

PALEOCLIMAS E HISTORIA DE LA VEGETACIÓN CUATERNARIA EN ESPAÑA A TRAVÉS DEL ANÁLISIS POLÍNICO

VIEJAS FALACIAS Y NUEVOS PARADIGMAS

José Sebastián Carrión García*, Manuel Munuera Giner**,
Cristina Navarro Camacho*, Francisco Sáez Soto***

RESUMEN. - En este artículo se revisan los datos polínicos del Cuaternario ibérico con particular atención al Pleistoceno Superior y Holoceno. Se analizan aspectos relacionados con los interstadios, los refugios glaciales, la colonización tardiglacial y holocena y el posible efecto de la acción antrópica sobre la vegetación del Holoceno reciente. Se comparan las zonas de influencia atlántica con las áreas de clima continental y la vertiente mediterránea. Se discuten algunos aspectos controvertidos como la validez de los registros polínicos en yacimientos arqueológicos, las contradicciones entre los datos de la palinología y los de la fitosociología sigmatista, el equilibrio y su conexión con los procesos autogénicos, la inercia de la vegetación y las teorías que implican caos en la dinámica del ecosistema.

Paleoclimates and Quaternary vegetation history in Spain through pollen analysis: Old fallacies and new paradigms.

ABSTRACT. - Quaternary pollen-analytical data from Iberia are revised with particular emphasis in Upper Pleistocene and Holocene sequences. Critical remarks are provided as regards interstadials, glacial refugia, Late-Glacial and Holocene angiosperm developments, and the possible role of man on late Holocene vegetation changes. Pollen sequences from Atlantic, continental and Mediterranean sites are compared. Additional aspects discussed are: the validity of archaeopalynological records, conflicts with the floristic-phytosociological interpretation of plant successions, the equilibrium paradigm and its connection with autogenic processes, home-field advantage, and chaos.

PALABRAS CLAVE: *Palinología, Paleoecología, Cuaternario, Holoceno, Península Ibérica.*

KEY WORDS: *Palynology, Palaeoecology, Quaternary, Holocene, Iberia.*

1. OBJETIVOS

El objetivo inicial de este artículo es ofrecer una visión sintética y diacrónica de los resultados palinológicos del Cuaternario español. No se trata, sin embargo, de un compendio de los datos publicados, aún cuando esta labor se hace cada vez más necesaria a la vista de su proliferación y dispersión durante los últimos años. Con la lógica limitación que impone su fecha de aparición, el lector interesado puede recurrir a los excelentes trabajos de Dupré (1988), Costa-Tenorio *et al.* (1990) y Blanco *et al.* (1997). Las secuen-

cias polínicas que se mencionan en este trabajo no son todas las existentes, ni han sido seleccionadas en virtud de una supuesta calidad científica. Simplemente, hemos escogido aquellas que permiten ilustrar los fenómenos descritos (Fig. 1).

Detrás de la pretensión descriptiva y sólo parcialmente compilatoria, existe un objetivo teórico, el de valorar críticamente las potencialidades del análisis polínico de sedimentos como técnica de reconstrucción paleoecológica. Un ejercicio que muchos considerarán gratuito y otros deslegitimador del esfuerzo de tantas y tantas generaciones de entregados palinó-

* Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Biología. Universidad de Murcia. 30100 Espinardo, Murcia.

** Dpto. de Producción Agraria. ETS de Ingeniería Agronómica. Universidad Politécnica de Cartagena. 30203 Cartagena.

*** Department of Geology. Faculty of Mathematics and Natural Sciences. University of Bergen. Bergen, Noruega.

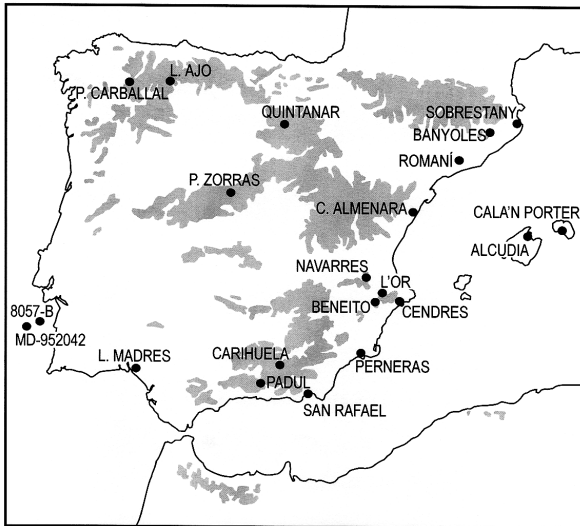


Fig. 1.- Localización de las secuencias polínicas mencionadas.

logos; pero en cualquier caso, los autores, no ajenos al drama, consideramos necesaria cierta catarsis conceptual. La palinología se desarrolla, como el resto de las disciplinas científicas, en un contexto socio-político; y de esta manera, no es ajena a la brujería tecnológica y dialéctica que se utiliza para conseguir financiación. Pero por alto que sea el grado de calculada especialización con que la disciplina cierra sus fronteras, no estamos al margen de la evidencia exterior.

2. PROCESOS GENERALES

Según la información disponible, la historia de la vegetación cuaternaria europea estaría conformada por los siguientes fenómenos generales:

- (1) Regresión y/o extinción progresiva de taxones característicos de los bosques tropicales y subtropicales del Plioceno (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Diospyros*, *Liquidambar*, *Sciadopitys*, *Myrica*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Tsuga*, *Symplocos*, *Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*, etc.) (van der Hammen *et al.* 1971; Traverse 1982).
- (2) Contracción episódica de las áreas de distribución de los bosques mediterráneos (*Quercus*, *Pinus*, *Cedrus*, *Juniperus*, *Olea*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Alnus*, *Corylus*, Cistaceae, etc.). Estos elementos se refugiarían eventualmente en los valles intramontanos y zonas litorales del sur del continente.
- (3) Expansión de la vegetación xero-heliofítica, en tendencia global desde el comienzo del Cuaternario hasta el último máximo glacial, hace unos 18.000 años (*Artemisia*, *Ephedra*, Poaceae, Chenopodiaceae, Cichorioideae, Lamiaceae).
- (4) Dinámica glacial-interglacial caracterizable por oscilaciones en el grado de cobertura arbórea y/o ar-

bustiva y en la abundancia de especies termófilas, por procesos de agregación y desagregación de tanatocenosis y, en algunas regiones, por el desarrollo alterante de bosques de angiospermas y coníferas.

(5) En el seno de los interglaciales, es frecuente el registro de procesos de sucesión polínica como reflejo aparente de una migración diferencial. Por la interferencia de la señal antrópica, el Holoceno supone una etapa bastante particular en la que no siempre se observan las tendencias de los interglaciales.

(6) En el seno de las fases glaciales, a menudo se hace patente una alternancia estadal-interstadial caracterizable por variaciones en el grado de cobertura arbórea o por procesos similares a los que caracterizan a los interglaciales, aunque con un *tempo* sensiblemente menor.

En términos generales, podemos confirmar que la mayoría de estos fenómenos son observables en la Península Ibérica, aunque sólo de manera fragmentaria pues no existen registros continentales que exhiban la amplitud temporal de otras secuencias mediterráneas como las de Lac de Bouchet (Reille y de Beaulieu 1990) y Praclaux (Reille y de Beaulieu 1995) en Francia, Valle di Castiglione (Follieri *et al.* 1988; Magri 1989) y Lagaccione (Follieri *et al.* 1998; Magri 1999) en Italia o Tenaghi Philippon (Wijmstra 1969) y Ioannina (Tzedakis 1994; Tzedakis *et al.* 1997) en Grecia. La secuencia ibérica más larga es probablemente la de la turbera del Padul, Granada (Florschütz *et al.* 1971; Pons y Reille 1988), la cual incluye la mayor parte del último complejo interglacial, la glaciación wurmiense y la primera mitad del Holoceno. La secuencia de la Cueva de la Carihuela, también en Granada (Carrión 1992a; Carrión *et al.* 1998), cubre igualmente un lapso equivalente al del intervalo isotópico 5-1, pero los niveles del Holoceno, aunque muy poliníferos, todavía no han sido publicados.

La mayor parte de los datos palinológicos disponibles para el Cuaternario español se enmarcan dentro del Pleistoceno Superior y Holoceno y, en virtud de ello, este artículo se centrará en dicho periodo. Sin duda, existen condicionantes previos que han modelado la propia historia de la vegetación tardo-cuaternaria. Muy sucintamente, éstos podrían ser:

- (1) La "crisis de salinidad" mesiniense, hace unos 6,5 millones de años (Bertolani-Marchetti 1985; Weijermars 1988), durante la cual se extendieron por vez primera las vegetaciones esteparias en el interior peninsular. La distribución ibérica de un número importante de las especies de *Salsola*, *Suaeda*, *Gypsophila*, *Astragalus*, *Stipa*, *Onopordon*, *Artemisia* y *Thymelaea*, parece fuertemente relacionada con esta desecación de la cuenca mediterránea y la consiguiente apertura de vías migratorias desde territorios desérticos y subdesérticos norteafricanos e irano-turanianos. En cualquier caso, existe constancia de la existencia du-

Zona	Estratigrafía polínica	Correlación (La Grande Pile)
15	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i>	Estadial II
14	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i> , <i>Quercus</i>	Ognon I
13	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i>	Estadial I
12	<i>Quercus</i>	St. Germain II
11	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i> , <i>Cedrus</i>	Mélisey II
10	<i>Quercus</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Cistus</i>	St. Germain Ic
9	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i>	Montaigu
8	<i>Quercus</i>	St. Germain Ic
7	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i> , Cupressaceae	Mélisey I
6	<i>Quercus</i> , <i>Olea</i> , <i>Pistacia</i>	Eemiense
5	<i>Phillyrea</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Cistus</i>	
4		
3		
2	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i> , Cupressaceae, <i>Quercus</i> , <i>Betula</i>	Zeifen
1	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Ephedra</i> , Cupressaceae	Estadial

Fig. 2.- Estratigrafía polínica y correlación con La Grande Pile (Woillard y Mook 1982) del testigo marino MD-952042 para el complejo eemiense y fases adyacentes. Según Sánchez-Goñi *et al.* (1999).

rante el Mioceno de laurisilvas, bosques pantanosos y formaciones costeras de tipo subtropical.

(2) La "mediterraneización" climática pliocena, que comienza hace unos 3,2 millones de años, la cual provoca en la región una reducción de las precipitaciones estivales e importantes cambios en la distribución de los bosques terciarios, con reducción de las formaciones forestales densas de especies subtropicales y expansión de los bosques mediterráneos (Suc y Cravatte 1982; Suc 1984; Fauquette *et al.* 1998). Este incremento de la aridez estival se continúa durante el Pleistoceno en consonancia con un descenso general de las temperaturas, las cuales, no obstante, no llegan a ser tan bajas como para evitar la supervivencia de algunas reliquias terciarias durante el Pleistoceno Inferior (*Carya*, *Pterocarya*, *Parrotia*, *Eucommia*, *Zelkova*, *Parrotia*, *Juglans*, *Tsuga*) e incluso durante el Pleistoceno Medio (*Vitis*, *Celtis*, *Juglans*, *Ceratonia*, *Platanus*, *Carpinus*, *Tsuga*) (Elhai 1966; Florschütz *et al.* 1971; Julià y Suc 1980; Suc 1980; Suc y Cravatte 1982; García-Antón 1989; García-Antón y Sainz-Ollero 1991).

3. SECUENCIAS POLINICAS DEL PLEISTOCENO SUPERIOR Y HOLOCENO

3.1. Interglacial Eemiense *s.l.*

El inicio y desarrollo del último complejo interglacial han sido descritos por Sánchez-Goñi *et al.* (1999) a través del estudio en alta resolución del testi-

Zona	Estratigrafía polínica	Correlación (La Grande Pile)
o	Poaceae, <i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Juniperus</i> , <i>Pinus</i> , (<i>Quercus</i>)	Würm medio
n		
m		
l		
k	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae, <i>Pinus</i>	Eowürm
j	<i>Quercus</i> , <i>Erica</i>	St. Germain II
i		
h	<i>Artemisia</i> , Chenopodiaceae	Melisey II
g	<i>Quercus</i> , <i>Erica</i> , <i>Betula</i> , <i>Alnus</i>	St. Germain Ic
f		
e	<i>Quercus</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Erica</i>	St. Germain Ib
d		
c		
b	<i>Quercus</i> , <i>Erica</i> , <i>Olea</i> , <i>Pistacia</i> , <i>Juniperus</i>	St. Germain Ia
a		

Fig. 3.- Estratigrafía polínica y correlación con La Grande Pile (Woillard y Mook 1982) de la secuencia interglacial y del Würm medio de Padul, Granada (Pons y Reille 1988).

go marino MD-952042, situado al suroeste de la Península Ibérica (Fig. 2). Esta secuencia muestra la existencia de cuatro eventos cálidos (*Quercus*, *Carpinus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia*, Ericaceae) correlacionables con el Eemiense *s.str.*, y con las etapas St. Germain I a, St. Germain Ic y St. Germain II de La Grande Pile (Woillard y Mook 1982). Asimismo, se observa que la deglaciación pre-eemiense aconteció en dos etapas incluyendo una fase fría de naturaleza similar al Dryas reciente.

La primera mitad del diagrama polínico de Padul según Pons y Reille (1988), correlacionada por los autores con los intervalos St. Germain Ia-II, muestra también el predominio de *Quercus* tanto caducifolios como perennifolios durante las fases equivalentes al final del último interglacial y el aumento de *Artemisia*-Chenopodiaceae-*Ephedra* durante el pleniglacial wurmiense (Fig. 3). Esta correspondencia, sin embargo, necesita todavía de un apoyo cronológico. Los niveles eemienses de Carrihuela (Carrión 1992a; Carrión *et al.* 1998) (Fig. 4) evidencian una abundancia particular no sólo de *Quercus* sino también de *Olea*, de forma similar a lo que ocurre en otros puntos del Mediterráneo, donde este taxón alcanza valores más altos que durante el Holoceno, y de hecho es considerado como un marcador del máximo de insolación interglacial (Tzedakis 1994; van Andel y Tzedakis 1996). Otros elementos arbóreos representados durante este interglacial son *Juniperus*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Salix*, *Castanea*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Buxus*, Ericaceae y *Phillyrea* en Carrihuela (Carrión *et al.* 1998) y *Abies*, *Cedrus*, *Taxus*, *Juniperus*, *Alnus*, *Betula*, *Acer*, *Corylus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Buxus* y *Vitis* en Padul (Pons y Reille 1988).

Una cuestión muy debatida ha sido la de la estabilidad o inestabilidad climática del último inter-

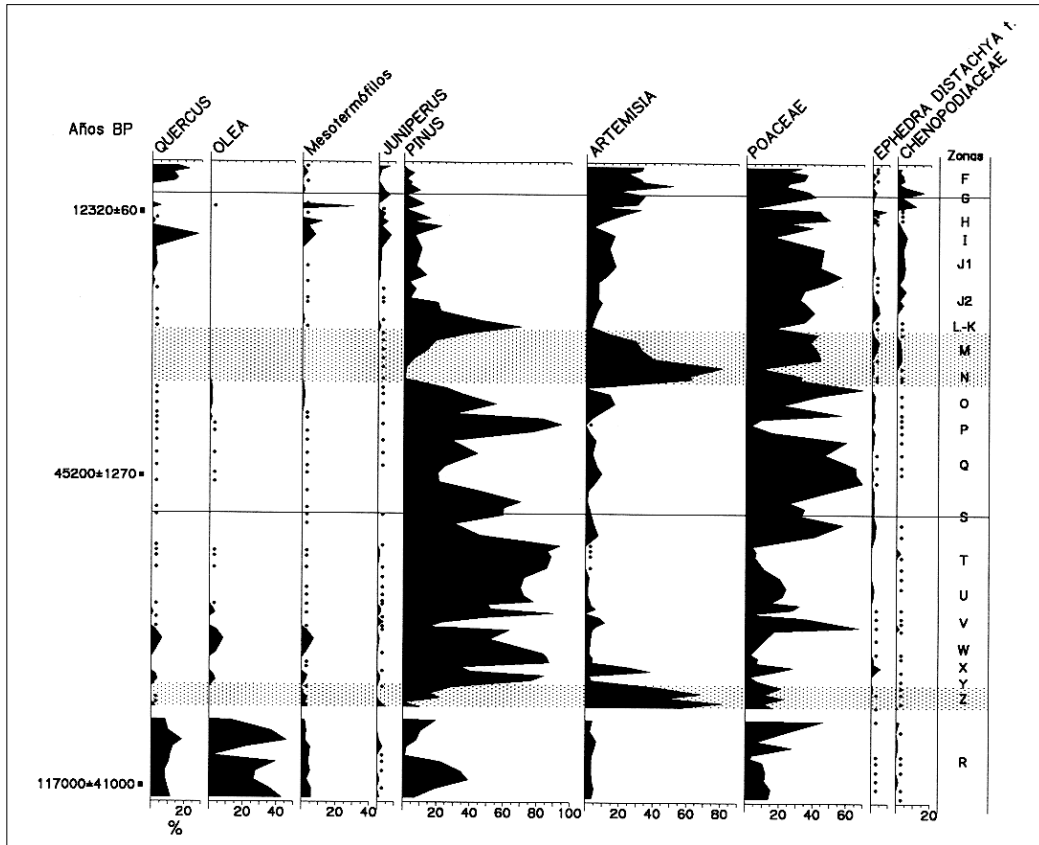


Fig. 4.- Secuencia polínica de la Cueva de la Carihuela, Granada. Las zonas sombreadas corresponden a crisis de aridez, la inferior (zona Z) para el final del Interglacial, la segunda (zonas N-M) para el Pleniglacial superior y la tercera (G) para el Dryas reciente.

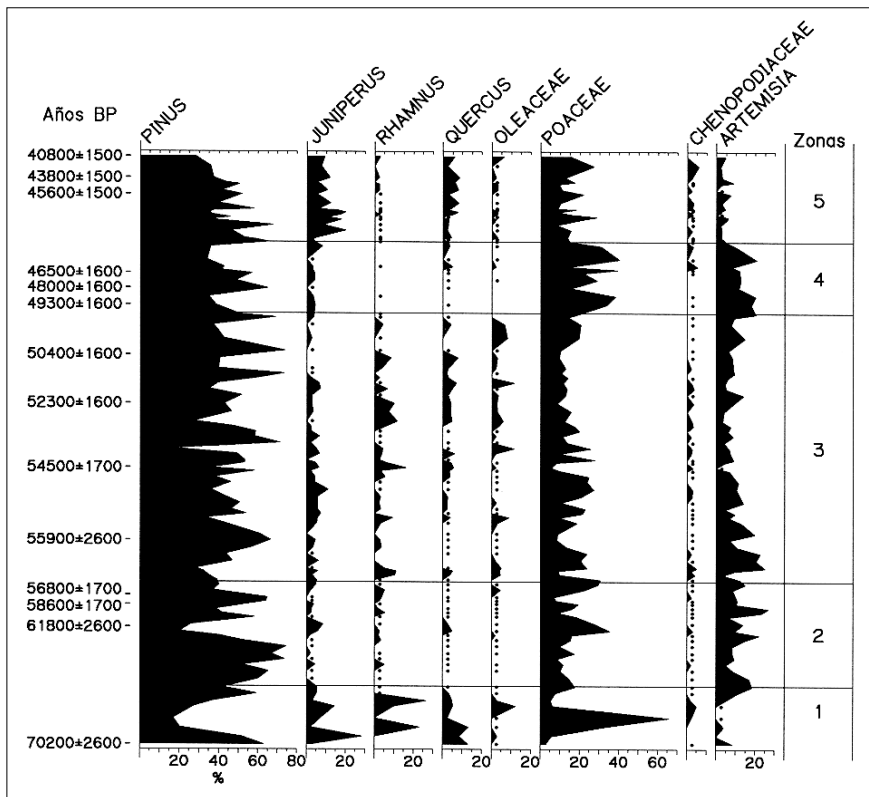


Fig. 5.- Secuencia polínica del Abric Romaní, Barcelona (Burjachs y Julià 1994).

glacial tal y como se infiere de las variaciones en la frecuencias polínicas de los diagramas europeos. En un artículo muy sugerente, Cheddadi *et al.* (1998) han utilizado análogos polínicos actuales y siete secuencias europeas para estimar que la transición que tiene lugar entre diferentes tipos de paisaje arbóreo durante el último interglacial se relaciona más con procesos de competencia intrínseca que con cambios climáticos drásticos.

3.2. Pleniglacial e interestadios wurmienses

El significado paleoclimático de los cambios de vegetación durante la última fase glacial ha estado rodeado durante las últimas décadas de un sinfín de controversias (Coûteaux 1977; Turner 1985; Turner y Hannon 1988; Cattani y Renault-Miskovsky 1989; Behre 1989). En primer lugar, por la incertidumbre cronológica y los propios problemas de correlación entre los estratotipos de origen, situados mayoritariamente en los Países Bajos, Alemania, Dinamarca y Francia (Vandenbergue 1985). En segundo lugar, porque algunas climatozonas se definieron sobre la base de cambios polínicos muy pequeños o que podrían ser más el resultado de procesos tafonómicos que de cambios reales en la vegetación circundante. Es el caso de algunos interestadios definidos en Francia a partir de registros arqueológicos, como ha sido ya comentado por Sánchez-Goñi (1991, 1994). En tercer lugar, se argumenta que los cambios vegetales no tienen por qué estar necesariamente conectados con cambios climáticos. Opcionalmente, puede haber una respuesta a procesos edáficos locales, catástrofes, cambios geomorfológicos, etc. (Willis 1994; Carrión y Munuera 1997). Finalmente, es reiterativa la asimilación de las cronozonas con biozonas (Walker 1995), despreciando la esperable diacronía de la respuesta vegetal al cambio climático. En otras palabras, las biozonas son cronológicamente transgresivas mientras que las cronozonas han de exhibir, por definición, un estricto paralelismo temporal.

Entre las fases interestadiales descritas para Europa durante el Pleistoceno Superior (Behre 1989), las mejor documentadas en nuestro territorio son:

(1) Las que constituyen el denominado Pre-Würm de Padul (Fig. 3), aparentemente coetáneas de los interestadios del Weichseliense inicial nordeuropeo denominados Amersfoort, Brörup y Odderade. Behre (1989) ha correlacionado dichos interestadios con las fases St. Germain I y II de La Grande Pile, y con los subestadios 5c y 5a de la estratigrafía isotópica del oxígeno. Existen también fuertes paralelismos con la secuencia de Carihuela (Fig. 4). En otros puntos del sur de Europa, las biozonas respectivas muestran notables desarrollos de *Quercus* y otros taxones mesotermófilos (Wijmstra 1969; Follieri *et al.* 1988); es de-

cir, parece coherente su encuadre en el último interglacial tal y como señalan Sánchez-Goñi *et al.* (1999).

(2) Los desarrollos de vegetación mediterránea y bosques mixtos coetáneos del estadio isotópico 3 han sido evidenciados en secuencias como Abric Romani en Barcelona (Burjachs y Julià 1994) (Fig. 5), Cova Beneito en Alicante (Carrión 1992b; Carrión y Munuera 1997) (Fig. 6) y Cueva Pernerás en Murcia (Carrión *et al.* 1995a, b) (Fig. 8). Expansiones algo menos notables son apreciables en Padul (Pons y Reille 1988) y Banyoles (Pérez-Obiol y Julià 1994). La mayor parte de estas oscilaciones han sido fechadas entre 50000 y 35000 BP, pero en algunos casos el fenómeno se prolonga en el tiempo como ocurre en la última secuencia de Navarrés, donde ha sido descrita una importante fase de expansión del bosque esclerófilo mediterráneo en torno a 30000-27000 BP (Carrión y van Geel 1999) (Fig. 7). Nuevamente, la que no quedaría clara sería una posible correlación con los interestadios interpleniglaciales de Oerel, Glinde, Moershoofd, Hengelo, Denekamp o Les Cottés (Vandenberghe 1985; Behre 1989).

(3) El Interestadio Tardiglacial (Bölling-Alleröd) que antecede al Dryas reciente se observa en Padul (Pons y Reille 1988) desde aproximadamente 13000 BP a través de las curvas de *Quercus*, *Betula*, *Juniperus* y *Pistacia*, entre otros (Fig. 9). Por comparación con una secuencia marina del Delta del Ebro, Yll y Pérez-Obiol (1992) demostraron el carácter latitudinalmente transgresivo de esta fase de colonización, que sólo tiene lugar alrededor de 11000 BP en el Delta del Ebro o incluso después de 10000 BP en la España septentrional.

3.3. Refugios glaciales

Si resulta innegable que, como argumenta Sánchez-Goñi (1994) los interestadios del Paleolítico Superior europeo (Arcy, Kesselt, Tursac, Laugerie, Lascaux) tienen escaso o nulo fundamento bioestratigráfico, cronológico o paleoclimático –hay evidencias externas de que la última fase glacial fue especialmente fría (Bradley 1999)–, lo cierto es que la recurrencia de especies termófilas durante los períodos estadiales permite asegurar que se mantuvo en el Mediterráneo español una importante reserva de fitodiversidad. Algunos de los registros que apoyan esta visión son Pla de l'Estany (Burjachs 1994) y Banyoles (Pérez-Obiol y Julià 1994) en Gerona (Fig. 10), Romaní (Burjachs y Julià 1994) en Barcelona (Fig. 5), Malladets en Valencia (Dupré 1988), Calaveres (Dupré 1988) y Beneito (Carrión y Munuera 1997) en Alicante (Fig. 6), Pernerás en Murcia (Carrión *et al.* 1995a) (Fig. 7), Carihuela (Carrión *et al.* 1998) (Fig. 4) y Padul (Pons y Reille 1988) en Granada (Fig. 9), y los testigos marinos SU-8103 (Parra 1994) y 11-P (Tar-

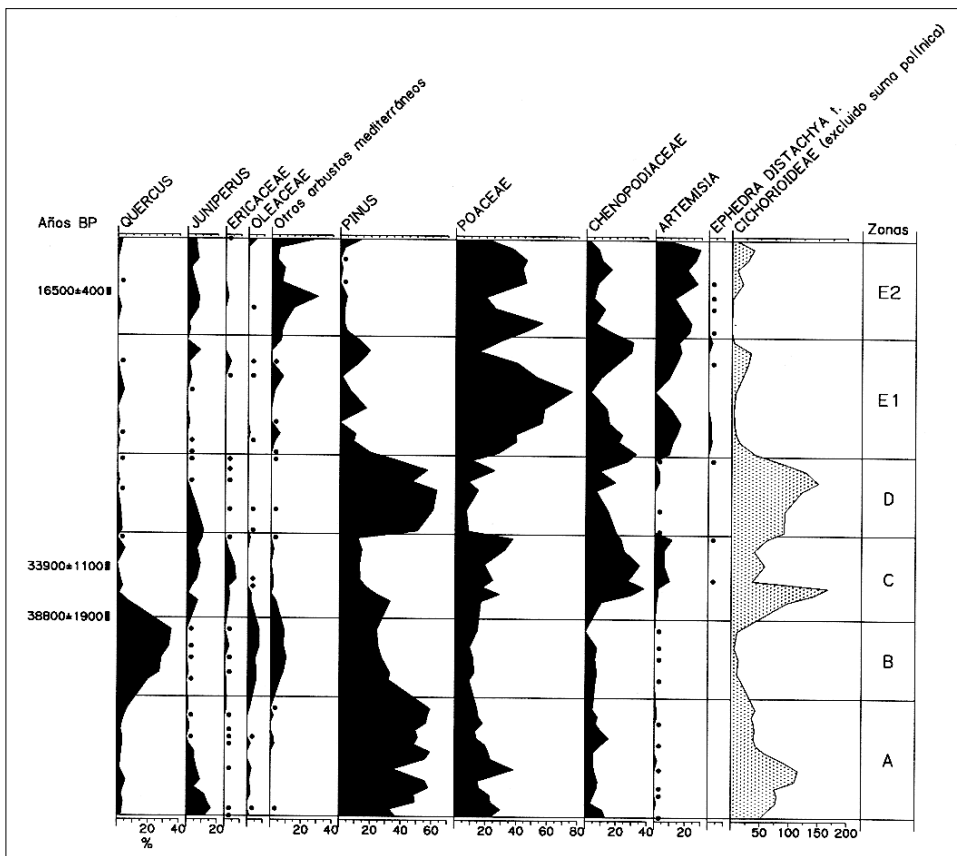


Fig. 6.- Secuencia polínica de Cova Beneito, Alicante.

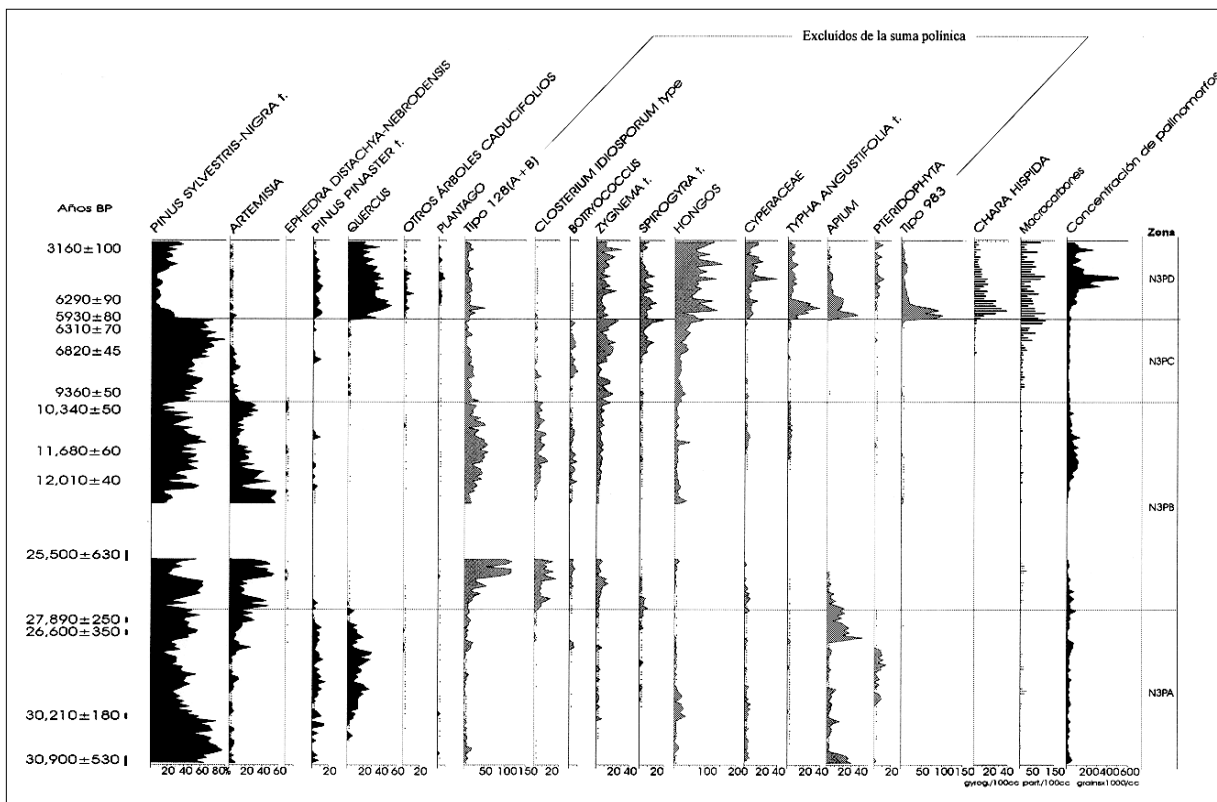


Fig. 7.- Secuencia polínica de la Canal de Navarrés (Navarrés 3), Valencia.

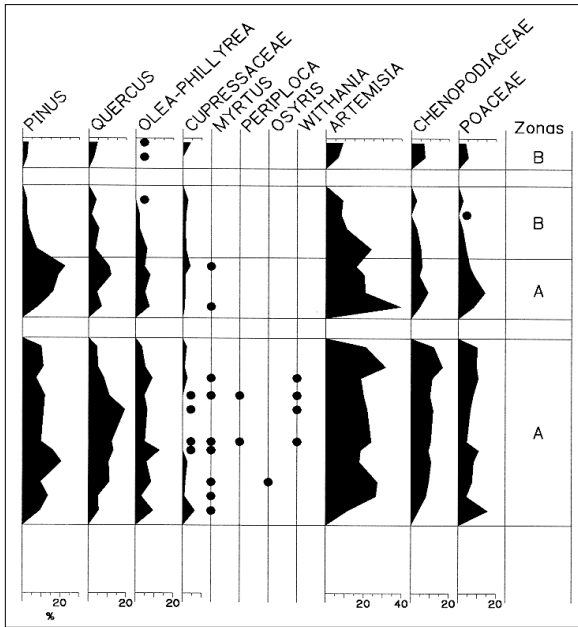


Fig. 8.- Secuencia polínica de Cueva Perneras, Murcia.

garona 1997) de las costas murciano-almerienses y el 8057-B del suroeste peninsular (Hooghiemstra *et al.* 1992) (Fig. 11). Los refugios glaciales estarían localizados en regiones costeras y en valles intramontañosos y afectarían a géneros leñosos como *Pinus*, *Betula*, *Abies*, *Juniperus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Olea*, *Myrtus*, *Ilex*, etc. Según los datos disponibles, dentro de la vertiente mediterránea los caducifolios serían más abundantes hacia el norte

y los arbustos xero-esclerófilos hacia el sureste, con el caso extremo de la costa semiárida de Murcia, en donde, junto con un matorral mediterráneo, se constata la supervivencia de especies ibero-norteafricanas hiper-termófilas como *Periploca angustifolia*, *Withania frutescens* y *Osyris quadripartita* bajo un contexto industrial musteriense y paleolítico superior (Carrión *et al.* 1995a, b). Este modelo, en el que las condiciones bioclimáticas actuales juegan un papel preponderante para explicar las diferencias regionales a nivel paleoclimático, ha sido detallado en una publicación reciente para las secuencias polínicas de cuevas (Carrión *et al.* 1999a).

El componente florístico actual del sureste ibérico es una evidencia adicional del mantenimiento cuaternario de estos núcleos de vegetación terciaria donde, además de las especies mencionadas, habría que reseñar la de un innumerable cortejo de termófitos como *Maytenus europaeus*, *Ziziphus lotus*, *Myrtus communis*, *Calicotome intermedia*, *Smilax aspera*, *Bupleurum gibraltarium*, *Solanum sodomaeum*, *Lycium intricatum* y *Aristolochia baetica*, entre otros (Sánchez-Gómez *et al.* 1998). En un sentido similar, cabe mencionar la supervivencia en algunos enclaves del suroeste peninsular de elementos ibero-norteafricanos o ibero-tingitanos como *Quercus lusitanica*, *Q. canariensis*, *Rhododendron ponticum* ssp. *baeticum*, *Lonicera periclymenum* ssp. *hispanica*, *Ruscus hypophyllum*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Genista tridentata*, *Genista triacanthos*, *Thymelaea villosa*, *Halimium alyssoides* y *Davallia canariensis* (Ojeda *et*

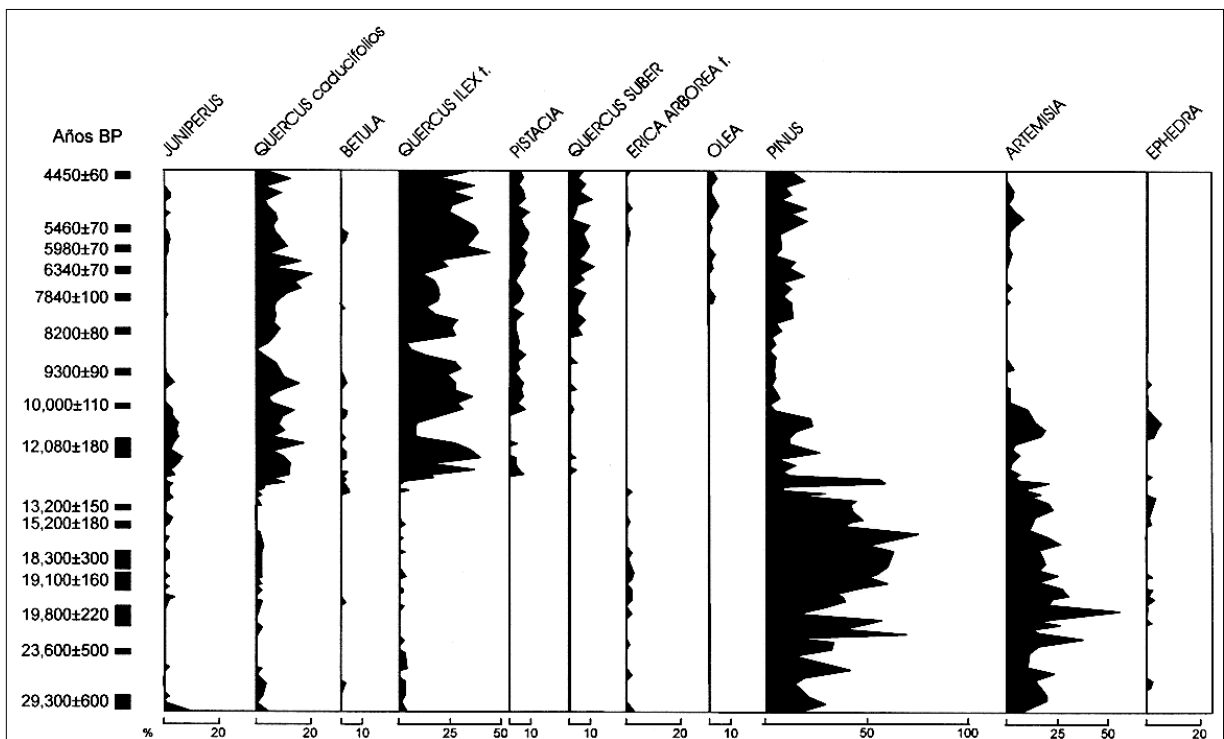


Fig. 9.- Secuencia polínica del Tardiglaciar y Holoceno de Padul (Padul 3), Granada (Pons y Reille 1988).

al. 1995, 1996). La persistencia glacial en la Península Ibérica de algunas especies como *Castanea sativa*, *Carpinus betulus*, *Quercus suber*, *Juglans regia* o *Vitis vinifera* y la conexión de dicha supervivencia con la distribución actual, son aspectos controvertidos por la escasez de datos paleoecológicos (Renault-Miskovsky *et al.* 1984; van den Brink y Janssen 1985; Sánchez-Goñi 1988; García-Antón *et al.* 1990; García-Antón y Sainz-Ollero 1991; Carrión y Sánchez-Gómez 1992; López-Sáez *et al.* 1996; Carrión *et al.* 2000). Del mismo modo, todavía se desconoce el momento de la desaparición de *Cedrus atlantica* de la Península Ibérica, pues no existe evidencia de macrorestos y los datos palinológicos son fragmentarios o bien derivan principalmente de secuencias marinas en las que la contribución polínica desde el continente africano es potencialmente importante, como ocurre en los sondeos 8507-B (Fig. 11) y SU-8103 (Parra 1994), donde los máximos de *Cedrus* se acompañan de la presencia de Combretaceae, un elemento subtropical y, en este caso, indicador de un aporte lejano del Sahel.

Quizá uno de los artículos que sienta de forma más clara las bases metodológicas para el estudio de los refugios glaciales es el de Bennett *et al.* (1991). Estos investigadores sostienen que la región occidental de los Balcanes, y en menor medida, los Alpes y las montañas italianas, fueron los refugios arbóreos más importantes del continente europeo durante la última glaciación. En estos momentos, no nos podemos

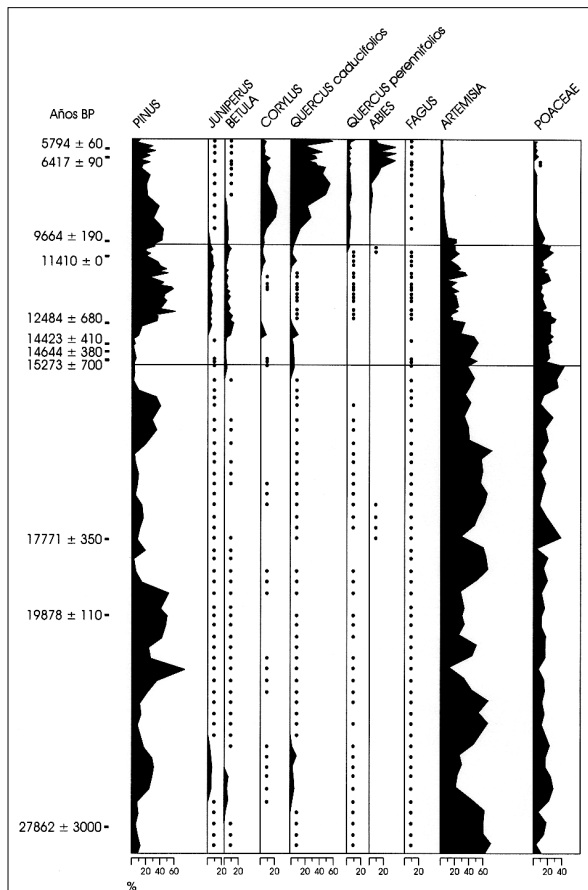


Fig. 10.- Secuencia polínica de Banyoles, Gerona (Pérez-Obiol y Julià 1994).

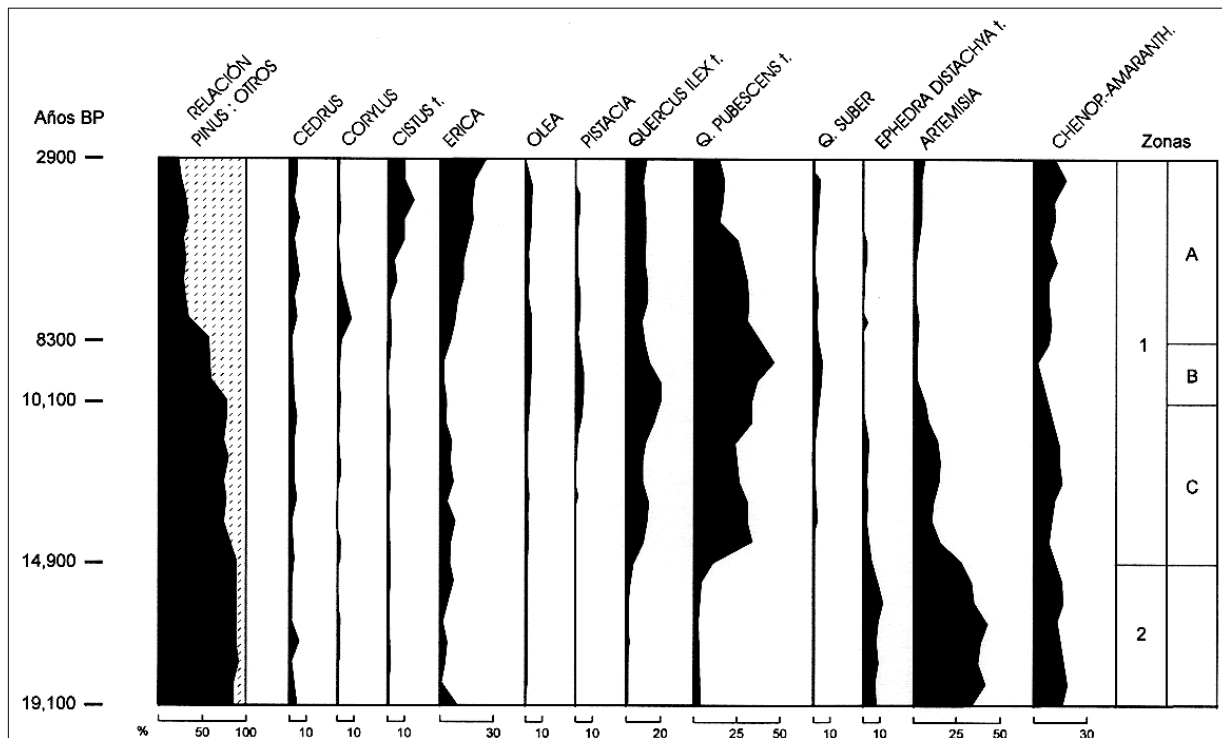


Fig. 11.- Secuencia del testigo marino 8057-B en el suroeste peninsular (Hooghiemstra *et al.* 1992).

NIVEL	PERIODICIDAD	CAUSA	PROCESO
I	?	Selección Natural	Cambio microevolutivo intraespecífico
II	20-100 ma	Variación Orbital	Disrupción comunidades, pérdida de cambio acumulado
III	?	Aislamiento	Especiación
IV	26 Ma	Extinción	Fragmentación de especies, extinción

Fig. 12.- Procesos evolutivos, según Bennett (1997).

oponer a este postulado, habida cuenta de la escasez de datos en la Península Ibérica si se compara, por ejemplo, con los Balcanes (Willis 1994) o Italia (Magri y Parra 1997), pero todo parece indicar que la originalidad de ésta quizá estribe más en la configuración florística de las poblaciones arbóreas que en una posible escasez de las mismas. En cualquier caso, el hecho de que, comparativa y cuantitativamente, la Península Ibérica haya sido más bien un refugio del componente esclerófilo que del bosque caducifolio, parece bastante plausible y quizá esté ligada con la dinámica de especies como el haya (*Fagus sylvatica*), que no suele aparecer en los diagramas del norte peninsular antes de 3000 BP (Peñalba 1994; Sánchez-Goñi y Hannon 1999), bastante después de su expansión tardiglacial en los Balcanes (Willis 1994) y en el sur de Italia (Magri 1998). En el sur de España, *Fagus* está ausente del registro pleistoceno superior y holoceno, mientras su entrada en los Pirineos se registra alrededor de 4000 BP (Jalut 1988).

La importancia evolutiva que, en términos de aislamiento geográfico, podría tener el encapsulamiento de especies arbóreas durante las fases frías del Cuaternario ha sido enfatizada por Willis (1996), la cual ilustra el caso sobre la base de un estudio comparativo de la distribución actual y wurmiense de *Abies alba* en el continente europeo. La distribución de alelos de las poblaciones actuales de *Abies alba* parece relacionada con la posibilidad de que las poblaciones glaciales hayan o no entrado en contacto durante las fases interglaciales. Este ejemplo podría ser la base para resolver metodológicamente uno de los problemas fundamentales de la teoría evolutiva, el del *tempo* asociado al proceso de especiación. Para Bennett (1997) el paso previo sería la disrupción de comunidades en unos casos y la pérdida del cambio acumulado en otros (Fig. 12) y el proceso causal sería la variación orbital. En otras palabras, en la explicación de los fenómenos evolutivos, Bennett (1997) sugiere la intercalación de un cuarto nivel, justo entre la selección natural y el aislamiento. Dicho nivel puede ser sujeto de estudio experimental por comparación de

las diferencias genéticas poblacionales con la posición de los refugios glaciales. Ahora se requiere la aplicación de esta hipótesis de trabajo a otras especies arbóreas así como una importante labor analítica y recopilatoria.

La localización de los refugios pleistocenos es no sólo un dato de marcado interés para comprender la dinámica post-glacial de la vegetación leñosa, sino que puede servir de base para fundamentar estrategias de política forestal y medioambiental. La recurrencia geográfica de los refugios debería ser un criterio significativo en la protección de áreas dado que se trata de una evidencia histórica de supervivencia en condiciones de estrés abiótico, sustancialmente no muy diferentes de las que se prevén como escenario para la cubierta vegetal durante las próximas décadas.

3.4. Tardiglacial y colonización holocena. El modelo atlántico

Aun estando muy lejos de la abundancia de secuencias paleopalínológicas disponibles para otros países de Europa occidental y septentrional, lo cierto es que los registros del Tardiglacial y Holoceno son mucho más numerosos que los que contienen información sobre las fases precedentes. Sin embargo, la proliferación de estudios no ha facilitado la consecución de un modelo paleofitogeográfico satisfactorio aunque existan algunas tendencias generales que trataremos de sintetizar a continuación.

En primer lugar, parece que la dinámica vegetal de la Región Eurosiberiana española y de algunos sectores septentrionales y occidentales de la Región Mediterránea concuerda a grandes rasgos con la descrita en otros países de la Europa atlántica. En el norte y noroeste de la Península Ibérica, el Tardiglacial concurre con un incremento global de la vegetación arbórea. El Interestadio Tardiglacial se corresponde con un mosaico de estepas crio-xerofíticas, bosques de coníferas y bosques mixtos de robles y pinos, siendo estos últimos más frecuentes en áreas de influencia oceánica (Ramil-Rego *et al.* 1998a, b). La

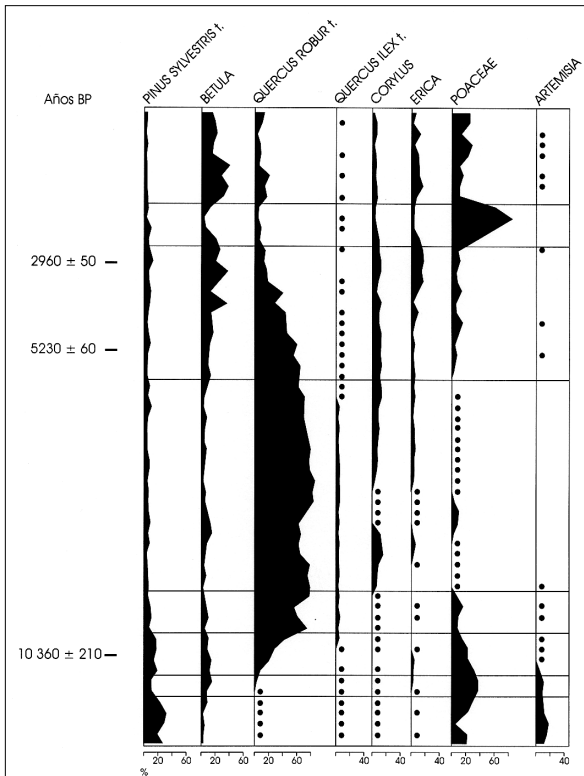


Fig. 13.- Secuencia polínica de Pozo do Carballal, Lugo (Ramil-Rego *et al.* 1998a).

presencia de *Quercus ilex* es sólo puntual. El Dryas reciente es evidente por una expansión de la vegetación herbácea, mayormente Poaceae en contexto oceánico y *Artemisia* más hacia el este y hacia el interior (Ramil-Rego y Aira-Rodríguez 1993; Ramil-Rego *et al.* 1996). El Holoceno comienza con una expansión arbórea, primero de *Betula* y *Pinus* (10.000 a 9500 BP) y después de *Quercus* caducifolios (9500-8600 BP). A continuación (8600-8000 BP) se registra la primera migración importante del avellano (*Corylus avellana*), pero este fenómeno sólo tiene lugar en

los territorios con fuerte influencia oceánica (Fig. 13). El bosque caducifolio parece haber alcanzado su máxima expansión al final de estos episodios (8500-6000 BP), desplazando progresivamente al pino y a los bosques mixtos. Los enclaves más oceánicos contemplan un rápido desplazamiento mientras, en las laderas meridionales de la Cordillera Cantábrica, los pinares y los bosques mixtos se mantienen. Este fenómeno se agudizará en las depresiones continentales del Valle del Ebro y Sistema Ibérico, donde incluso los tipos esclerófilos de *Quercus* pueden desplazar a los caducifolios (Peñalba 1989). La representación de *Q. ilex* en el norte aumenta conforme nos alejamos de la costa y alcanza su máximo en las montañas próximas a la depresión del Sil, en el Sistema Ibérico y en la depresión del Ebro.

La dinámica de la Cordillera Cantábrica está bien representada en la secuencia del Lago de Ajo (Watts 1986; Allen *et al.* 1996) (Fig. 14). Aquí, el Interestadio Tardiglacial se define por *Pinus* y *Betula* como en los Pirineos (Jalut 1998; Montserrat 1992; Reille y Lowe 1993), Laguna de las Sanguijuelas (Menéndez Amor y Florschütz 1961), Laguna de las Lamas (Ruiz 1994) y Quintanar de la Sierra, en el extremo noroccidental de la Cordillera Cantábrica (Peñalba 1994) (Fig. 15). Precisamente, la secuencia tardiglacial más detallada de la Península Ibérica es esta última, donde se dispone de 17 dataciones radiocarbónicas (Peñalba *et al.* 1997). El Tardiglacial de Quintanar comienza alrededor de 13500 BP con la típica curva de *Juniperus* e *Hippophae*. El Interestadio Tardiglacial se manifiesta por una sucesión *Juniperus-Betula-Pinus*. El Dryas reciente cubre una sección estratigráfica de 120 cm de potencia y se refleja, como es habitual, en un incremento del polen de plantas herbáceas. La recolonización holocena supone una nueva sucesión *Juniperus-Betula-Pinus*.

Peñalba *et al.* (1997) han aplicado funciones de transferencia a dicha secuencia y el resultado en

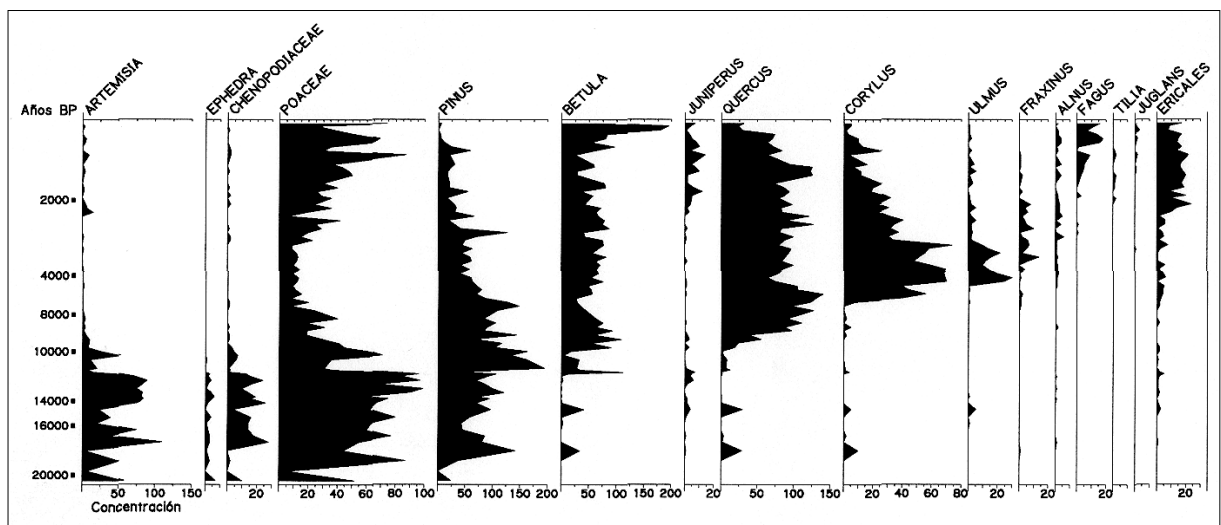


Fig. 14.- Secuencia polínica del Lago de Ajo, León (Watts 1986).

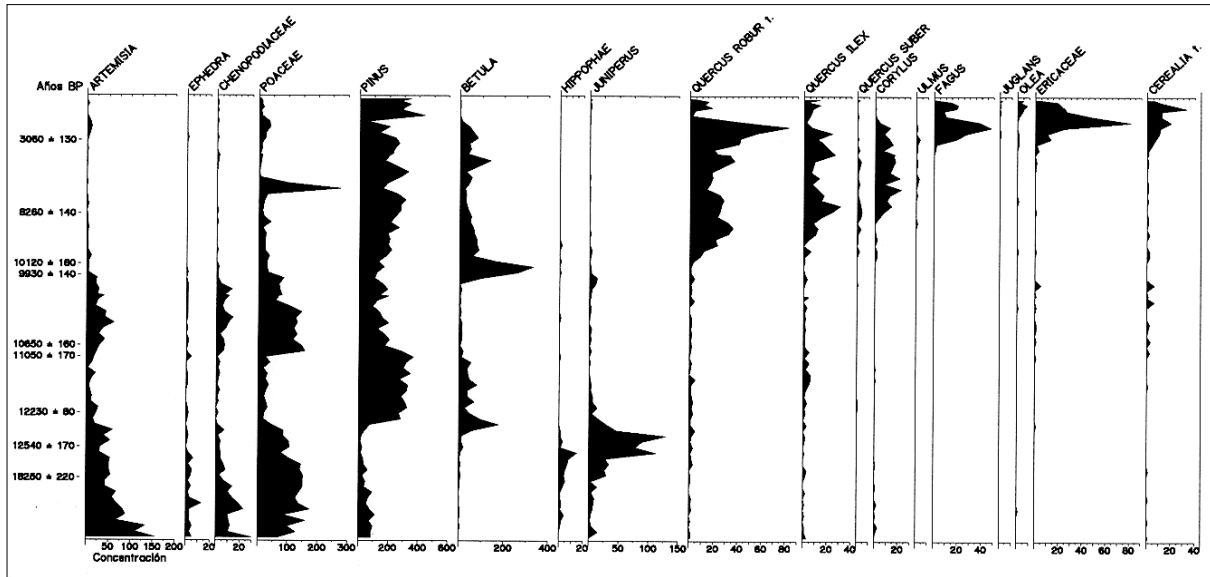


Fig. 15.- Secuencia polínica de Quintanar de la Sierra, Burgos (Peñalba 1994).

términos de curvas paleoclimáticas se asemeja al encontrado en puntos de los Pirineos y del oeste de Francia (de Beaulieu *et al.* 1994), además del que resulta de la secuencia atlántica SU-8118 (Duplessy *et al.* 1993). El Dryas reciente parece ser más evidente en contexto continental que oceánico, pero el recalentamiento holoceno resulta sincrónico y bien definido en ambos. Allen *et al.* (1996), a partir de la comparación de secuencias polínicas del noroeste peninsular (Laguna de la Roya, Lago de Ajo, Lago de Sanabria), presentaron un modelo paleoclimático en el que el último período glacial y el Dryas reciente aparecen como fases frías y secas, se constata el Interestadio Tardiglacial y se sugiere un carácter continental para el comienzo del Holoceno. Allen *et al.* (1996) concluyen que el principal factor de cambio vegetal en el noroeste peninsular ha sido la precipitación, la cual disminuiría durante la glaciación y aumentaría durante el Interestadio Tardiglacial.

Fuera del contexto fitogeográfico eurosiberiano, cantábrico, pirenaico y de los sectores más septentrionales de la sub-Meseta norte, existen todavía secuencias polínicas que confluyen en todos o alguno de los rasgos descritos como es el caso de Banyoles (Fig. 10), Pla de l'Estany (Burjachs 1994), testigo 11-P de Alborán (Targarona 1997) y Padul (Fig. 9). Entre dichos rasgos cabe resaltar, en primer lugar, la anticipación del proceso de colonización de angiospermas hasta el Tardiglacial, con una diacronía sur-norte y la peculiaridad de que los *Quercus* esclerófilos adquieran más importancia a lo largo del vector noroeste-sureste y en consonancia con el incremento de la xericidad estival. Así en Padul (Fig. 9) o en el testigo 11-P (Targarona 1997) la curva de *Quercus* se inicia en 13000 BP mientras que en el noreste peninsular lo hace alrededor de 11000-11500 BP (Yll 1992; Yll y

Pérez-Obiol 1992; Pérez-Obiol y Julià 1994) y alrededor de 10500 BP en la vertiente francesa del Pirineo oriental (Jalut *et al.* 1982). Al mismo tiempo, los tipos de *Quercus* predominantes en el Tardiglacial de Padul (Fig. 9) son perennifolios mientras que en las secuencias gerundenses de Banyoles (Fig. 10) y Pla de l'Estany (Burjachs 1994) son caducifolios.

En segundo lugar, la aparición de una señal polínica más o menos significativa para el Dryas reciente. Esta pulsación supuso un desplazamiento meridional del frente atlántico (Ruddiman y McIntyre 1981) y sus efectos sobre la vegetación ibérica se evidencian no sólo a nivel continental sino también desde secuencias polínicas del Atlántico como la SU-

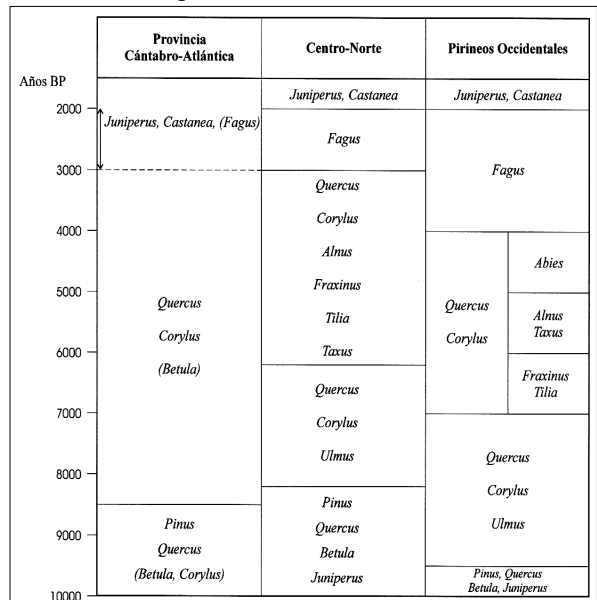


Fig. 16.- Comparación de los procesos de colonización holocena en el norte de España de acuerdo con Ramil-Rego *et al.* (1998b), Peñalba (1994), Sánchez-Goñi *et al.* (1999) y Jalut *et al.* (1982).

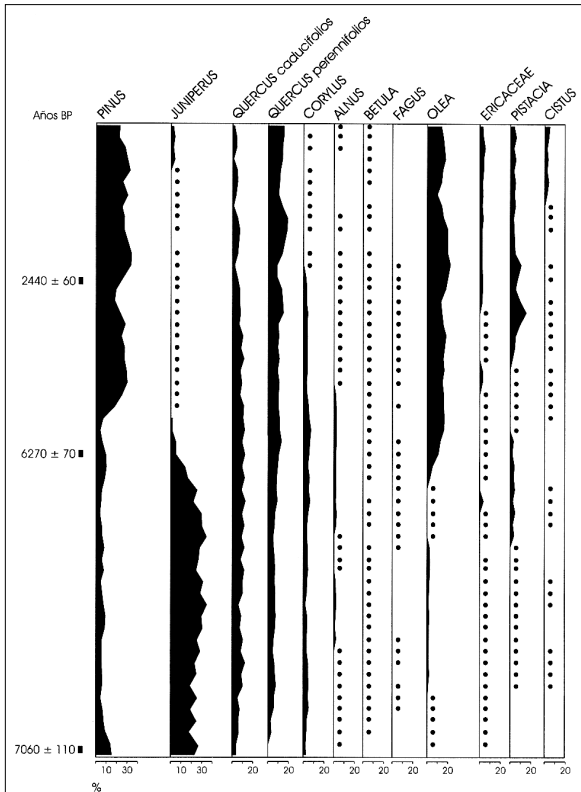


Fig. 17.- Secuencia polínica de Albufera d'Alcudia, Mallorca (Burjachs et al. 1994).

8118 (Lézine y Denèfle 1997). Queda por saber si las variaciones climáticas del Tardiglacial no provocaron más oscilaciones por falta de tiempo en la respuesta vegetal o si el problema estriba en que las secuencias estudiadas no tienen una resolución estratigráfica suficiente. Cuando la hay, como ocurre en Charco da Candieira, en la portuguesa Serra da Estrela (Van der Knaap y Van Leeuwen 1997), el Tardiglacial aparece compartimentado en tres etapas frías (Dryas I, II y III convencionales) y dos fases cálidas (interestadios Bölling y Alleröd), con una etapa fría en el seno del Alleröd. La sección tardiglacial de Carihuela, establecida sobre una brecha estalagmática muy bandeada (Carrión et al. 1998) sugiere que hubo un número mayor de oscilaciones que las que aparecen en Padul. En el mismo sentido, Navarrés (Carrión y van Geel 1999) muestra alrededor de 12010 BP una señal de *Artemisia* y *Ephedra* similar a la del Dryas reciente (Fig. 8), y el Dryas antiguo se manifiesta en algunas secuencias del norte peninsular (Ramil-Rego et al. 1998a, b).

En tercer lugar, la llegada del Holoceno suele provocar la aparición sucesiva de mesófilos, implicando escalonadamente a *Betula*, *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Fraxinus* y finalmente *Fagus*. Con las lógicas modificaciones en el advenimiento de cada taxón y la presencia de *Abies* en el sector oriental, esta gradación es generalizable a la mayor parte de la España septentrional (Fig. 16) y a otros registros como Padul (Fig. 9), en los que, a pesar de su posición geo-

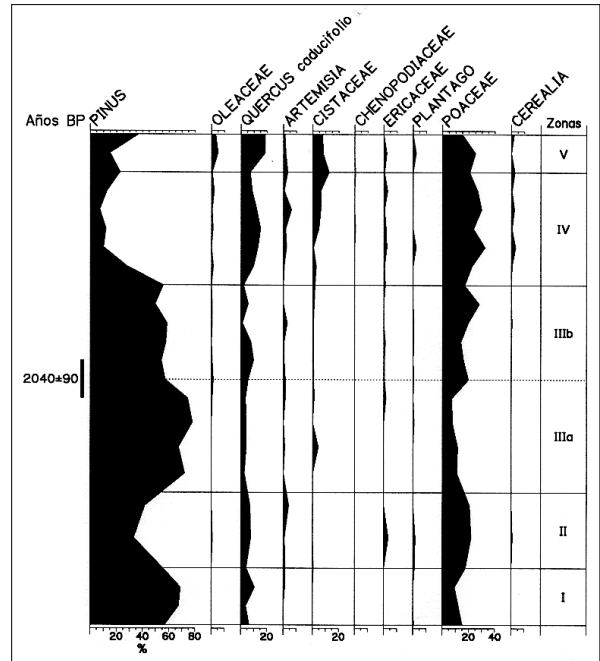


Fig. 18.- Secuencia polínica del Prado de las Zorras, Ávila (Andrade 1994).

gráfica (Fig. 1), es evidente la influencia atlántica tanto por las características climáticas actuales como por la correlación de dicho registro con las secuencias de Europa occidental (Tzedakis et al. 1997).

3.5. Originalidades de la Iberia mediterránea y continental

Con las esperables variaciones locales, las secuencias anteriormente mencionadas encajan dentro del modelo paleoclimático y de cambio vegetal descrito para la mayor parte de Europa occidental (Tzedakis 1994; Bennett 1997). Sin embargo, existe un número considerable de registros peninsulares que muestran variaciones respecto a ese patrón. En primer lugar, puede no constatar la colonización por *Quercus* u otros mesófitos y esto es aplicable no sólo al Tardiglacial sino también al Holoceno. La secuencia de Navarrés (Carrión y Dupré 1996; Dupré et al. 1998; Carrión y van Geel 1999) es paradigmática en este sentido (Fig. 8). Aunque hay evidencias de sensibilidad climática a las fases pleniglacial, tardiglacial y Dryas reciente, la señal polínica viene sólo marcada por oscilaciones en las curvas de *Pinus* y xerófitos herbáceos. Con el Tardiglacial y el comienzo del Holoceno, *Pinus* sigue siendo el taxón arbóreo dominante y sólo es sustituido abruptamente por *Quercus* alrededor de 6000 BP en un contexto sedimentario en el que concurren una serie sucesiva de incendios. Este hecho es demostrable por incrementos notables en las concentraciones de macro y microcarbones y por el propio cortejo vegetal acompañante que sugiere un dinamismo post-incendio (*Quercus suber*, *Pinus pi-*

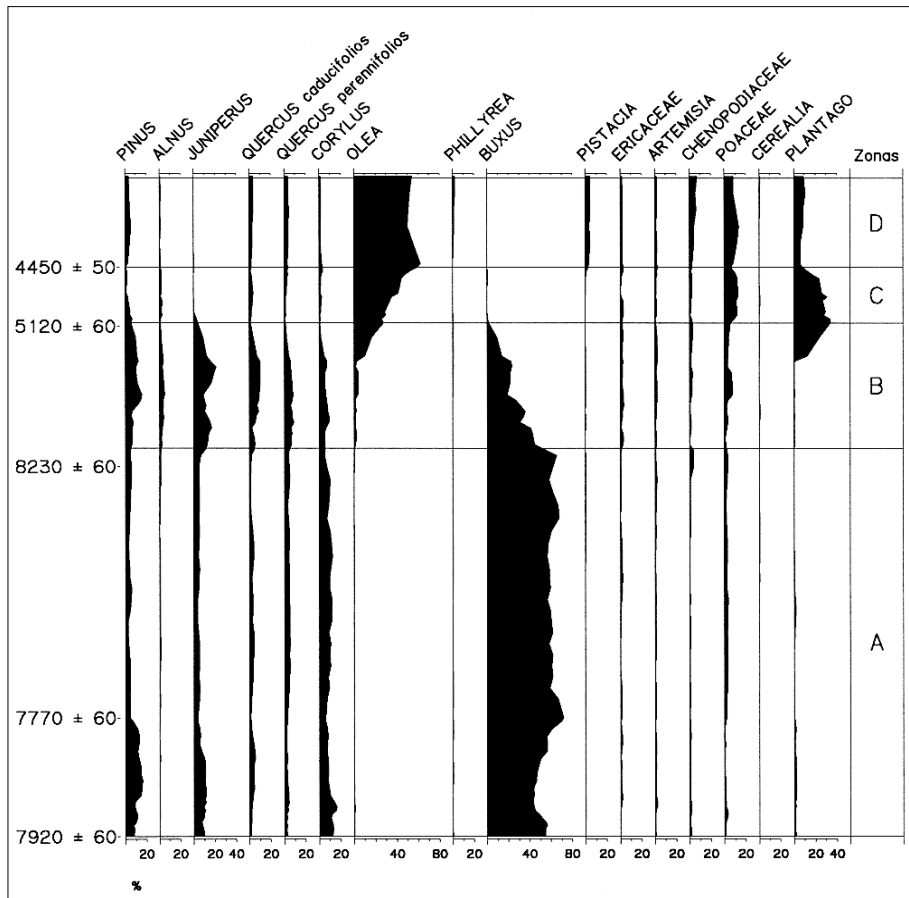


Fig. 19.- Secuencia polínica de Cala'n Porter, Menorca (Yil *et al.* 1997).

naster, *Erica arborea*, *Ulex*, *Phillyrea*, *Cistus salvifolius*, *Pteridium*, *Ruta*, *Fumaria*, *Euphorbia*, *Anagallis arvensis*) tal y como ha sido mostrado en estudios experimentales (Pausas 1997).

El hecho de que la instalación del modelo forestal de dominancia angiospérmica no se produzca hasta bien avanzado el Holoceno no es exclusivo de Navarra. La recientemente publicada, aunque precaria, secuencia polínica de El Jardín, en Albacete (Taylor *et al.* 1998) muestra un tránsito similar de los pinares a las vegetaciones dominadas por *Quercus* alrededor de 5000 BP. Del mismo modo, los incrementos asociados en las concentraciones de carbones –indicadoras de incendios en algunas circunstancias– parecen un proceso bastante general, como ha sido puesto de manifiesto por Stevenson *et al.* (1991) en el Valle medio del Ebro y en diversos puntos de la submeseta sur y Andalucía Occidental (Stevenson, comunicación personal). Las secuencias portuguesas de Lagoa Travessa (Mateus 1989) y Lagoa de Albufeira (Queiroz 1989), muestran como un bosque original de pinos y robles es sustituido progresivamente por encinares con *Juniperus*, *Erica arborea*, *Phillyrea* y *Pistacia* entre 6000 y 4000 BP. Este proceso parece general en el Mediterráneo occidental como se demuestra por la persistencia de las curvas polínicas de pino en la se-

cuencia marina 8057-B del suroeste peninsular (Fig. 11), en los testigos 11-P y KS-310 de Alborán (Targarona *et al.* 1996), en el Atlas marroquí (Bernard y Reille 1987; Lamb *et al.* 1991) y en Córcega (Reille 1992). Si, por ejemplo, se comparan las secuencias de Alborán con las obtenidas en el Adriático (Targarona 1997), el incremento de la abundancia postglacial del pino hacia occidente es muy significativo.

La extensión de los pinares durante el Pleistoceno Superior en la Península Ibérica debe haber sido un factor de primer orden en la persistencia de los mismos. Más todavía, existen numerosas secuencias del Holoceno donde el pino es predominante durante toda o la mayor parte del registro: Laguna Salada de Chiprana y Salada Pequeña en Zaragoza (Stevenson *et al.* 1991), Laguna de la Playa (Stevenson *et al.* 1991) y Cueva del Moro (López y López-Sáez 1994) en Huesca, Laguna de Gallocanta en Teruel (Burjachs *et al.* 1997), Espinosa de Cerrato en Palencia (Franco *et al.* 1996), Lillo en León (Franco *et al.* 1997), Quintana Redonda en Soria (García-Antón *et al.* 1995, 1997), las secuencias del Puerto de la Morcuera, Puerto de Chía, Narrillos del Rebollar, Arroyo de la Hoz, Navacerrada, Hoyocasero, Rascafría y Prado de las Zorras (Fig. 18) en el Sistema Central (Gil-García 1992; Vázquez y Ruiz-Zapata 1992; Andrade 1994;

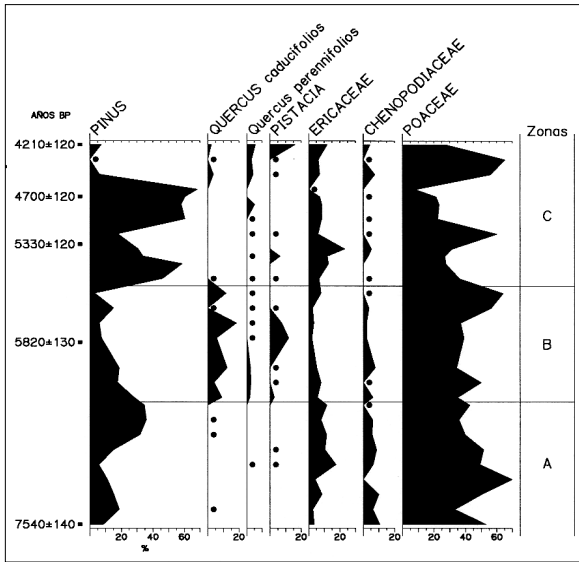


Fig. 20.- Secuencia polínica de Cova de Les Cendres, Alicante (Carrión *et al.* 1999b).

Andrade *et al.* 1992, 1994; Dorado 1993; Franco 1995; Franco *et al.* 1998), Laguna de la Cruz en Cuenca (Burjachs 1996), Salines (Burjachs 1996) y Cendres y L'Or (Dupré y Renault-Miskovsky 1990) en Alicante (Figs. 20, 23), El Acebrón en Huelva (Stevenson y Moore 1988; Stevenson y Harrison 1992) y un sinfín de registros polínicos sobre depósitos arqueológicos (López 1978).

En otra amplia serie de secuencias postglaciales, *Pinus* y *Quercus* son globalmente codominantes. Sería el caso de Elx y Salines en Alicante (Burjachs

et al. 1997), Torreblanca en Castellón (Pérez-Obiol *et al.* 1994), Keb-25 en el Delta del Ebro (Yll y Pérez-Obiol 1992), Drasanes en Barcelona (Riera 1993), Castillo de Calatrava en Ciudad Real (García-Antón *et al.* 1986), La Serrota y Pico Zapatero en Ávila (Andrade 1994) y Laguna de las Madres en Huelva (Fig. 24). Todavía, algunas secuencias siguen la pauta predecible de dominancia de *Quercus* caducifolios o perennifolios, como ocurre en las cuevas de En Pardo (González-Sampérez 1998) o Bolumini (Sanchís 1992) en Alicante, en Casablanca-Almenara (Planchais y Parra 1984) (Fig. 21) o en Sobrestany (Parra 1994) (Fig. 22).

Un aspecto que muestra una enorme variabilidad espacial en la Iberia Mediterránea es el de la estratigrafía polínica. Si en las zonas de influencia atlántica, la secuencia de procesos es a grandes rasgos similar u homologable (Fig. 16), aquí parece que estamos ante una complejidad "caótica" de tendencias particulares donde, de nuevo, destaca la abundancia de biozonas con coníferas, y por otro lado, parecen intervenir procesos azarosos. Ante cualquier aparente estocasticidad conviene remarcar que en algunos casos la falta de correlación puede derivar de un problema metodológico o conceptual. Así, puede deberse a la intervención de sesgos de tipo tafonómico, a una cronología imprecisa, a una falta de definición del estratotipo que se utiliza en cada caso, o simplemente a que se estén registrando señales idénticas para procesos cuyo origen puede ser tan dispar como la migración, la sucesión, la muerte de una población o el resultado de la competencia interespecífica.

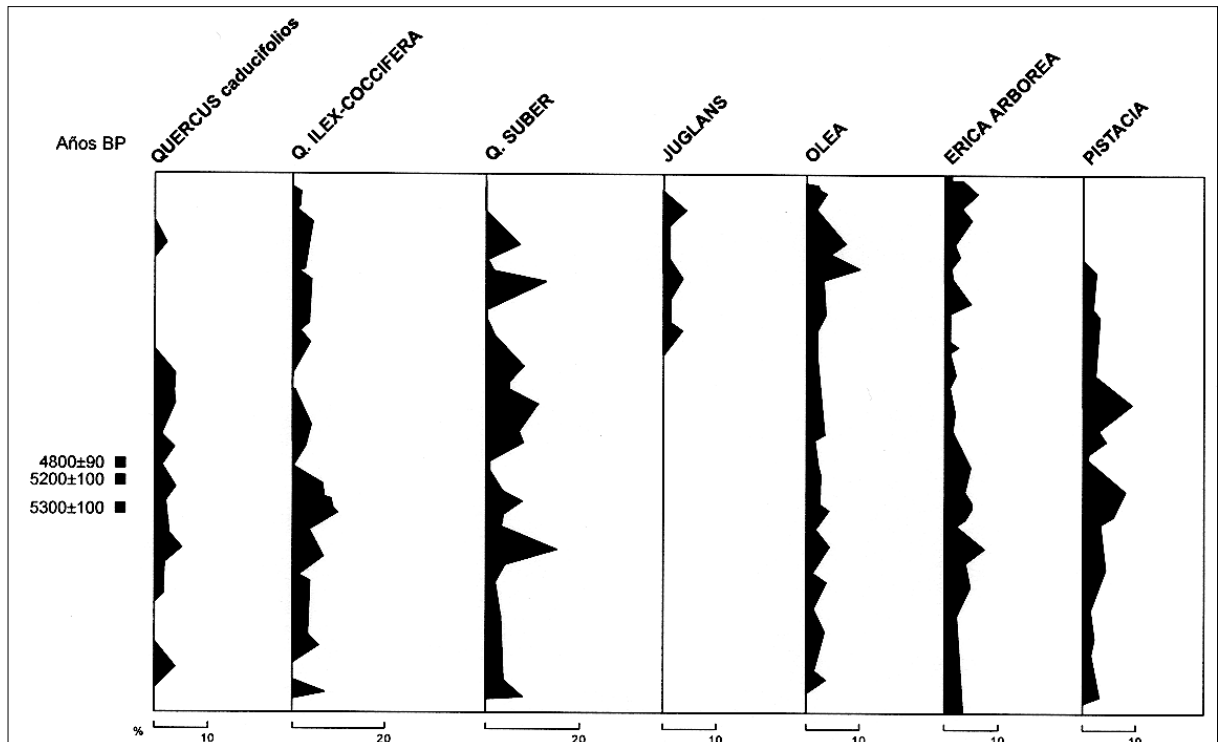


Fig. 21.- Secuencia polínica de Casablanca-Almenara, Castellón (Planchais y Parra 1984).

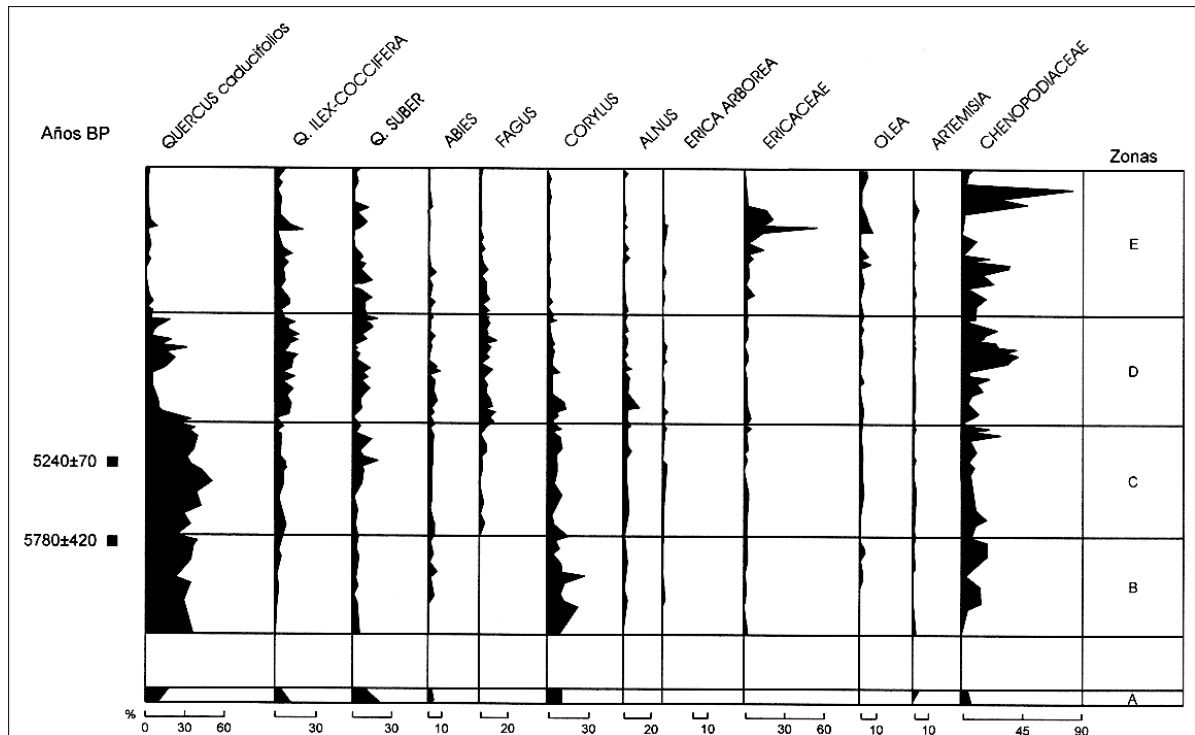


Fig. 22.- Secuencia polínica de Sobrestany, Gerona (Parra 1994).

La dinámica insular es la que mejor ejemplifica el papel del elenco florístico disponible en los procesos de sustitución vegetal. Así, eventualmente, el elemento persistente no es *Pinus* sino *Juniperus*, como ocurre en Albufera d'Alcudia (Mallorca), lo cual plantea hipótesis paleobiogeográficas de extraordinario interés (Burjachs *et al.* 1994) (Fig. 17). Para Menorca, Yll *et al.* (1997) han analizado cuatro secuencias (Algendar, Son Bou, Cala'n Porter y Hort Timoner), que cubren los últimos 8000 años (Fig. 19). Estas secuencias demuestran que la vegetación de Menorca estuvo dominada por *Buxus*, *Juniperus*, *Ephedra*, *Corylus* y otros mesófitos hasta aproximadamente 5000 BP. A partir de este momento, coincidiendo con la colonización de la isla por el hombre, se produce un aumento de *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia* y *Ericaceae*.

3.6. Cambios recientes en la vegetación peninsular ¿Degradación antropogénica?

A pesar de la gran cantidad de información y fuentes disponibles, la historia climática del Holoceno en las áreas de clima mediterráneo no ha sido establecida con claridad. Ciertamente, hay cambios biológicos y litológicos en torno a 8500-7500 BP, 6000-5000 BP, 4500-3500 BP, 2000 BP y dentro del último milenio (Gasse y Van Campo 1994; Lamb *et al.* 1995; Roberts 1998; Anderson *et al.*; 1998, Jones *et al.* 1998). Sin embargo, estamos todavía lejos de conocer la cronología precisa, el carácter, las causas y conse-

cuencias de la mayor parte de estos presumibles procesos climáticos. Sin duda, uno de los factores que dificultan el conocimiento de la paleoclimatología holocena tiene que ver con el hecho de que la acción del hombre sobre los ecosistemas y algunos procesos no antropogénicos solapan con mucha frecuencia sus efectos. Se puede admitir que la acción humana no haya sido primordial como agente de cambio ambiental durante la primera mitad del Holoceno, pero no debe haber ocurrido así durante los últimos milenios.

Desde una perspectiva palinológica, en la España atlántica los máximos arbóreos del postglacial, que se habían dado entre 6000 y 3000 BP (Ramil-Rego *et al.* 1998a) disminuyen progresivamente a partir de ese momento (Fig. 13). En las localidades costeras del Cantábrico, los bosques de caducifolios siguen siendo preponderantes, pero el final del Holoceno muestra una reducción general de la cobertura arborea mientras se incrementan los brezales y las formaciones de leguminosas supuestamente antropógenas. En los sectores montañosos, este proceso es más tardío (1900-1000 BP) o incluso no se constata. Recientemente parece haber una recuperación de los bosques de pino por acción del hombre (Ramil-Rego *et al.* 1998a, b).

En la región mediterránea de la Península Ibérica, existe una notable variación espacial en el curso de los cambios vegetales durante los últimos milenios. Con frecuencia se contempla un descenso de *Pinus* y un aumento de *Quercus* perennifolios junto con elementos indicadores de matorralización co-

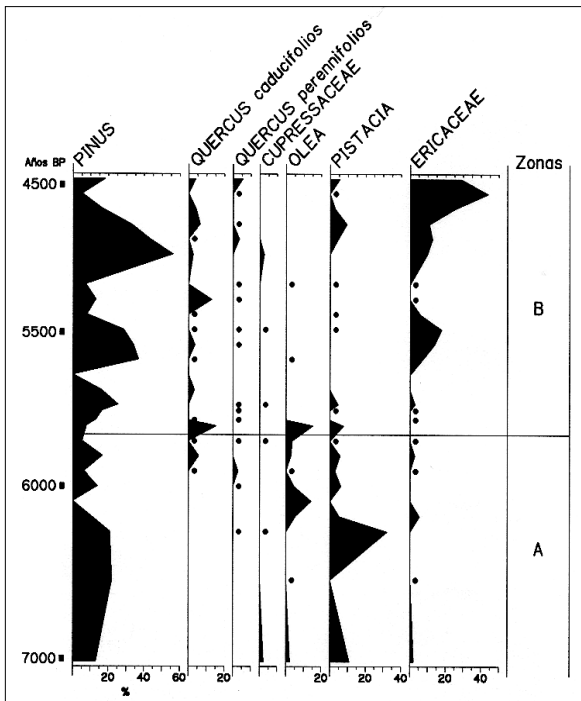


Fig. 23.- Secuencia polínica de la Cova de L'Or, Alicante (Dupré 1988).

mo sucede en el Puerto de la Morcuera (Gil-García 1992), Guadarrama (Vázquez y Ruiz-Zapata 1992), Espinosa de Cerrato (Franco *et al.* 1996), Gallocanta (Burjachs *et al.* 1997) y en diversas localidades del norte de África (Reille *et al.* 1996). No es tampoco infrecuente la prevalencia del pino durante el Holoceno reciente como ocurre en las secuencias de San Rafael (Fig. 25), Antas y Roquetas de Mar, en Almería (Pantaleón-Cano 1997), o Cendres (Dupré y Renault-Miskovsky 1990) (Fig. 20), L'Or (Dupré 1988) (Fig.

23) y Elx (Burjachs *et al.* 1997) en Alicante. En raras ocasiones, son los robles los protagonistas de este incremento reciente como ocurre en algunos puntos del Sistema Central (Andrade 1994), pero lo habitual es también su regresión (Planchais y Parra 1984; Riera 1993; Burjachs *et al.* 1994).

El descenso de la cobertura arbórea durante los últimos milenios parece algo común a toda la península, si bien hay también gran variación regional en cuanto al inicio de este proceso y la intensidad del mismo. Burjachs *et al.* (1997), a través de la comparación de diversas secuencias, han sugerido que se inicia antes en el sur que en el norte de la vertiente mediterránea. Los datos de la antracología parecen señalar que el comienzo de la degradación antropogénica del paisaje puede haber tenido lugar alrededor de 4000 BP en Andalucía y el País Valenciano (Bernabeu *et al.* 1993; Badal *et al.* 1994). En Guadarrama, el paisaje parece empezar a deforestar a partir de 2000 BP, pero sobre todo durante el último milenio (Vázquez y Ruiz-Zapata 1992; Franco *et al.* 1997, 1998) (Fig. 18). Algo similar parece suceder en el oeste peninsular como ha señalado Janssen (1994) comparando los diagramas polínicos de Buyo, Braña Rubia, La Baña y Antela en Galicia; Estrela, Alpiarca, Estacada y Travessa en Portugal y El Acebrón en Huelva a efectos de evaluar el impacto antrópico desde época romana. Según Janssen (1994), la aparición de una vegetación tipo maquis-garriga, con *Cistus*, *Myrtus* y *Erica* en el sur, y con *Erica* y *Ulex* en el norte parece una exacerbación de la señal que se obtiene en muchas secuencias desde la Edad del Bronce.

A veces, como ocurre en Galicia (Törnqvist *et al.* 1989), se puede notar la correspondencia entre los acontecimientos históricos y las fases de regresión

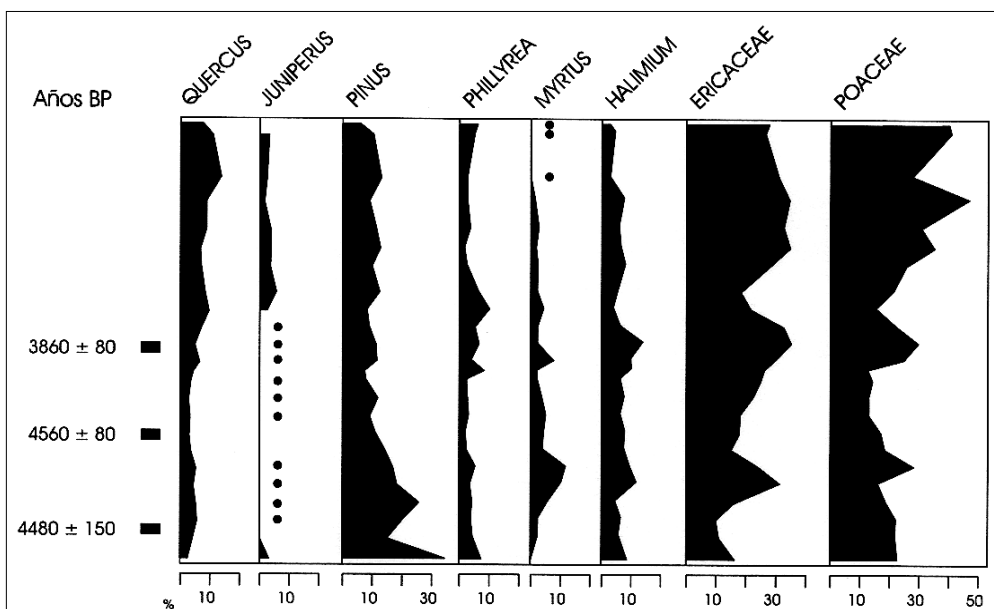


Fig. 24.- Secuencia polínica de la Laguna de las Madres, Huelva (Stevenson 1985).

del bosque caducifolio. En este sentido, los datos históricos son una fuente de información muy valiosa en conjunción con los registros antracológicos, dendrocronológicos y polínicos (Sánchez-Gómez *et al.* 1995). Algunos hitos que parecen haber marcado un declive importante de la superficie forestal española son la época de dominación romana durante los siglos I-II DC, las roturaciones sistemáticas durante la época árabe, las guerras de la Reconquista y la implantación del Honrado Concejo de la Mesta en 1273. El reinado de la Casa de los Austrias se acompaña también de un incremento en la deforestación mientras el siglo XX contempla un notable esfuerzo repoblador que, no obstante, se ha visto minimizado por la frecuencia y virulencia de los incendios forestales (González 1999).

En algunas secuencias polínicas del sur de Europa se han descrito variaciones que inducen a considerar que los cambios climáticos pueden haber sido el factor limitante en el proceso de deforestación general que acompaña al Holoceno reciente. La hipótesis de un cambio climático aridificador en el sur del Mediterráneo como factor limitante de estas modificaciones en la cobertura vegetal ha sido desarrollada por Magri (1995) y ha dado lugar a interesantes debates (Willis y Bennett 1994; Edwards *et al.* 1996; Magri 1996). A partir de la comparación de registros polínicos del norte y sur de Europa, Magri (1995) ha argumentado que la apertura del paisaje que se contempla durante los últimos milenios es la consecuencia lógica del advenimiento de una nueva fase glacial, tal y como ha sucedido en los ciclos climáticos precedentes. En la Península Ibérica, algunas secuencias del sector semiárido parecen apoyar este planteamiento neoglaciarista, mostrando incrementos de *Artemisia* y quenopodiáceas desde 4000 BP aproximadamente (Pantaleón-Cano *et al.* 1996; Pantaleón-Cano 1997) (Fig. 25). En otros casos, estos incrementos podrían ser la consecuencia de procesos locales relacionados con el carácter halomorfo de la cuenca, como en la Laguna Salada de Chiprana (Stevenson *et al.* 1991).

Con independencia del mayor o menor éxito argumental de las posturas climaticista o antropocista en un registro dado, lo cierto es que en la mayor parte de los casos, no existen evidencias incuestionables a favor de una u otra hipótesis. Lo que existe es un problema metodológico a la hora de establecer el origen de la señal paleontológica. Los estudios multidisciplinarios sobre un mismo registro son a veces útiles a la hora de descifrar las causas del cambio (Eddy 1992; Huijzer e Isarin 1997; Aalbersberg y Litt 1998), pero muy a menudo, no existe la posibilidad de encontrar una variable independiente o la resolución de los datos no permite una comparación adecuada. Para comenzar a resolver el conflicto hemos de esforzarnos en los siguientes objetivos:

– Incrementar la resolución estratigráfico-temporal.

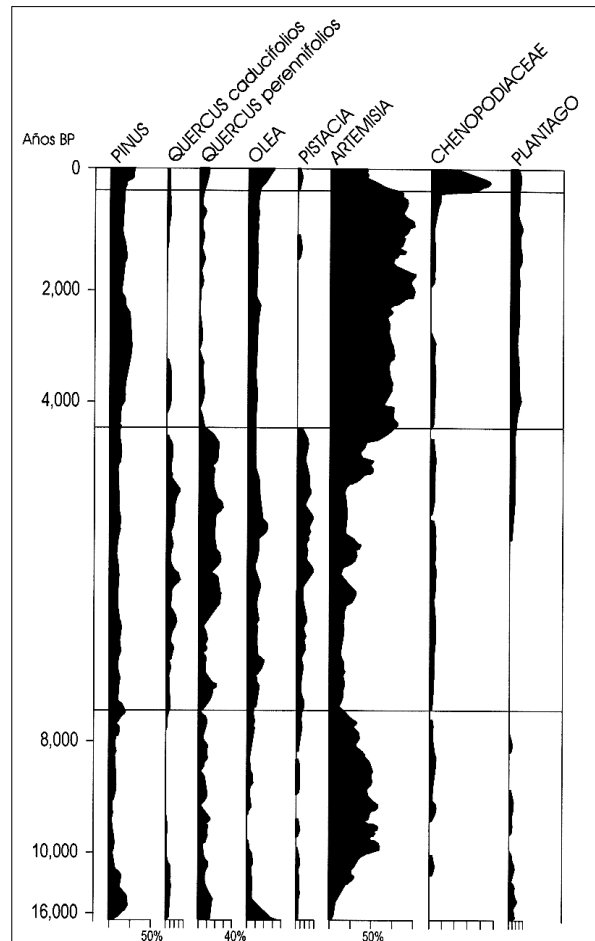


Fig. 25.- Secuencia polínica de San Rafael, Almería (Pantaleón-Cano 1997).

Hasta el momento, las mejores secuencias palinológicas europeas vienen de algunos lagos del sector oriental y central cuya laminación es anual (Goslar *et al.* 1993; Willis *et al.* 1999a), pero las secuencias españolas publicadas no suelen resolver más allá de la centuria o la década.

– Incrementar el nivel de discriminación taxonómica en el recuento rutinario. A veces el cortejo acompañante es tan significativo como las variaciones en la curva de los taxones dominantes (Birks 1994), especialmente durante el Holoceno ya que disponemos de más información neontológica.

– Ampliar el número de estudios de comparación inter-regional. En este sentido, sería muy importante superar el individualismo y facilitar la integración de la información en bases de datos (Koch *et al.* 1995).

– Llevar a cabo un control cronológico más preciso y exhaustivo así como estandarizar el método de presentación de dataciones.

– Un diseño más riguroso de proyectos de investigación que permita, por ejemplo, concentrar el muestreo en ecotonos y llevar a cabo una estrategia de sondeo múltiple en la misma cuenca sedimentaria (Birks 1993).

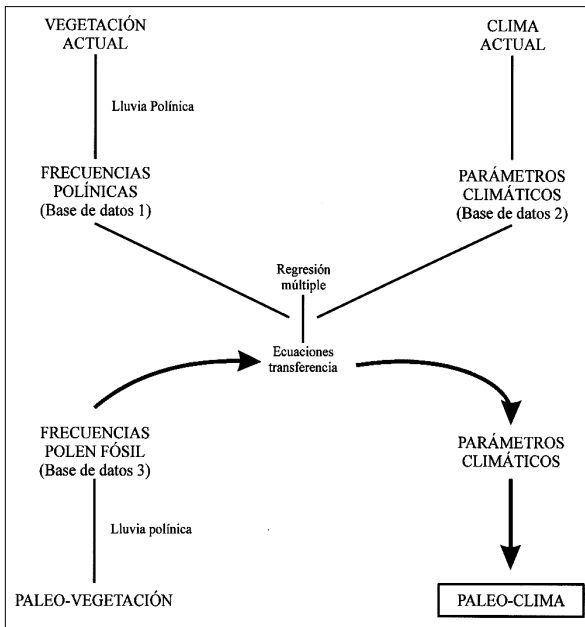


Fig. 26.- Modelo de reconstrucción paleoclimático por integración de las bases de datos sobre lluvia polínica, clima actual y frecuencias de polen fósil.

– Abrir el espectro de tipos sedimentarios a estudiar y permitir, por ejemplo, la comparación con secuencias de cuevas (Carrión *et al.* 1999b) o de materiales coprolíticos (Carrión *et al.* 1997a, b, 1999c; Yll *et al.* 1998; Alcover *et al.* 1999).

El hombre debe haber sido un agente de cambio vegetal importante desde tiempos prehistóricos y muy particularmente desde el advenimiento de la sociedad industrial, pero no estamos en posición de dudar que el clima ha cambiado multitud de veces durante el Holoceno (Hassan 1996; Gasse y Van Campo 1998; Roberts 1998). No se trata de cambios tan drásticos como los observados durante la interfase glacial-interglacial, pero éstos han sido considerables en algunas zonas del planeta, incluso catastróficos. Separar la acción antrópica de la climática en el registro fósil no es sencillo; la mayor parte de las veces porque ambas interconectan sus causas y efectos.

4. PARADIGMAS Y CONTROVERSIAS

4.1. Palinología arqueológica

Las bases conceptuales de la palinología cuaternaria se desarrollaron inicialmente a partir de estudios realizados sobre turberas, depósitos lacustres y otros ambientes abiertos en los que los conocimientos acumulados sobre producción, dispersión y deposición polínica podían ser usados para interpretar el registro paleopalinológico (Moore *et al.* 1991). Como las relaciones entre el clima y la vegetación son de naturaleza más compleja que lo que se sospechaba a princi-

pios de siglo, en el curso de los años posteriores se puso en marcha un protocolo de actuación para el establecimiento de funciones matemáticas de transferencia que permitieran el uso de los datos polínicos para estimar variables climáticas. Este modelo permitiría integrar los datos de lluvia polínica, los parámetros climáticos actuales y las frecuencias polínicas del registro fósil (Fig. 26).

Uno de los desafíos fundamentales de la arqueología moderna es la concreción de contextos ambientales que permitan explicar, al menos parcialmente, los procesos estrictamente arqueológicos. De ahí se comprende que la palinología haya requerido su espacio en esta proliferación de “ciencias auxiliares”. La realización de estudios palinológicos sobre materiales en excavación es tan antigua como el propio análisis polínico (Bryant y Holloway 1983; Davis 1990). Sin embargo, casi desde el principio ha despertado críticas basadas en (1) la existencia supuestamente generalizada de discontinuidades sedimentarias, (2) la influencia supuestamente determinante de los procesos de preservación y destrucción diferencial de palinomorfos, (3) el sesgo tafonómico a favor de diásporas introducidas en el sistema por la actividad humana y animal y (4) los problemas suscitados por el movimiento vertical de palinomorfos (Bottema 1975; Coûteaux 1977; Turner y Hannon 1988).

La mayor parte de las críticas tienen su fundamento en la carencia de un bagaje experimental que permita homologar las secuencias de cuevas, abrigos o poblados prehistóricos con aquellas otras que derivan de depósitos organogénicos convencionales. En este sentido, no cabe más que intentar proporcionar ese modelo empírico, algo que ya ha sido iniciado a partir de estudios de filtros (Burney y Burney 1993) o sedimento superficial (Prieto y Carrión 1999; Navarro *et al.* en revisión). Sin embargo, valga también recordar que las sospechas de invalidez en la aplicación de los principios actualistas de la palinología cuaternaria, también muestran una distribución sesgada puesto que hay otros depósitos como los del fondo oceánico o los sistemas paleolacustres con neotectónica implicada, sobre los que se acumula mayor ignorancia tafonómica y, sin embargo, apenas han despertado reticencias.

La palinología de depósitos de cuevas y abrigos tiene también una larga historia de desatinos. En primer lugar, se ha insistido demasiado en dotar de significado paleoclimático a los cambios en las frecuencias polínicas, por pequeños que estos fueran. El caso ya descrito de la multiplicación de interestadios durante el Paleolítico Superior de Europa occidental es un buen ejemplo (Sánchez-Goñi 1994). En segundo lugar, es palpable que, conocidas las limitaciones metodológicas, se ha intentado dar firmeza a la publicación de los datos a través de una premeditada ambigüedad dialéctica y un excesivo recurso a la correla-

ción estratigráfica (López 1978; Mariscal 1992). Finalmente, hemos de recordar a los responsables de una excavación, que no todos los depósitos de interés arqueológico, paleontológico o paleoantropológico son susceptibles de análisis polínico y que no es conveniente forzar al palinólogo a dar un cuadro ambiental a partir de los espectros polínicos. Un estudio reciente llevado a cabo en el famoso yacimiento sudafricano de Sterkfontein ha evidenciado hasta que punto esta presión puede conducir a una interpretación errónea de los datos (Carrión y Scott 1999). En Sterkfontein el problema es la contaminación de las brechas. En otros yacimientos importantes como Cova Negra, Cova del Salt, Venta Micena, Nerja y Cueva Victoria puede tratarse de la ausencia casi total de palinomorfos (Carrión *et al.* 1999b).

La palinología de depósitos de cuevas y abrigos sigue siendo un recurso inestimable de información paleoecológica si se acompaña de los indicadores adecuados de fiabilidad analítica. En principio, estos serían el contexto litológico, las frecuencias de indeterminables, el número de taxones identificados, la suma de base y las concentraciones polínicas. En estas condiciones, cuando se comparan las secuencias de cuevas del Mediterráneo ibérico con los registros regionales de referencia y con la bioclimatología actual, el modelo resultante es bastante satisfactorio (Carrión *et al.* 1999b). Respecto a los datos tafonómicos disponibles (Navarro *et al.* 2000), hay que resaltar que la mayor parte sugiere que el polen que se deposita por transporte aéreo en una cueva refleja aceptablemente la vegetación del entorno. En el caso de los abrigos rocosos, el problema fundamental suele ser la preservación. En los rellenos de cuevas, los espeleotemas y el sedimento superficial humedecido por goteo cenital y parietal presentan más problemas de representatividad por la abundancia de pólenes zoófilos e indeterminables, los cuales aumentan con la distancia a la entrada. Presumiblemente, este fenómeno está ligado a procesos post-depositacionales, pero parece claro que la dispersión polínica dentro de la cueva permite *a priori* concentraciones y niveles de preservación que se pueden homologar con los de depósitos en ambiente abierto.

4.2. Palinología del Holoceno y conflictos con la fitosociología sigmatista

La palinología no ha sido hasta el momento capaz de establecer un modelo paleobioclimático para la Península Ibérica a partir de la información disponible para el Holoceno. Sin embargo, a las secuencias palinológicas debemos el descubrimiento de un hecho que resulta de enorme trascendencia para la ciencia de la vegetación: la respuesta vegetal al cambio climático ha sido individualista, es decir, la composición flo-

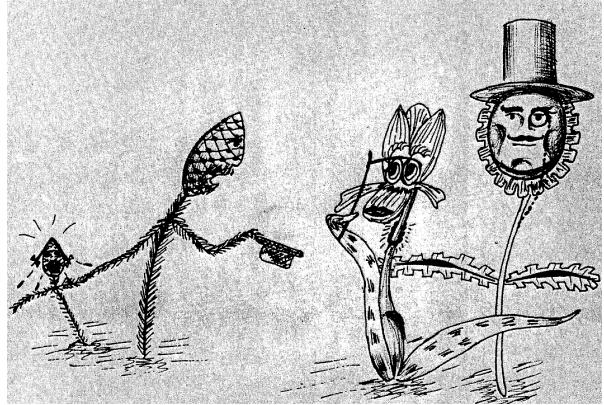


Fig. 27.- Las coníferas y su subordinación ecológica a las angiospermas. "Pinos pidiendo limosna" (Meeuse 1987).

rística es una coincidencia, no está determinada abióticamente. Las asociaciones o comunidades vegetales definidas florísticamente son, por tanto, entidades eventuales (Davis 1976; Huntley 1990; Prentice *et al.* 1991).

El modelo fitosociológico sigmatista, también llamado de Braun-Blanquet (Westhoff y Van der Maarel 1973) sostiene que existe un tipo de vegetación denominada potencial, inferible a partir de datos del contexto abiótico, fundamentalmente el clima y el suelo; y otra denominada permanente que queda determinada por una fisiografía particular. En un porcentaje muy elevado de los casos la vegetación potencial es una formación boscosa y todos aquellos estadios que no presenten este rasgo se consideran "etapas de degradación" (Rivas-Martínez 1978; Peinado *et al.* 1992). En la práctica, la vegetación potencial se ha homologado a la primitiva, madura o clímax y la permanente a condiciones particulares (Blanco *et al.* 1997). Por otro lado, según el esquema sigmatista, las comunidades vegetales se definen por el cortejo florístico.

La palinología y los datos históricos proporcionan multitud de datos que contradicen este modelo (Costa-Tenorio *et al.* 1990; Gil y Aránzazu 1993; Sánchez-Gómez *et al.* 1995; Blanco *et al.* 1997). En primer lugar, no parece claro que la composición florística dependa de factores físicos sino más bien parece que se trata de una contingencia histórica. En segundo lugar, existen ejemplos concretos en los que la paleovegetación en condiciones "medias" no coincide con la vegetación potencial (Reille y Pons 1992; Carrión *et al.* 1999a). Esto es particularmente frecuente para el caso de los pinares, los cuales han sido sistemáticamente defenestrados como fases potenciales de la mayor parte de los pisos de vegetación y, sin embargo, constituyen la vegetación pre-antrópica de amplios sectores de la Península Ibérica. La razón podría estar en la insistencia con que los estudios evolutivos han tratado de demostrar que la radiación de las angiospermas durante el Cretácico se debió a una supuesta superioridad competitiva sobre las coníferas como ilustró lacónicamente Meeuse (1987) (Fig. 27).

En tercer lugar, hay casos históricos en los que la vegetación no cambia al modificarse el contexto climático ni ante la alteración de los factores del sustrato (Gasse y Van Campo 1994; Lamb *et al.* 1995), es decir, que la inercia biótica resulta ser un factor de permanencia más importante que el propio sustrato. Finalmente, cuando la vegetación cambia, muy a menudo no sigue el curso sucesional de la geoserie fitosociológica de turno. En principio, parece que “todo puede suceder a todo”, como hemos visto en los apartados anteriores.

4.3. El principio y final de una sucesión vegetal: la falacia del equilibrio

Si bien la paleoecología del Cuaternario ha contribuido a dilucidar el viejo debate de la permanencia o impermanencia florística de las comunidades vegetales, existen motivos para sospechar que algunas de las asunciones actualistas de esta ciencia tienen una base cada vez menos firme. Estas asunciones son: (1) que comprendemos los factores que gobiernan las distribuciones actuales, (2) que las afinidades ecológicas no han variado con el tiempo, (3) que las distribuciones estuvieron y están en equilibrio, (4) que hay análogos modernos para las tanatocenosis, (5) que se puede establecer la tafonomía u origen de una comunidad fósil, (6) que ésta no está sesgada por contaminación o preservación diferencial, (7) que los fósiles pueden ser identificados hasta un cierto nivel de resolución taxonómica (Roberts 1998).

De todo lo anterior, lo más discutible es el antiguo paradigma del equilibrio, basado en el concepto de clímax de Clements (1936). Es notable el arraigo social de todos los conceptos en los que se acepta la noción del equilibrio o, como en el caso del llamado “desarrollo sostenible”, del cambio con posterior corrección y con una direccionalidad intrínseca. Siempre parece que el sistema encuentra un equilibrio de algún tipo y llega a ser “sostenible”. El concepto de clímax, por ejemplo, afirma que el bosque tropical está en balance con el clima y que ha existido así durante millones de años. El hombre habría venido a romper el equilibrio disminuyendo su sostenibilidad. Sin embargo, precisamente por los datos polínicos, sabemos que este bosque tropical es una entelequia, que se ha modificado continuamente y que ha habido intercambio individualista de especies (Smith 1982; Maley 1991; Moore *et al.* 1996; Bennett 1997). Del mismo modo, la mayor parte de las sabanas no son etapas de degradación de la selva tropical; como los matorrales mediterráneos no lo son necesariamente del bosque de encinas. En el contexto del equilibrio, la incidencia del fuego, de los animales o del hombre han sido siempre consideradas como factores de alteración y cambio negativo o degradante. Sin embargo,

todos ellos son la quintaesencia del mantenimiento de muchos ecosistemas. Las sabanas, por ejemplo, oscilan continuamente y a veces lo hacen de forma caótica debido a su propia dinámica interna. Pero persisten y tienen gran resistencia (O'Connor 1985; Bousman y Scott 1994). No existe, por tanto, nada que pueda ser llamado “bosque en equilibrio”, ni clímax, ni vegetación potencial como final estable de una sucesión. La realidad es más bien la de sistemas en desequilibrio luchando por persistir a través de una respuesta individual al cambio. Quizá todo forma parte del mito de que cualquier tiempo pasado fue mejor, pero la cuestión es importante y es bueno que la ciencia aprenda a vigilarse a sí misma. Valga sólo recordar la trascendencia que estos conceptos han tenido en el *modus operandi* de los movimientos ecologistas y orientalistas.

Respecto a nuestra presumible comprensión de los factores que gobiernan la distribución actual de las plantas, en conexión con el apartado anterior, habría que decir que quizá durante la última década estamos empezando a darnos cuenta de que no es así. Mientras en nuestro país, por ejemplo, la aproximación sigmatista sigue dominando el mundo académico y buena parte del sector editorial, el debate internacional en el ámbito de la ecología terrestre está más bien a otro nivel. Nos referimos no sólo a la estabilidad o inestabilidad del sistema sintaxonómico sino también a una amplia confrontación teórica determinismo *versus* indeterminismo que afecta a los procesos de distribución, composición florística, densidad y dinamismo de la vegetación (Lavorel y Lebreton 1992; Mucina 1997).

4.4. Procesos autogénicos: inercia y caos

La secuencia de Navarrés nos muestra uno de los aspectos fundamentales de cualquier formación boscosa: su inercia (Fig. 8). A pesar de los avatares climáticos que suponen la llegada del Tardiglacial, el Dryas reciente y el Holoceno, el bosque de pinos no es sustituido por formaciones dominadas por *Quercus* hasta que no tiene lugar un suceso catastrófico que abre espacios susceptibles de ser colonizados competitivamente. Una metáfora en el tiempo evolutivo nos la dan las transiciones de la homosporia a la heterosporia y de ésta al hábito espermatofítico durante el Paleófitico. Siempre se ha invocado que la razón de dichos tránsitos era la superioridad competitiva hasta que DiMichele y Bateman (1996) demostraron que los pteridófitos heterosporicos dominaron muchos ambientes húmedos hasta que fueron desplazados por extinciones inducidas extrínsecamente. Incluso, cuando se estiman factores competitivos, resulta obvio en el registro fósil que los espermatofitos (supuestamente más competitivos) entraron en competencia con los pteridófitos heterosporicos y salieron perdiendo. Las

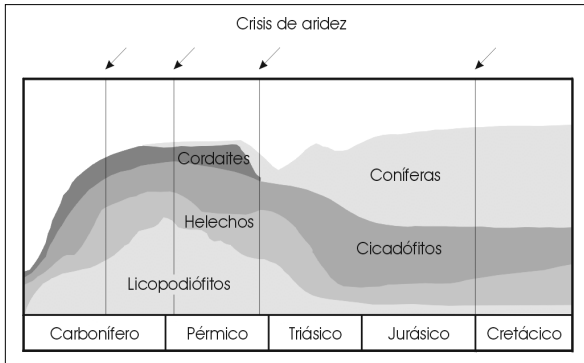


Fig. 28.- Inercia evolutiva del componente vegetal. Las sucesivas crisis de aridez del Paleofítico y Mesofítico hacen variar las relaciones de dominancia ecológica en los grupos de cormófitos, pero sólo a largo plazo y sin que se produzcan grandes eventos de extinción, como sucede con la evolución animal. Modificado de Traversse (1988).

primeras plantas con semillas se desarrollaron en ambientes ya saturados con especies heterosporicas sobre todo licópsidos y progimnospermas. Las extinciones abrieron los recursos y permitieron breves lapsos de evolución dirigida por competencia. Pero durante el Paleofítico las floras persistieron taxonómica y estructuralmente a lo largo de muchos millones de años (Fig. 28). Este fenómeno, apodado “home-field advantage” en la literatura anglosajona (Pimm 1991), ha tenido una importancia enorme en la determinación de los elementos dominantes de un hábitat a lo largo del tiempo evolutivo. La moraleja, en términos de ecología evolutiva, es que una especie que ocupa un nicho en un hábitat determinado, resistirá la invasión del mismo por fenotipos similares o incluso de mayor capacidad adaptativa.

Hay muchos experimentos ecológicos que demuestran que lo que determina una invasión biológica son las relaciones internas de la comunidad ya instalada y no las propiedades del invasor (Case 1990). La contingencia histórica se está reconociendo como un poderoso responsable de la trayectoria evolutiva, mientras que la adaptación y el clima juegan un papel inferior al que se le adjudicaba desde antaño (May 1989).

El análisis de las secuencias del Holoceno mediterráneo ibérico conduce inevitablemente a la visión de que, en determinadas condiciones, el cambio vegetal es impredecible. Pero inconstante o imprevisible no quiere decir aleatorio. El comportamiento del sistema puede ser tremendamente complejo y prácticamente imposible de adivinar. Existen hoy día muchos ejemplos de campo que evidencian comportamiento caótico en las comunidades ecológicas. En muchos casos la compleja dinámica del sistema fluye del interior y no viene impuesta desde fuera. Willis *et al.* (1999a, b) han estudiado con periodicidad anual un registro polínico que cubre 320000 años del Plioceno superior en Pula maar, Hungría, Aquí, como en

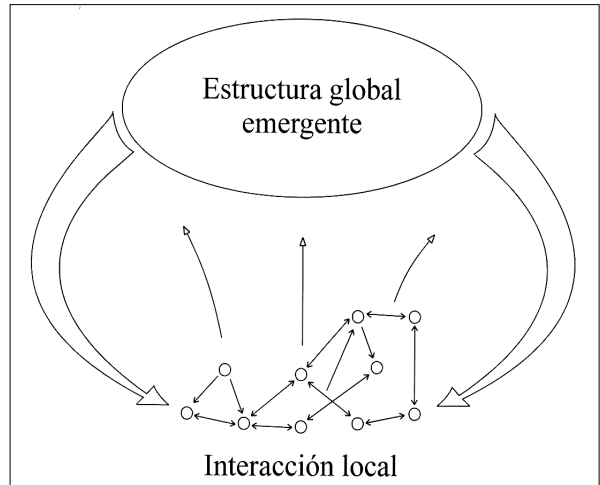


Fig. 29.- Modelo de la emergencia en los sistemas complejos (Lewin 1992).

muchas otras localidades, hay respuestas vegetales que cubren una ritmicidad de tipo Milankovitch (precesión y oblicuidad) (Bennett 1990), pero se constatan también respuestas no lineales dirigidas internamente y que fueron al menos tan importantes como las externas.

En el desarrollo de un mosaico ecológico hay un factor determinante en la mayor parte de las teorías recientes, revolucionarias o no, y es el estado inicial del sistema (Prigogine y Stengers 1984; Rossignol *et al.* 1998). Durante periodos de similares condiciones bioclimáticas, no más de un siglo por lo general, los ecosistemas pueden conservar cierto estado de constancia dinámica. Al final, lo que resulta ser esencial es la fragmentación y una nueva fusión de las unidades. Así, el propio concepto de sucesión es incorrecto porque implica predecibilidad. Puede haber una pauta y los datos palinológicos muestran algunas. Pero en cualquier caso, ésta será el resultado medible de una enorme complejidad subyacente en la que hay muchos factores locales interaccionando (Fig. 29). Podemos concluir que las historias diferentes pueden resultar tan instructivas como las que siguen la pauta esperada. O, como decía Fernando Savater, que “hacernos intelectualmente dignos de nuestras perplejidades es la única forma digna de empezar a superarlas”.

4.5. ¿Es evitable el cambio climático?

Por desgracia la profesión científica a veces se diferencia poco del ejercicio del comercio. Ciertamente, vaticinar grandes desastres puede suponer una fuente de financiación inagotable para los laboratorios científicos y quizá por eso no sea sorprendente la falta total de vacilación y desconcierto con que uno observa discutir asuntos de una dificultad tan enorme como los relativos al cambio climático. La ciencia siempre se ha visto muy afectada por los procesos de derrumbamiento y neogénesis de paradigmas. El denomina-

do cambio global es uno de esos paradigmas, alrededor del cual se mueven muchas estrategias de política científica y una enorme demanda social de soluciones.

Los últimos dos millones de años han sido particularmente inestables desde el punto de vista climático (Bradley 1999) y no hay razón por la que debamos esperar otra cosa que un futuro impredecible. Pero es cierto que hay un exceso de simplificación y vulgarización en los medios de comunicación en relación con un proceso que es complejo y a menudo comprendido sólo de forma incompleta. En el terreno del impacto del cambio climático sobre la vegetación terrestre, muchos modelos son inoperantes simplemente por su exceso de fisicismo. Se suele creer que los planteamientos intelectuales de más relevancia pertenecen a las ciencias físicas. Los modelos que utilizan la interacción de factores ambientales con procesos dinámicos internos, incluyendo la historia vegetal local (Belyea y Lancaster 1999), confirman que la direccionalidad del ecosistema cambiante se puede alterar o incluso perder por la acción de pequeñas modificaciones en el *input* (por ejemplo invasiones) o en el *output* (por ejemplo extinciones) y estas no admiten fácilmente una regulación mecanicista. En el otro ex-

tremo, los paleobiólogos, frecuentemente enamorados de nuestras propias construcciones, hemos pretendido pensar en cuadros generales, pero en un contexto de atomización profesional que ha dispersado los datos antes de su imbricación en cualquier planteamiento teórico. Así, muchas generalizaciones no resisten ni el primer asalto crítico. Además, como dijo Peter Medawar, la tarea cotidiana de la ciencia no consiste en cazar datos, como supondría un inductivista, sino en verificar hipótesis. Los datos disponibles, que desgraciadamente, no son tantos como los modelos, permiten asegurar que, aunque los desastres puedan ser evitados, el cambio es inevitable.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo ha sido elaborado en el contexto del proyecto CLI97-0445-C02-01 de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología. Antonia Andrade y Riker Yll y José Pantaleón nos cedieron la matriz original de los diagramas del Prado de las Zorras y Cala'n Porter respectivamente. La *European Pollen Database* permitió el acceso para los diagramas del Lago de Ajo y Quintanar de la Sierra.

BIBLIOGRAFÍA

- AALBERSBERG, G.; LITT, T. (1998): Multiproxy climate reconstructions for the Eemian and Early Weichselian. *Journal of Quaternary Science*, 13: 367-390.
- ALCOVER, J.A.; PÉREZ-OBÍOL, R.; YLL, E.I.; BOVER, P. (1999): The diet of *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla: Caprinae), an extinct bovid from the Balearic Islands: evidence from coprolites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 57-74.
- ALLEN, J.R.M.; HUNTLEY, B.; WATTS, W.A. (1996): The vegetation and climate of northwest Iberia over the last 14,000 yr. *Journal of Quaternary Science*, 11: 125-147.
- ANDERSON, D.E.; BINNEY, H.A.; SMITH, M.A. (1998): Evidence for abrupt climatic change in northern Scotland between 3900 and 3500 calibrated years BP. *The Holocene*, 8: 97-103.
- ANDRADE, A. (1994): *Dinámica de la vegetación durante los últimos 3000 años en las Sierras de la Paramera, Serrota y Villafranca (Ávila) a partir del análisis polínico*. Tesis doctoral. Universidad de Alcalá.
- ANDRADE, A.; DORADO, M.; RUIZ-ZAPATA, B. (1994): Estudio comparativo de la evolución de la vegetación a partir del tránsito Subboreal-Subatlántico en las sierras abulenses (Ávila, Sistema Central, España). *Trabajos de Palinología básica y aplicada* (I. Mateu, M. Dupré, J. Güemes y M.E. Burgaz, eds.), Actas del X Simposio de Palinología, APLE: 199-210.
- ANDRADE, A.; DORADO, M.; RUIZ-ZAPATA, B.; ACASO, E. (1992): Análisis polínico en una zona de alto interés botánico: el pinar de Hoyocaserero. *Boletín Universitario*, 12: 21-31.
- BADAL, E.; BERNABEU, J.; VERNET, J.L. (1994): Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000-4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany*, 3: 155-166.
- BEHRE, K.-E. (1989): Biostratigraphy of the last glacial period in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 8: 25-44.
- BELYEA, L.R.; LANCASTER, J. (1999): Assembly rules within a contingency ecology. *Oikos*, 86: 402-416.
- BENNETT, K.D. (1990): Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 16: 11-21.
- BENNETT, K.D. (1997): *Evolution and ecology. The pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENNETT, K.D.; TZEDAKIS, P.C.; WILLIS, K.J. (1991): Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18: 103-115.
- BERNABEU, J.; AURA, J.E.; BADAL, E. (1993): *Al oeste del edén. Las primeras sociedades agrícolas en la Europa Mediterránea*. Síntesis, Madrid.
- BERNARD, J.; REILLE, M. (1987): Nouvelles analyses polli-

- niques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. *Pollen et Spores*, 39: 225-240.
- BERTOLANI-MARCHETTI, D. (1985): Pollen paleoclimatology in the Mediterranean since Messinian time. *Geological evolution of the Mediterranean Basin* (D.J. Stanley y F.-C. Wezel, eds.), Springer-Verlag, New York: 525-543.
- BIRKS, H.J.B. (1993): Quaternary palaeoecology and vegetation science -current contributions and possible future developments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79: 153-177.
- BIRKS, H.J.B. (1994): The importance of pollen and diatom taxonomic precision in quantitative palaeoenvironmental reconstructions. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 83: 107-117.
- BLANCO, E.; CASADO, M.A.; COSTA-TENORIO, M.; ESCRIBANO, R.; GARCÍA-ANTÓN, M.; GÉNOVA, M.; GÓMEZ, A.; GÓMEZ, F.; MORENO, J.C.; MORLA, C.; REGATO, P.; SAINZ, H. (1997): *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- BOTTEMA, S. (1975): The interpretation of pollen spectra from prehistoric settlements (with special attention to Liguliflorae). *Palaeohistoria*, 17: 17-35.
- BOUSMAN, C.B.; SCOTT, L. (1994): Climate or overgrazing? The palynological evidence for vegetation change in the eastern Karoo. *South African Journal of Science*, 90: 575-578.
- BRADLEY, R.S. (1999): *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. International Geophysics Series, Vol. 64. Academic Press, San Diego.
- BRYANT, JR.V.M.; HOLLOWAY, R. (1983): The role of palynology in archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory*, 6: 191-224.
- BURJACHS, F. (1994): Palynology of the upper Pleistocene and Holocene of the north-east Iberian Peninsula: Pla de l'Estany (Catalonia). *Historical Biology*, 9: 17-33.
- BURJACHS, F. (1996): La secuencia palinológica de la Cruz (Cuenca, España). *Estudios palinológicos* (B. Ruiz-Zapata et al., eds.), Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 31-36.
- BURJACHS, F.; JULIÀ, R. (1994): Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research*, 42: 308-315.
- BURJACHS, F.; GIRALT, S.; ROCA, J.R.; SERET, G.; JULIÀ, R. (1997): Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación* (J.J. Ibáñez, B.L. Valero y C. Machado, eds.), Geoforma Editores, Logroño: 379-394.
- BURJACHS, F.; PÉREZ-OBÍOL, R.; ROURE, J.M.; JULIÀ, R. (1994): Dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la Isla de Mallorca. *Trabajos de Palinología básica y aplicada* (I. Mateu, M. Dupré, J. Güemes y M.E. Burgaz, eds.), Actas del X Simposio de Palinología, APLE, Valencia: 199-210.
- BURNEY, D.A.; BURNEY, L.P. (1993): Modern pollen deposition in cave sites: experimental results from New York State. *New Phytologist*, 124: 523-535.
- CARRIÓN, J.S. (1992a): Late Quaternary pollen sequence from Carhuela Cave, southeastern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71: 37-77.
- CARRIÓN, J.S. (1992b): A palaeoecological study in the western Mediterranean area. The Upper Pleistocene pollen record from Cova Beneito (Alicante). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92: 1-14.
- CARRIÓN, J.S.; DUPRÉ, M. (1996): Late Quaternary vegetational history at Navarrés, eastern Spain. A two-core approach. *New Phytologist*, 134: 177-191.
- CARRIÓN, J.S., DUPRÉ, M., FUMANAL, M.P.; MONTES, R. (1995a): A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science*, 22: 355-367.
- CARRIÓN, J.S.; MUNUERA, M. (1997): Upper Pleistocene palaeoenvironmental change in eastern Spain: new pollen analytical data from Cova Beneito (Alicante). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128: 287-299.
- CARRIÓN, J.S., MUNUERA, M., DUPRÉ, M. (1995b): Estudios de palinología arqueológica en el sureste ibérico semiárido. *Cuaternario y Geomorfología*, 9: 17-31.
- CARRIÓN, J.S.; MUNUERA, M.; NAVARRO, C. (1998): Palaeoenvironmental reconstructions of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carhuela Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 317-340.
- CARRIÓN, J.S.; MUNUERA, M.; NAVARRO, C.; BURJACHS, F.; DUPRÉ, M.; WALKER, M.J. (1999b): The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews*, 18: 1061-1073.
- CARRIÓN, J.S.; PARRA, I.; MUNUERA, M.; NAVARRO, C. (2000): Past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions*, 6.
- CARRIÓN, J.S.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, P. (1992): Palynological data in support of the survival of walnut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *Journal of Biogeography*, 19: 623-630.
- CARRIÓN, J.S.; SCOTT, L. (1999): The challenge of pollen analysis in palaeoenvironmental studies of hominid beds: the record from Sterkfontein caves. *Journal of Human Evolution*, 36: 401-408.
- CARRIÓN, J.S.; SCOTT, L.; DAVIS, O.K. (1997a-b): Interés de algunos depósitos biogénicos en la reconstrucción paleoambiental de zonas áridas. El caso de *Procavia*, *Petromus* y *Neotoma*. I. Bases conceptuales y metodológicas. II. Datos palinológicos. *Cuaternario y Geomorfología*, 11: 45-50, 51-73.
- CARRIÓN, J.S.; SCOTT, L.; VOGEL, J.C. (1999c): Twentieth-century changes in montane vegetation in the eastern Free State, South Africa, derived from palynology of hyrax dung middens. *Journal of Quaternary Science*, 14: 1-16.
- CARRIÓN, J.S.; VAN GEEL, B. (1999): Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 106: 209-236.
- CARRIÓN, J.S.; VAN GEEL, B.; MUNUERA, M.; NAVARRO, C. (1999a): Palaeoecological evidence of pollen sequence in eastern Spain challenges existing concepts of vegetation change. *South African Journal of Science*, 95: 44-46.

- CASE, T.J. (1990): Invasion resistance arises in strongly interacting species rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87: 9610.
- CATTANI, L.; RENAULT-MISKOVSKY, J. (1989): La réponse des végétations aux variations climatiques quaternaires autour des sites archéologiques du Sud de la France et du Nord-Est de l'Italie. *Il Quaternario*, 2: 147-170.
- CHEDDADI, R.; MAMAKOWA, K.; GUIOT, J.; DE BEAULIEU, J. L.; REILLE, M.; ANDRIEU, V.; GRANOSZEWSKI, W.; PEYRON, O. (1998): Was the climate of the Eemian stable? A quantitative climate reconstruction from seven European pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 143: 73-85.
- CLEMENTS, F.E. (1936): Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- COSTA-TENORIO, M.; GARCÍA-ANTÓN, M.; MORLA, C.; SAINZ, H. (1998): La evolución de los bosques en la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, 1: 31-58.
- COÛTEAUX, M. (1977): A propos de l'interprétation des analyses polliniques de sédiments minéraux, principalement archéologiques. *Approche écologique de l'homme fossile* (H. Laville y J. Renault-Miskovsky, eds.), Supplément du Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire, 47: 259-276.
- DAVIS, M.B. (1976): Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man*, 13: 13-26.
- DAVIS, O.K. (1990): Caves as sources of biotic remains in arid western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 76: 331-348.
- DE BEAULIEU, J.-L.; ANDRIEU, V.; LOWE, J.J.; PONEL, P.; REILLE, M. (1994): The Weichselian Late-Glacial in southwestern Europe (Iberian Peninsula, Pyrenees, Massif Central, northern Apennines). *Journal of Quaternary Science*, 9: 101-107.
- DI MICHELE, W.A.; BATEMAN, R.M. (1996): Plant palaeoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90: 223-247.
- DORADO, M. (1993): *Evolución de la vegetación durante el Holoceno en el Valle de Amblés (Ávila)*. Estudio palinológico. Tesis doctoral, Universidad de Alcalá.
- DUPLESSY, J.C.; BARD, E.; LABEYRIE, L.; DUPRAT, J.; MOYER, J. (1993): Oxygen isotope records and salinity changes in the northeastern Atlantic ocean during the last 18,000 years. *Paleoceanography*, 8: 341-350.
- DUPRÉ, M. (1988): *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Servicio de Investigación Prehistórica. Serie de Trabajos Varios, nº. 84, Valencia.
- DUPRÉ, M.; CARRIÓN, M.; FUMANAL, M.P.; LA ROCA, N.; MARTÍNEZ, J.; USERA, J. (1998): Evolution and palaeoenvironmental conditions of an interfan area in eastern Spain (Navarrés, Valencia). *Il Quaternario*, 11: 95-105.
- DUPRÉ, M.; RENAULT-MISKOVSKY, J. (1990): El hombre y su impacto en las zonas bajas mediterráneas. Datos palinológicos de sedimentos arqueológicos holocenos. *Archivo de Prehistoria Levantina*, 20: 133-141.
- EDDY, J.A. (1992): *The PAGES Project. Proposed implementation plans for research activities*. International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP), Stockholm.
- EDWARDS, K.J.; HALSTEAD, P.; ZVELEBIL, M. (1996): The Neolithic transition in the Balkans -archaeological perspectives and palaeoecological evidence: a comment on Willis and Bennett. *The Holocene*, 6: 120-122.
- ELHAI, H. (1966): Deux gisements du Quaternaire Moyen. *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, 1: 69-78.
- FAUQUETTE, S.; GUIOT, J.; SUC, J.-P. (1998): A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 144: 183-201.
- FLORSCHÜTZ, F.; MENÉNDEZ-AMOR, J.; WIJMSTRA, T. (1971): Palynology of a thick Quaternary succession in S. Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10: 233-264.
- FOLLIERI, M.; MAGRI, D.; SADORI, L. (1988): 250,000-year pollen record from Valle di Castiglione (Roma). *Pollen et Spores*, 30: 329-356.
- FOLLIERI, M.; GIARDINI, M.; MAGRI, D.; SADORI, L. (1998): Palynostratigraphy of the last glacial period in the volcanic region of Central Italy. *Quaternary International*, 47/48: 3-20.
- FRANCO, F. (1995): *Estudio palinológico de turberas holocenas en el Sistema Central: reconstrucción paisajística y acción antrópica*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- FRANCO, F.; GARCÍA-ANTÓN, M.; SAINZ-OLLERO, H. (1997): Impacto antrópico y dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años BP en la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos: Navarredonda (Ávila, España). *Revue de Paléobiologie*, 16(1): 29-45.
- FRANCO, F.; GARCÍA-ANTÓN, M.; SAINZ-OLLERO, H. (1998): Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene*, 8: 69-82.
- GARCÍA-ANTÓN, M. (1989): *Estudio palinológico de los yacimientos mesopleistocenos de Atapuerca (Burgos): reconstrucción paisajística y paleoclimática*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- GARCÍA-ANTÓN, M.; FRANCO, F.; MALDONADO, J.; MORLA, C. (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-OLLERO, H. (1995): Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 52: 187-195.
- GARCÍA-ANTÓN, M.; MORLA, C.; RUIZ-ZAPATA, B.; SAINZ-OLLERO, H. (1986): Contribución al conocimiento del paisaje vegetal holoceno en la Submeseta Sur Ibérica: análisis polínico de sedimentos higroturbosos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real, España). *Quaternary climate in western Mediterranean* (F. López-Vera, ed.), Universidad Autónoma de Madrid: 189-203.
- GARCÍA-ANTÓN, M.; MORLA, C.; SAINZ-OLLERO, H. (1990): Consideraciones sobre la presencia de algunos taxones relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 86: 95-105.
- GARCÍA-ANTÓN, M.; SAINZ-OLLERO, H. (1991): Pollen records from the Middle Pleistocene Atapuerca site (Bur-

- gos, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 85: 199-206.
- GASSE, F.; VAN CAMPO, E. (1994): Abrupt post-glacial climate events in West Asia and North Africa monsoon domains. *Earth and Planetary Science Letters*, 126: 435-456.
- GASSE, F.; VAN CAMPO, E. (1998): A 40,000-yr pollen and diatom record from Lake Tritrivakely, Madagascar, in the southern tropics. *Quaternary Research*, 49: 299-311.
- GIL, L.; ARÁNZAZU, M. (1993): Los pinos como especies básicas de la restauración forestal en el medio mediterráneo. *Ecología*, 7: 113-125.
- GIL-GARCÍA, M.J. (1992): *Dinámica de la paleovegetación en el sector oriental del Sistema Central español durante el Holoceno, en base al análisis polínico. Implicaciones climáticas*. Tesis doctoral, Universidad de Alcalá.
- GONZÁLEZ, V. (1999): Los bosques en España a lo largo de la historia. *Historia de los bosques. El significado de la madera en el desarrollo de la civilización* (J. Perlin, ed.), Storaenso, Gaia Proyecto 2050, Madrid: 428-479.
- GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P. (1998). Estudio palinológico de la Cueva de En Pardo (Planes, Alicante). Primeros resultados. *Cuaternario y Geomorfología*, 12: 45-61.
- GOSLAR, T.; KUC, T.; RALSKA-JASIEWICZOWA, M.; RÓZÁNSKI, K.; ARNOLD, M.; BARD, E.; VAN GEEL, B.; PAZDUR, M.F.; SZEROCZYNSKA, K.; WICIK, B.; WIECKOWSKI, K.; WALANUS, A. (1993): High-resolution lacustrine record of the Late Glacial/Holocene transition in Central Europe. *Quaternary Science Reviews*, 12: 287-294.
- HASSAN F. (1996): Abrupt Holocene climatic events in Africa. *Aspects of African archaeology* (G. Pwiti y R. Soper, eds.), University of Zimbabwe Publications, Harare: 84-89.
- HOOGHIEMSTRA, H.; STALLING, H.; AGWU, C.O.C.; DUPONT, L.M. (1992): Vegetational and climatic changes at the northern fringe of the Sahara 250,000-5000 years BP: evidence from 4 marine pollen records located between Portugal and the Canary Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74: 1-53.
- HUIJZER, A.S.; ISARIN, R.F.B. (1997): The reconstruction of past climates using multi-proxy evidence: an example of the Weichselian Pleniglacial in northwest and central Europe. *Quaternary Science Reviews*, 16: 513-533.
- HUNTLEY, B. (1990): Dissimilarity mapping between fossil and contemporary pollen spectra in Europe for the past 13,000 years. *Quaternary Research*, 33: 360-376.
- JALUT, G. (1988): Les principales étapes de l'histoire de la forêt pyrénéenne française depuis 15,000 ans. *Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología*, 4: 609-615.
- JALUT, G.; DELIBRIAS, G.; DAGNAC, J.; MARDONES, M.; BOUHOURS, M. (1982): A palaeoecological approach to the last 21,000 years in the Pyrenees: the peat bog of Freychinede (Alt. 1350 m., Ariege, South France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 40: 321-359.
- JANSSEN, C.R. (1994): Palynological indications for the extent of the impact of man during Roman times in the western part of the Iberian Peninsula. *Evaluation of land surfaces cleared from forests in the Mediterranean region during the time of the Roman empire* (B. Frenzel, ed.), Palaeoclimate Research 10, Gustav Fischer, Stuttgart: 15-22.
- JONES, P.D.; BRIFFA, K.R.; BARNETT, T.P.; TETT, S.F.B. (1998): High-resolution palaeoclimatic records for the last millennium: interpretation, integration and comparison with General Circulation Model control-run temperatures. *The Holocene*, 8: 455-471.
- JULIÀ, R.; SUC, J.-P. (1980): Analyse pollinique des dépôts lacustres du Pléistocène Inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bòbila Ordis- Espagne): un élément nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d'Europe Occidentale. *Géobios*, 13: 5-19.
- KOCH, G.W.; VITOUSEK, P.M.; STEFFEN, W.L.; WALKER, B. H. (1995): Terrestrial transects for global change research. *Vegetatio*, 121: 53-65.
- LAMB, H.F.; DAMBLON, F.; MAXTED, R.W. (1991): Human impact on the vegetation of the Middle Atlas, Morocco, during the last 5000 years. *Journal of Biogeography*, 18: 519-532.
- LAMB, H.F.; GASSE, F.; BENKADDOUR, A.; EL HAMOUTI, N.; VAN DER KAARS, S.; PERKINS, W.T.; PEARCE, N.J.; ROBERTS, C.N. (1995): Relation between century-scale Holocene arid intervals in tropical and temperate zones. *Nature*, 373: 134-137.
- LAVOREL, S.; LEBRETON, J.D. (1992): Evidence for lottery recruitment in Mediterranean old fields. *Journal of Vegetation Science*, 3: 91-100.
- LEWIN, R. (1992): *Complejidad. El caos como generador del orden*. Metatemas, Tusquets Editores, Barcelona.
- LÉZINE, A.M.; DENÉFLE, M. (1997): Enhanced anticyclonic circulation in the eastern North Atlantic during cold intervals of the last deglaciation inferred from deep-sea pollen records. *Geology*, 25: 119-122.
- LÓPEZ, P. (1978): Resultados polínicos del Holoceno en la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria*, 35: 29-38.
- LÓPEZ, 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 (Huesca). *Boletín Geológico y Minero*, 105: 427-435.
- LÓPEZ-SÁEZ, J.A.; LÓPEZ, P.; GÓMEZ, C.; GIL, P. (1996): Acerca del origen del castaño (*Castanea sativa*) en el Valle del Tietar (Sierra de Gredos, Ávila). *Estudios palinológicos*: 79-82.
- MAGRI, D. (1989): Interpreting long-term exponential growth of plant populations in a 250,000-year pollen record from Valle di Castiglione (Roma). *New Phytologist*, 112: 123-128.
- MAGRI, D. (1995): Some questions on the late-Holocene vegetation of Europe. *The Holocene*, 5: 354-360.
- MAGRI, D. (1996): The Neolithic transition and palaeoecology in the Balkans: a comment on Willis and Bennett. *The Holocene*, 6: 119-120.
- MAGRI, D. (1998): Quaternary history of *Fagus* in the Italian Peninsula. *Annali di Botanica*, 56(1): 147-154.
- MAGRI, D. (1999): Late Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (central Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 106: 171-208.
- MAGRI, D.; PARRA, I. (1997): Rifugi mediterranei di vegetazione arborea nel Tardo-Quaternario. *Atti del 4º Colloquio su Approcci metodologici per la definizione dell'ambiente fisico e biologico mediterraneo*, Castro Marina: 1-17.
- MALEY, J. (1991): The African rain forest vegetation and

- palaeoenvironments during Late Quaternary. *Climatic Change*, 19: 79-98.
- MARISCAL, B. (1992): Variación de la vegetación durante el Subboreal. Análisis polínico en Cabezo de Brujas, Almirazque (Almería). *Revista Española de Micropaleontología*, 23: 141-149.
- MATEUS, J.E. (1989): Lagoa Travessa: a Holocene pollen diagram from the south-west coast of Portugal. *Revista de Biología*, 14: 17-94.
- MAY, R. (1989): The chaotic rhythms of life. *New Scientist*, 37.
- MEEUSE, A.D.J. (1987): *All about angiosperms*. Eburon Delft.
- MENÉNDEZ-AMOR, J.; FLORSCHÜTZ, F. (1961): Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. *Estudios Geológicos*, 17: 83-99.
- MONTSERRAT, J.M. (1992): *Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo: estudio palinológico*. Tesis doctoral; Universidad de Barcelona.
- MOORE, P.D.; CHALONER, B.; STOTT, P. (1996): *Global environmental change*. Blackwell, Oxford.
- MOORE, P.D.; WEBB, J.A.; COLLINSON, M.E. (1991): *Pollen analysis*. 2nd ed. Blackwell, Oxford.
- MUCINA, L. (1997): Classification of vegetation: past, present and future. *Journal of Vegetation Science*, 8: 751-60.
- NAVARRO, C.; CARRIÓN, J.S.; NAVARRO, J.; MUNUERA, M.; PRIETO, A.R. (2000): An experimental approach to the palynology of cave deposits. *Journal of Quaternary Science*.
- O'CONNOR, T.G. (1985): *A synthesis of field experiments concerning the grass layer in the savanna regions of southern Africa*. South African National Scientific Programmes Report 114. Council for Scientific and Industrial Research, Pretoria.
- OJEDA, F.; ARROYO, J.; MARAÑÓN, T. (1995): Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in southern Spain. *Biological Conservation*, 72: 61-72.
- OJEDA, F.; MARAÑÓN, T.; ARROYO, J. (1996): Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science*, 7: 63-72.
- PANTALEÓN-CANO, J. (1997): *Estudi palinològic de sediments litorals de la provincia d'Almería. Transformacions del paisatge vegetal dins un territori semiàrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona.
- PANTALEÓN-CANO, J.; YLL, E.I.; PÉREZ-OBOL, R.; ROURE, J.M. (1996): Las concentraciones polínicas en medios semiáridos. Su importancia en la interpretación de la evolución del paisaje. *Biogeografía pleistocena-holocena de la Península Ibérica* (P. Ramil-Rego, C. Fernández y R. Rodríguez, eds.), Xunta de Galicia: 215-226.
- PARRA, I. (1994): *Quantification des précipitations à partir des spectres polliniques actuels et fossiles: du Tardiglaciaire à l'Holocène Supérieur de la côte méditerranéenne espagnole*. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier.
- PAUSAS, J.G. (1997): Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science*, 8: 703-706.
- PEINADO, M.; ALCARAZ, F.; MARTÍNEZ-PARRAS, J.M. (1992): *Vegetation of southeastern Spain*. J. Cramer, Berlin.
- PEÑALBA, M.C. (1989): *Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocène du Centre-Nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. Tesis doctoral, Universidad Aix-Marseille III.
- PEÑALBA, M.C. (1994): The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology*, 82: 815-832.
- PEÑALBA, M.C.; ARNOLD, M.; GUIOT, J.; DUPLESSY, J.-C.; DE BEAULIEU, J.-L. (1997): Termination of the last glaciation in the Iberian Peninsula inferred from the pollen sequence of Quintanar de la Sierra. *Quaternary Research*, 48: 205-214.
- PÉREZ-OBOL, R.; JULIÀ, R. (1994): Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000-yr pollen record from lake Banyoles. *Quaternary Research*, 41: 91-98.
- PÉREZ-OBOL, R.; ROURE, J.M.; DUPRÉ, M. (1994): Análisis polínico de la turbera de Torreblanca (Castellón, España). *Trabajos de Palinología básica y aplicada*, X Simposio APLE, Universidad de Valencia: 165-174.
- PIMM, S.L. (1991): *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago.
- PLANCHAIS, N.; PARRA, I. (1984): Analyses polliniques de sédiments lagunaires et côtiers en Languedoc, en Roussillon et dans la province de Castellon (Espagne); bioclimatologie. *Bulletin Société botanique française* 131, *Actual. Bot.*: 97-105.
- PONS, A.; REILLE, M. (1988): The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 35: 145-214.
- PRENTICE, I.C.; SYKES, M.T.; CRAMER, W. (1991): The possible dynamic response of northern forests to global warming. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1: 129-135.
- PRIETO, A.R.; CARRIÓN, J.S. (1999): Tafonomía polínica: sesgos abióticos y bióticos del registro polínico en cuevas. *Asociación Paleontológica Argentina*, Publ. Esp. 6: 59-64.
- PRIGOGINE, I.; STENGERS, I. (1984): *Order out of chaos*. Fontana Paperbacks, Collins Publ. Group, London.
- QUEIROZ, P.F. (1989): A preliminary palaeoecological study at Estacada (Lagoa de Albufeira). *Revista de Biologia*, 14: 3-16.
- RAMIL-REGO, P.; AIRA-RODRÍGUEZ, M.J. (1993): Síntesis de las secuencias paleoambientales y cronológicas del suroeste de Europa: una propuesta para las Sierras septentrionales de Galicia. *Giornale Botanico italiano*, 127: 737-754.
- RAMIL-REGO, P.; GÓMEZ-ORELLANA, L.; MUÑOZ-SOBRINO, C.; RODRÍGUEZ-GUITIÁN, M. (1996): Valoración de las secuencias polínicas del norte de la Península Ibérica para el último ciclo glacial-interglacial. *Paleoecología y arqueometría del norte de la Península Ibérica*. *Fervedes*, 3: 20-123.
- RAMIL-REGO, P.; MUÑOZ-SOBRINO, C.; RODRÍGUEZ-GUITIÁN, M.; GÓMEZ-ORELLANA, L. (1998a): Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology*, 138: 41-62.
- RAMIL-REGO, P.; RODRÍGUEZ-GUITIÁN, M.; MUÑOZ-SOBRINO, C. (1998b): Sclerophyllous vegetation dynamics in the north of the Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 335-351.

- REILLE, M. (1992): New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytologist*, 122: 359-378.
- REILLE, M.; ANDRIEU, V.; DE BEAULIEU, J.-L. (1996): Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales. *Écologie*, 27: 153-169.
- REILLE, M.; DE BEAULIEU, J.-L. (1990): Pollen analysis of a long upper Pleistocene sequence in a Velay maar (Massif Central, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80: 35-48.
- REILLE, M.; DE BEAULIEU, J.-L. (1995): Long Pleistocene pollen records from the Praclaux Crater, south-central France. *Quaternary Research*, 44: 205-215.
- REILLE, M.; LOWE, J.J. (1993): A re-evaluation of the vegetation history of the eastern Pyrenees (France) from the end of the last glacial to the present. *Quaternary Science Reviews*, 12: 47-77.
- REILLE, M.; PONS, A. (1992): The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Vegetatio*, 99-100: 13-17.
- RENAULT-MISKOVSKY, J., BUI-THI-MAI, M.; GIRARD, M. (1984): A propos de l'indigenat ou de l'introduction de *Juglans* et *Platanus* dans l'Ouest de l'Europe au Quaternaire. *Revue de Paléobiologie*, Spec. Vol.: 155-178.
- RIERA, S. (1993): Changements de la composition forestière dans la plaine de Barcelone pendant l'Holocène (littoral méditerranéen de la Péninsule Iberique). *Palynoscience*, 2: 133-146.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987): *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. Serie Técnica, ICONA, Madrid.
- ROBERTS, N. (1998): *The Holocene. An environmental history*. 2ª Ed., Blackwell, Oxford.
- ROSSIGNOL, M.; ROSSIGNOL, L.; OLDEMAN, R.A.A.; BENZINE-TIZROUTINE, S. (1998): *Struggle of life or the natural history of stress and adaptation*. Grafisch Service Centrum Van Gils bv, Wageningen.
- RUDDIMAN, W.F.; MCINTYRE, A. (1981): The North Atlantic during the last deglaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 35: 145-214.
- RUIZ, F.J.M. (1994): *Evolución tardiglaciaria y holocena de la vegetación en los macizos del noroeste peninsular*. Tesis doctoral; Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes.
- SÁNCHEZ-GÓMEZ, P.; CARRIÓN, J.S.; JORDÁN, J.; MUNUERA, M. (1995): Aproximación a la historia reciente de la flora y vegetación en las Sierras de Segura Orientales. *Albasit*, 21: 87-111.
- SÁNCHEZ-GÓMEZ, P.; GUERRA, J.; COY, E.; HERNÁNDEZ, A.; FERNÁNDEZ, S.; CARRILLO, A.F. (1998): *Flora de Murcia*. Diego Marín, Murcia.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F. (1988): A propos de la présence du pollen de *Castanea* et de *Juglans* dans les sédiments archéologiques würmiens anciens du Pays Basque espagnol. *Institute français de Pondichery, trav. Sec. Sci. tech.*, 25: 73-82.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F. (1991): On the last glaciation and the interstadials during the Solutrean. A contradiction? *Current Anthropology*, 35: 145-214.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F. (1994): The identification of European upper palaeolithic interstadials from cave sequences. *Aspects of archaeological palynology: methodology and applications* (O.K. Davis, ed.), AASP Contribution Series, Vol. 29: 161-182.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F.; EYNAUD, F.; TURON, J.L.; SHACKLETON, N.J. (1999): High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters*, 171: 123-137.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F.; HANNON, G.E. (1999): High-altitude vegetational pattern of the Iberian Mountain Chain (north-central Spain) during the Holocene. *The Holocene*, 9: 39-57.
- SANCHÍS, K. (1992): *Análisis polínico de la secuencia de Cova de Bolomini*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- SMITH, R.T. (1982): Quaternary environmental change in equatorial regions with particular reference to vegetation history: a bibliography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 39: 331-345.
- STEVENSON, A.C. (1985): Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography*, 12: 243-268.
- STEVENSON, A.C.; MOORE, P.D. (1988): Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography*, 15: 339-361.
- STEVENSON, A.C.; HARRISON, R.J. (1992): Ancient forests in Spain: a model for land-use and dry forest management in south-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society*, 58: 227-247.
- STEVENSON, A.C.; MACKLIN, M.G.; BENAVENTE, J.A.; NAVARRO, C.; PASSMORE, D.; DAVIS, B.A. (1991): Cambios ambientales durante el Holoceno en el valle medio del Ebro: sus implicaciones arqueológicas. *Cuaternario y Geomorfología*, 5: 149-164.
- SUC, J.-P. (1980): *Contribution a la connaissance du Pliocène et du Pleistocène Inferieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne)*. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier.
- SUC, J.-P. (1984): Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-32.
- SUC, J.-P.; CRAVATTE, J. (1982): Etude palynologique du Pliocène de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne). Apports à la connaissance de l'histoire climatique de la Méditerranée occidentale et implications chronostratigraphiques. *Paléobiologie Continentale*, 13(1): 1-31.
- TARGARONA, J. (1997): *Climatic and oceanographic evolution of the Mediterranean Region over the last Glacial-Interglacial transition. A palynological approach*. LPP Contribution Series, nº. 7, Utrecht.
- TARGARONA, J.; ALONSO, B.; CACHO, I.; CANALS, M.; LÓPEZ-SÁEZ, J.A. (1996): Climatic changes during the Late Quaternary in south east Spain: implications for the establishment of the Murciano-Almeriense bioprovince. *Estudios Palinológicos*: 119-123.
- TAYLOR, D.M.; PEDLEY, H.M.; DAVIES, P.; WRIGHT, M.W. (1998): Pollen and mollusc records for environmental change in central Spain during the mid- and late Holocene. *The Holocene*, 8: 605-612.

- TORNQVIST, T.E.; JANSSEN, C.R.; PÉREZ-ALBERTI, A. (1989): Degradación antropogénica de la vegetación en el noroeste de Galicia durante los últimos 2500 años. *Cuadernos de Estudios Gallegos*, 38: 175-198.
- TRAVERSE, A. (1982): Response of world vegetation to Neogene tectonic and climatic events. *Alcheringa*, 6: 197-209.
- TRAVERSE, A. (1988): Plant evolution dances to a different beat. *Historical Biology*, 1: 277-301.
- TURNER, C. (1985): Problems and pitfalls in the application of palynology to Pleistocene archaeological sites in western Europe. *Palynologie archéologique* (J. Renault-Miskovsky, M. Bui-Thi-Mai y M. Girard, eds.), CNRS, Paris: 347-373.
- TURNER, C.; HANNON, G.E. (1988): Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B318: 451-485.
- TZEDAKIS, P.C. (1994): Vegetation change through glacial-interglacial cycles: a long pollen sequence perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B345: 403-432.
- TZEDAKIS, P.C.; ANDRIEU, V.; DE BEAULIEU, J.-L.; CROWHURST, S.; FOLLIERI, M.; HOOGHMESTRA, H.; MAGRI, D.; REILLE, M.; SADORI, L.; SHACKLETON, N.J.; WIJMSTRA, T.A. (1997): Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years. *Earth and Planetary Science Letters*, 150: 171-176.
- VAN ANDEL, T.H., TZEDAKIS, P.C. (1996): Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000-25,000 years ago: an overview. *Quaternary Science Reviews*, 15: 481-500.
- VANDENBERGHE, J. (1985): Palaeoenvironment and stratigraphy during the Last Glacial in the Belgian-Dutch border region. *Quaternary Research*, 24: 23-38.
- VAN DEN BRINK, L.M.; JANSSEN, C.R. (1985): The effect of human activities during cultural phases on the development of montane vegetation in the Serra da Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 44: 193-215.
- VAN DER HAMMEN, T.; WIJMSTRA, T.A.; ZAGWIJN, W.H. (1971): The floral record of the late Cenozoic of Europe. *The Late Cenozoic glacial ages* (K.K. Turekian, ed.), Yale University Press, New Haven: 391-423.
- VAN DER KNAAP, W.O.; VAN LEEUWEN, J.F.N. (1997): Late Glacial and early Holocene vegetation succession, altitudinal vegetation zonation, and climatic change in the Serra da Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97: 239-285.
- VÁZQUEZ, R.; RUIZ-ZAPATA, B. (1992): Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación durante los últimos 2000 años en la zona oriental de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central Español), a través del análisis polínico. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología*, 88: 235-250.
- WALKER, M.J.C. (1995): Climatic changes in Europe during the last glacial/interglacial transition. *Quaternary International*, 28: 63-76.
- WATTS, W.A. (1986): Stages of climatic change from Full Glacial to Holocene in northwest Spain, southern France and Italy: a comparison of the Atlantic coast and the Mediterranean basin. *Current issues in climate research* (A. Ghazi y R. Francheti, eds.), Proc. EC Climatology Programme Symposium, Sophia Antipolis: 101-112.
- WEIJERMARS, R. (1988): Neogene tectonics in the western Mediterranean may have caused the Messinian salinity crisis and an associated glacial event. *Tectonophysics*, 148: 211-219.
- WESTHOFF, V.; VAN DER MAAREL, E. (1973): The Braun-Blanquet approach. *Ordination and classification of communities* (R.H. Whittaker, ed.), Dr. W. Junk, The Hague: 617-726.
- WIJMSTRA, T.A. (1969): Palynology of the first 30 metres of a 120 m deep section in Northern Greece. *Acta Botanica Neerlandica*, 18: 511-527.
- WILLIS, K.J. (1994): The vegetational history of the Balkans. *Quaternary Science Reviews*, 13: 769-788.
- WILLIS, K.J. (1996): Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour*, 20(3): 110-114.
- WILLIS, K.J.; BENNETT, K.D. (1994): The Neolithic transition –fact or fiction? Palaeoecological evidence from the Balkans. *The Holocene*, 4: 326-330.
- WILLIS, K.J.; KLECZKOWSKI, A.; CROWHURST, S.J. (1999a): 124,000-year periodicity in terrestrial vegetation change during the late Pliocene epoch. *Nature*, 397: 685-688.
- WILLIS, K.J.; KLECZKOWSKI, A.; BRIGGS, K.M.; GILLIGAN, C.A. (1999b): The role of sub-Milankovitch climatic forcing in the initiation of the northern hemisphere glaciation. *Science*, 285: 568-571.
- WOILLARD, G.; MOOK, W.G. (1982): Carbon-14 dates at Grande Pile: correlation of land and sea chronologies. *Science*, 215: 159-161.
- YLL, E.I. (1992): *Estudi de l'evolució de la vegetació i el clima durant el Tardiglacial i el Postglacial a partir d'anàlisis políniques del Delta de l'Ebre i de Menorca*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona.
- YLL, E.I.; PÉREZ-OBOL, R. (1992): Instalación de los bosques deducida a partir del análisis polínico de un sondeo marino del Delta del Ebro (Tarragona, España). *Orsis*, 7: 21-30.
- YLL, E.I.; PÉREZ-OBOL, R.; PANTALEÓN-CANO, J.; ROURE, J.M. (1997): Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands). *Quaternary Research*, 48: 339-347.
- YLL, E.I.; PANTALEÓN-CANO, J.; PÉREZ-OBOL, R.; ROURE, J.M. (1998): Análisis polínico de coprolitos de *Myotragus balearicus*. La extinción de especies animales y vegetales durante el Holoceno en Mallorca (Islas Baleares). *Actas del XII Simposio de Palinología* (M.A. Fombella, D. Fernández y R.M. Valencia, eds.), León: 65.