., NAVARRO C., NAVARRO J., MUNUERA M., 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10(2), 243-252.
- CLARKE M.L., RENDELL H.M., 2006. Effects of storminess, sand supply and the North Atlantic Oscillation on sand invasion and coastal dune accretion in western Portugal. *The Holocene* 16, 341-355.
- COLIN PRENTICE I., 1986. Vegetation responses to past climatic variation. *Plant Ecology* 67, 131-141.
- COSTA M., GARCÍA ANTÓN M., MORLA C., SAINZ H., 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología, Fuera de Serie* 1, 31-58.
- COSTA M., MORLA C., SAINZ H. (eds), 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Barcelona. 572 pp.
- ERONEN M., ZETTERBERG P., BRIFFA K., LINDHOLM M., MERILÄINEN J., TIMONEN M., 2002. The supralong Scots pine tree-ring record for northern Finnish Lapland. Part 1, Chronology construction and initial inferences. *The Holocene* 12(6), 673-680.
- EZQUERRA J., GIL L., 2004. La transformación histórica del paisaje forestal en la Comunidad de Cantabria. Tercer Inventario Forestal Nacional, 1997-2006. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 161 pp.
- FERRIO J.P., VOLTAS J., 2005. Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* 57B, 164-173.

- FIGUEIRAL I., 1995. Charcoal analysis and the history of *Pinus pinaster* (cluster pine) in Portugal. Review of Palaeobotany and Palynology 89, 441-454.
- FLORIN R., 1931. «Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordiales*.» Kungliger Svenska Vetenskapsakademien Handlingar 10(1), 109-111, 208-209, 340.
- FLORSCHÜTZ F., MENÉDEZ AMOR J., WIJMSTRA T.A., 1971. Palynology of a thick Quaternary succession in southern Spain. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol 10, 233-264.
- FONT QUER P., 1954. La vegetación. En: Geografía de España y Portugal (Terán, ed.). Muntaner y Simón, Barcelona. Vol. III, pp. 145-271.
- FRANCO J.A., AFONSO M.L.R., 1982. Distribuição de Pteridófitos e Gimnospérmicas in Portugal. Serv Nacl Parq Reserv Patrim Paisag, Lisbon. Coll Parq Nat 14, 327 pp.
- FRANCO F., GARCÍA ANTÓN M., MALDONADO J., MORLA C., SAINZ H., 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in Spanish Northern Meseta. The Holocene 11(3), 343-358.
- FRANCO F., GARCÍA ANTÓN M., MALDONADO J., MORLA C., SAINZ H., 2005. Ancient pine forest on inland dunes in the Spanish northern meseta. Quaternary Research 63, 1-14.
- GARCÍA ÁLVAREZ S., 2005. Estudio de caracteres cuticulares de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus uncinata* Ramond ex DC. de la Península Ibérica. Proyecto Fin de Carrera. Universidad Politécnica de Madrid.
- GARCÍA-AMORENA I., 1998. Estudio paleobotánico de los yacimientos holocenos intermareales de Cantabria: consideraciones paleogeográficas. Proyecto fin de carrera. Universidad Politécnica de Madrid. 131 pp.
- GARCÍA-AMORENA I., 2002. Leaf anatomy studies of the Iberian Peninsula Species of *Quercus* L. (Fagaceae) in Late Quaternary. 6th European Palaeobotany - Palynology Conference, Athens, University of Athens, Faculty of Geology, Dep. Historical Geol. Palaeontology.
- GARCÍA ANTÓN M., MORLA C., SAINZ H., 1990. Consideraciones sobre la presencia de algunos vegetales relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica) 86, 95-105.
- GARCÍA ANTÓN M., FRANCO F., MALDONADO J., MORLA C., SAINZ H., 1997. New data concerning the evolution of the vegetation in Lillo Pinewood (León, Spain). Journal of Biogeography 24, 929-934
- GARCÍA ANTÓN M., FRANCO F., MALDONADO J., MORLA C., SAINZ H., 2002. Fitogeografía histórica de la península Ibérica. En: Pineda E.D., De Miguel J.M., Casado M.A., Montalvo J. (eds). La diversidad Biológica de España. Prentice Hall, pp. 45-63.
- GARCÍA CALVO D., 2004. Dendrocronologías de rodales relictos y maderas subfósiles de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arnold en la sierra de Gredos (Ávila). Proyecto Fin de Carrera. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.
- GARCÍA CALVO D., GÉNOVA M., GÓMEZ MANZANEQUE F., 2005. Los estudios dendrocronológicos en maderas subfósiles como informadores de la historia forestal. IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, septiembre de 2005.
- GAUSSEN H., 1949. L'influence du passé dans la repartition des Gymnospermes de la Péninsule Iberique. C R Congr Intern Geogra. Lisbonne 2, 805-825.
- 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
- GÉNOVA M., GÓMEZ MANZANEQUE F., REGATO P., 1992. Sobre los pinares relictos de la sierra de Gredos (Ávila). Actas Simposio Int Font i Quer, Vol II. Fanerogamia. pp. 439-442.
- GÉNOVA M., FERNÁNDEZ A., CREUS J., 1993. Diez series medias de anillos de crecimiento en los Sistemas Carpetano e Ibérico. Invest Agrar: Sist Recur For 2(2), 151-172.
- GIL L., GORDO J., ALÍA R., CATALÁN G., PARDOS J.A., 1990. *Pinus pinaster* Ait. en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. Ecología Fuera de Serie 1, 469-495.
- GONZÁLEZ SAMPERIZ P., 2004. Evolución paleoambiental del sector central de la cuenca del Ebro durante el Pleistoceno superior y Holoceno. Inst Pirenaico Ecol CSIC Zaragoza, España. 210 pp.
- HANNON G.E., 1985. Late Quaternary vegetation of Sanabria March (North West Spain). Thesis, Trinity College, Dublin. Irlanda.
- HUNTLEY B., BIRKS H., 1983. An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13000 years ago. Cambridge, Cambridge University Press.
- IRIARTE M., 2002. Cambios ambientales y adaptaciones humanas durante el inicio del Holoceno en el litoral cantábrico oriental, XV Congreso de Estudios Vascos, Ciencia y Cultura Vasca y redes telemáticas, San Sebastián. pp. 139-151.
- ISTURIZ M., SÁNCHEZ M., 1990. Investigaciones palinológicas en la prehistoria vasca. Munibe (Antropología y Arqueología) 42, 277-285.
- JACQUIOT C., ROBIN A.M., BEDENEAU M., 1973. Reconstitution d'un ancien peuplement forestier en forêt de Fontainebleau par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le 14C. Bull Soc Bot Fr 120, 231-234.
- KERP H., 1990. The Study of Fossil Gymnosperms by Means of Cuticular Analysis. Palaios 5, 548-569.
- LAGUNA M., 1879, M. El Valle de Iruelas. Montes 3, 481-491.
- LÓPEZ GARCÍA P., 1981. Análisis polínico del yacimiento de los Azules (Cangas de Onis, Oviedo). Botánica Macaronésica 8-9, 243-248.
- LÓPEZ GARCÍA P., 1982. Abautz: análisis polínico. Trabajos de Arqueología Navarra 3, 355-358.
- LÓPEZ GARCÍA P., LÓPEZ SÁEZ J.A., 1994. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación de Huesca: análisis palinológico del yacimiento de la cueva del Moro (Ólvena). Bol Geol y Min 105, 427-435.
- LÓPEZ GONZÁLEZ G., 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Mundi Prensa, Madrid. 1727 pp.

- LUCENO M., VARGAS P., 1991. Guía Botánica del Sistema Central español. Ed. Pirámide.
- MALDONADO F.J., ROCH V., RUBIALES J.M., MORLA C., GARCÍA-AMORENA I., 2005. Caracterización y significación de los yacimientos paleobotánicos (paleoxilológicos) de la Sierra de Gredos. IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza, Septiembre de 2005.
- MANRIQUE E., FERNÁNDEZ A. 2000. Extreme climatic events in dendroclimatic reconstructions from Spain. *Climatic Change* 44, 123-138.
- MANUEL C., GIL L., 2001. La transformación histórica del paisaje forestal en Galicia. Tercer Inventario Forestal Nacional. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- MARTÍNEZ ATIENZA F., 1999. Bibliografía (1945-1998) paleopolínica del Holoceno Ibérico. *Bol R Soc Esp Hist Nat (Sec. Biol.)* 95, 5-30.
- MARTÍNEZ ATIENZA F., MORLA C., 1992. Aproximación a la paleoecología holocena de *Fagus* en la península Ibérica a través de datos paleopolínicos. *Invest Agrar: Sist Recur For Fuera de Serie 1*, 135-145.
- MARY G., 1990. La evolución del litoral cantábrico durante el Holoceno. International Conference on the environment and the human society in the western Pyrenees and the Basque Mountains during the Upper Pleistocene and the Holocene. Vitoria. pp. 81-87.
- MATEUS J., 1989. Lagoa Travesa: a Holocene pollen diagram from the southwest coast of Portugal. *Revista de Biología* 14, 17-94.
- McCARROLL D., LOADNER N.J., 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23, 771-801.
- MENÉNDEZ AMOR J., FLORSCHÜTZ F., 1961. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. *Estudios Geológicos XVII*, 83-99.
- 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 Tardiglacial y el Holoceno. *Ann As Esp Prog Cien* 23, 606-626.
- MOORE P., WEBB J., COLLINSON M., 1991. *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell Scientific. 216 pp.
- MORLA C., ALCALDE C., POSTIGO J., BARRÓN E., 2003. Paleobiogeografía de *Pinus canariensis*: estróbilos y semillas fósiles del Plioceno ibérico (cuenca del Bajo Segura, Alicante, España). En: *La Biogeografía: ciencia geográfica y ciencia biológica* (Arozena M.A., Beltrán E., Dorta P., eds). Actas del II Congreso español de Biogeografía, Ser. Publ. Univ. La Laguna. pp. 313-323.
- MUÑOZ-SOBRINO C., RAMIL-REGO P., GÓMEZ-ORELLANA L., VARELA R.A.D., 2005. Palynological data on major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas* 34, 381-400.
- NIDO J., GÓMEZ MANZANEQUE F., MASEDO F., MORLA C., ROIG S., SÁNCHEZ HERNANDO L.J., 1998. Identificación de un dendrolito en el Cretácico inferior (Aptiense) del Sistema Ibérico septentrional (La Rioja, España). Consideraciones paleoambientales. *Revue Paléobiol. Geneve* 17(2), 513-523.
- PEINADO M., RIVAS-MARTÍNEZ S., 1987. La vegetación de España. Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares. España. 544 pp.
- PÉREZ OBIOL R., ROURE J.M., 1990. Aportaciones palinológicas para la interpretación de la evolución reciente del paisaje vegetal de los Monegros. VII Simposio de Palinología APLE (Granada).
- PONS A., REILLE M., 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 66, 243-263.
- POSTIGO J.M., 2003. Contribución al conocimiento de la vegetación pleistocena de la península Ibérica. Estudio paleobotánico de macrorrestos vegetales fósiles. Tesis Doctoral. Univ Autónoma de Madrid.
- RAMIL REGO P., RODRÍGUEZ GUITIÁN M., MUÑOZ SOBRINO C., GÓMEZ-ORELLANA L., 2000. Some considerations about the postglacial history and recent distribution of *Fagus sylvatica* in the NW Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica* 35, 241-271.
- RIVAS MARTÍNEZ S., 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA. Madrid. 268 pp.
- ROIG S., GÓMEZ MANZANEQUE F., MASEDO F., MORLA C., SÁNCHEZ HERNANDO L.J., 1997. Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales Jard Bot Madrid* 55(1), 111-123.
- RUBIALES J.M., GARCÍA-AMORENA I., ALCALDE C., 2004. A contribution, by means of charcoal analysis, to the late Holocene vegetal landscapes of the southwest Iberian Peninsula. International Symposium on Wood Sciences. Octubre 2004. IAWA. (Montpellier, Francia).
- RUBIALES J.M., HERNÁNDEZ L., MORLA C., GARCÍA-AMORENA I., SANZ C., ALFARO E., 2005. Nuevas aportaciones al conocimiento de los paisajes vegetales en el Holoceno de la cuenca del Duero. IV Congreso Forestal Nacional (Zaragoza 2005). Septiembre de 2005.
- SANTOS L., GOÑI M.F.S., 2003. Lateglacial and Holocene environmental changes in Portuguese coastal lagoons 3: vegetation history of the Santo Andre coastal area. *The Holocene* 13, 459-464.
- SARDINERO S., 2004. Flora y vegetación del macizo occidental de la Sierra de Gredos (Sistema Central, España). *Guineana* 10. 474 pp.
- SCHLESER G.H., HELLE G., LÜCKE A., VOS H., 1999. Isotope signals as climate proxies: The role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quatern Sci Rev* 18, 927-943.
- STOTT P., KETTLEBOROUGH J., 2002. Origins and estimates of uncertainty in predictions of twenty-first century temperature rise. *Nature* 416, 723-726.
- THEOBALD W.L., KRAHULIK J.L., ROLLINS R.C., 1979. Trichome Description and Classification. En: *Anatomy of the Dicotyledons* (Metcalfe C.R., Chalk L., eds). Oxford, Clarendon. pp. 40-53.
- UZQUIANO P., 1992. The late glacial/postglacial transition in the Cantabrian cordillera (Asturias and Cantabria, Spain) based on charcoal analysis. *Palaios* 7, 540-547.

- VAN HOOF T., KÜRSCHNER W., WAGNER F., VISSCHER H., 2005. Stomatal index response of *Quercus robur* and *Quercus petraea* to the anthropogenic atmospheric CO₂ increase. *Plant Ecology* 1, 1-7.
- VERNET J.L., PACHIAUDI C., BAZILE F., DURAND A., FABRE L., HEINZ C., SOLARI M.E., THIEBAUT S., 1996. Le δ¹³C de charbons de bois préhistoriques et historiques méditerranéens, de 35000 BP à l'actuel. Premiers résultats. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série II a* 323, 319-324.
- VERNET J.L., METER A., ZÉRAÏA L., 2005. Premières datations de feux holocènes dans les Monts de Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault, France), contribution à l'histoire de la forêt relique de *Pinus nigra* Arnold ssp *salzmanni* (Dun.) Franco. *C R Geoscience* 337, 533-537.
- WARREN C.R., MCGRATH J.F., ADAMS M.A., 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia* 127(4), 426-486.
- WILLKOMM M., 1896. Die vegetation der erde. Grundzüge der pflanzen verbreitung auf der Iberischen Halbinsel. Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig.
- WOODWARD F., 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature* 327, 617-618.