

Génesis y evolución de los paisajes ibéricos cuaternarios. Fenómenos de persistencia, cambio y extinción florística

Origin and evolution of Quaternary landscapes in the Iberian peninsula. Floristic persistence, change and extinction

JOSÉ MARÍA POSTIGO-MIJARRA¹ Y EDUARDO BARRÓN²

¹ Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, E.T.S. de Ingeniería de Montes, Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid, 28040, Madrid. E-mail: jmpmij@gmail.com

² Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España - IGME, Ríos Rosas 23, Madrid E-28003. E-mail: e.barron@igme.es

Resumen Los paisajes vegetales ibéricos del Gelasense, Calabriense y Pleistoceno Medio estuvieron formados principalmente por bosques de coníferas y bosques mixtos con taxones mediterráneos en los que puede destacarse su notable y llamativa diversidad. La desaparición de estos bosques durante las fases más frías del Pleistoceno generó la apertura de la vegetación y la formación, en amplias regiones de Iberia, de áreas esteparias. Las principales extinciones se detectan aproximadamente en la transición al Pleistoceno Medio (e.j. *Liquidambar* o *Parrotia*). Sin embargo, es también destacable el hecho de que un importante conjunto de plantas termófilas/termohigrófilas sobrevivieron durante todo el Cuaternario (e.j. *Juglans* o *Castanea*). Probablemente, las denominadas áreas refugio desempeñaron un papel muy importante en la persistencia de sus poblaciones. Respecto al Tardiglacial y el Holoceno, podemos destacar que existen diferencias regionales muy importantes respecto al modelo de recuperación de la vegetación. Aunque el clima fue determinante, otros factores como la resiliencia de las poblaciones vegetales, la acción antrópica y otros aspectos de índole ecológica desempeñaron un significativo papel en la respuesta de la vegetación ante los cambios.

Palabras clave: Áreas refugio, Cuaternario, extinción, paisaje vegetal, paleobotánica, Pleistoceno.

Abstract *The vegetal landscapes of the Gelasian, Calabrian and Middle Pleistocene periods in the Iberian Peninsula were mainly covered by conifers and mixed forests with Mediterranean taxa. Interestingly, these forests showed an extraordinarily high diversity. The disappearance of the forests and the opening of the vegetation during the coldest glacial phases of the Pleistocene allowed the appearance of steppes in many areas of Iberia. The main extinctions of taxa are found during the Middle Pleistocene Transition (e.g. Liquidambar or Parrotia). However, it is also remarkable that a significant set of temperate taxa survived throughout the Quaternary (e.g. Juglans or Castanea). The so-called refuge areas probably played an important role in this long-term persistence. On the other hand, we observe strong regional differences in the recovery of vegetation after the Last Glacial Maximum. Climatic changes were significant but other factors such as resilience of populations, anthropogenic disturbances and other ecological factors also played a key role in the response of the vegetation.*

Keywords: *Refuge areas, Quaternary, extinction, vegetal landscape, palaeobotany, Pleistocene.*

INTRODUCCIÓN

Los paisajes vegetales ibéricos actuales son el fruto de una dilatada historia geobotánica fuertemente condicionada por el marco espacial en el que se han desarrollado. Por un lado, la situación de Ibe-

ria en el suroeste de Europa les permitió evolucionar bajo unas condiciones climáticas de relativa influencia glacial durante el Pleistoceno, lo cual ha favorecido la supervivencia de especies y comunidades termófilas a lo largo del Cuaternario. Por otro, la abrupta y variada orografía a lo largo y ancho del territorio ha configurado un complejo escenario de mesetas,

valles y montañas que tuvo como consecuencia la presencia de acusados contrastes de temperatura y humedad dentro del territorio, favoreciendo los fenómenos de desplazamiento altitudinal de especies. Del mismo modo, la disposición E-W de algunas de estas cadenas montañosas ha generado un cierto aislamiento del territorio ibérico respecto a Europa, poniendo trabas evidentes a los fenómenos de migración latitudinal también dentro de la Península (González-Sampérez *et al.*, 2010). Sin embargo, aunque los efectos de las glaciaciones hayan sido mucho menos evidentes que en otras áreas de latitudes más meridionales, la Península también se ha visto sometida a los avatares climáticos del Pleistoceno. El resultado de éstos, unido a factores ecológicos inherentes a las propias especies y comunidades, ha permitido configurar nuestros actuales paisajes vegetales, algunos de los más diversos en cuanto a taxones y comunidades vegetales se refiere del continente. Así, como resultado de los cambios sufridos durante el Cuaternario, la flora de la Península Ibérica e Islas Baleares se encuentra enmarcada en dos ámbitos climáticos y biogeográficos: la Región Eurosiberiana, situada

en el norte y noroeste peninsular, de clima húmedo y fresco sin sequía estival marcada, y la Región Mediterránea, ampliamente extendida en el resto del territorio, con inviernos relativamente fríos y sequía estival bien diferenciada (Peinado Lorca y Rivas-Martínez, 1987).

A pesar de los numerosos estudios llevados a cabo hasta la fecha, existen varios problemas evidentes a la hora de abordar la interpretación de los paisajes cuaternarios. Por un lado, la mayor parte de estos se refieren al Holoceno y al Pleistoceno Superior, existiendo un exiguo conjunto de datos para el Gelasense, Calabriense y el Pleistoceno Medio. Además, por lo general, estos estudios son fragmentarios, tienen dataciones imprecisas y proceden casi exclusivamente de secuencias polínicas cortas de áreas muy concretas. Teniendo en cuenta estas dificultades, nos proponemos realizar una síntesis de la vegetación cuaternaria que caracterizó los paisajes ibéricos, partiendo de los dramáticos acontecimientos acaecidos a finales del Neógeno.

¿EXISTE UN PUNTO DE RUPTURA DE LA FLORA CUATERNARIA CON LA DEL NEÓGENO?

La respuesta a esta pregunta se encuentra en el análisis de las secuencias palinológicas del Plioceno. En el Zancliense (Plioceno inferior) (Fig. 1), el enfriamiento progresivo que había caracterizado el Neógeno comenzó a experimentar fluctuaciones periódicas de temperatura, dando lugar durante la segunda parte del Plioceno, el Piacenziense (ca. [ca.=circa= aproximadamente] 3.6–2.6 millones de años [Ma]), a periodos de enfriamiento

acusados (Zachos *et al.*, 2001; Lisiecki y Raymo, 2005). Además, el clima se hizo más seco, consolidándose hace unos 3.2-3.1 Ma en una buena parte de Iberia la pertinaz sequía estival que caracterizará a partir de este momento los ecosistemas mediterráneos (Suc y Cravatte, 1982). Numerosos taxones, como por ejemplo *Ginkgo* y *Rhizophora* (mangle), los helechos arborescentes (Cyatheaceae) y abundantes representantes de familias que hoy se encuentran en regiones tropicales o subtropicales (p.e., Lauráceas, Pittosporáceas, Menispermáceas, Palmáceas y Hamamelidáceas) desaparecieron durante las fases inmediatamente anteriores al Cuaternario (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). En total, aproximadamente 36 taxones, entre familias y géneros, desaparecieron durante el Piacenziense, produciéndose un profundo cambio en las comunidades vegetales. Como consecuencia, los paisajes subtropicales de carácter sabanoide y los bosques mixtos con coníferas zonales y azonales dieron paso a unos ecosistemas en donde los taxones mediterráneos fueron poco a poco ganando terreno, combinándose con los supervivientes de las comunidades neógenas precedentes. La flora de origen paleotropical quedó diezmada, dando comienzo el Cuaternario.

EL INTERVALO GELASIENSE-CALABRIENSE (2,58-0,78 MA): BOSQUES DE ELEVADA DIVERSIDAD

Este largo periodo posee dos características que le confieren, en la Península Ibérica, un carácter bien definido. Por un lado, constituyó la etapa de mayor diversidad florística de las comunidades vegetales ibéricas del Cuaternario, al menos en cuanto a géneros y familias de árboles y arbustos se refiere. Por otro, y de forma llamativa, se produjo la desaparición de un importante grupo de taxones, configurándose a partir de este periodo unos paisajes vegetales muy similares a los actuales. Un ejemplo paradigmático de flora y vegetación de este periodo queda bien definido en la secuencia de Tres Pins (ca. 2,2-1,3 Ma) (Figs. 2A y 3; Leroy, 1997).

En este diagrama, en el que parece esbozarse la transición de una fase más fría inicial con dominio de *Pinus* a otra más cálida con una mayor presencia de quercíneas y frondosas (González-Sampérez *et al.*, 2010), se pone de manifiesto la importante mezcla y diversidad florística que hubo en este periodo. Al menos 7 tipos de coníferas aparecen representadas (*Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Pinus haploxyton*, cf. *Cathaya*, *Cedrus* y Cupressaceae) junto a un elenco de frondosas muy diverso en el que *Quercus* y *Carpinus* destacan desde un punto de vista cuantitativo (Leroy, 1997). Sin embargo, lo que más llama la atención es la diversidad de grupos representados. Junto a las especies mediterráneas y arctoterciarias típicas de los conjuntos vegetales actuales (e.j. *Olea*, *Fraxinus*, *Celtis* o *Acer*) destaca la presencia de tres conjuntos de taxones hoy día restringidos a partes del globo muy distantes. Este es el caso del elemento del suroeste asiático (e.j. *Cathaya* y *Eucommia*), algunos supervivientes paleotropicales como Sapotaceae, *Nyssa* o *Symplocos*, así como un conjunto de espe-

Fig. 1. Tabla cronoestratigráfica del Plioceno y Cuaternario (modificado de Cohen *et al.*, 2013).

Sistema	Serie	Piso	
Cuaternario	Holoceno		
	0.0117		
	Pleistoceno	Pleistoceno Superior	
		0.126	Pleistoceno Medio
	Calabriense	0.781	
1.80		Gelasense	
Neógeno	Plioceno	Piacenziense	
		3.60	Zancliense
	Mioceno	5.333	

cies que serán abundantes en las fases más cálidas y húmedas de los interglaciares, entre las que por ejemplo podemos destacar a *Pterocarya*, *Carya* o *Parrotia*.

En otras secuencias palinológicas mucho más cortas y con dataciones más imprecisas, se han inferido comunidades vegetales relacionables con las de Tres Pins que aportan en algunos casos datos sobre la presencia de otros taxones. Este es el caso de los yacimientos portugueses de Morgandinho y Algoz, de edad comprendida entre el Pleistoceno Inferior y la base del Pleistoceno Medio (Fig. 2A; Antunes *et al.*, 1986) en los que se ha identificado al género *Keteleeria*, conífera hoy restringida al sudeste asiático. Otro caso interesante es el de las taxodiáceas. El polen de estas coníferas aparece en diferentes yacimientos gelasienses peninsulares como el de Pampilhosa do Botao (Diniz, 1972) o el de Cal Guardiola (Postigo-Mijarra *et al.*, 2007), habiéndose hallado también maderas en el yacimiento de Caranceja (Alcalde *et al.*, 2004) (Fig. 2A). Estas referencias constituyen algunas de las últimas evidencias para este grupo en el continente europeo. Es, precisamente Cal Guardiola (1.2-0.78 Ma) el único yacimiento en el que se ha encontrado presencia fósil para el castaño de indias (*Aesculus*) a nivel peninsular, en este caso a partir de maderas fósiles. Adicionalmente, el análisis de impresiones foliares del yacimiento catalán de Crespià permitió inferir una asociación característica de un bosque decíduo integrado por *Quercus cerris*, *Carpinus suborientalis*, *Carya minor*, *Zelkova crenata* y *Parrotia persica* (Fig. 2A; Roiron, 1983; 1992). Contemporáneos, al menos parcialmente, con Cal Guardiola, son los niveles de Atapuerca relacionados con el Calabriense (unida-

des litoestratigráficas TD6 y TD7; ca. 0.9-0.7 Ma) (Fig. 2A; Rodríguez *et al.*, 2011). En estos se pone de manifiesto la existencia de un bosque mediterráneo abierto con robles y encinas y otras frondosas como *Ceratonia*, *Carpinus t. betulus* y *Castanea*. Las taxodiáceas, así como *Pinus* y *Cedrus*, también aparecen representadas en la secuencia (González-Sampérez *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011).

A modo de resumen, y teniendo en cuenta el análisis de secuencias complementarias coetáneas, en algunos casos más cortas e imprecisas en su datación (p.e. Mas Miguel, Moli Vell [Geurts, 1979; De Dekker *et al.*, 1979], Bobila Ordis [Leroy, 2008] o Caranceja [Alcalde *et al.*, 2004]) (Fig. 2A), se pone de manifiesto la existencia de unos paisajes con una elevada diversidad, con presencia de elementos florísticos muy diversos, entre ellos algunos taxones de origen paleotropical, y la relevancia, aún, de numerosos géneros de óptimo climático cálido-húmedo (ej. *Aesculus*, *Parrotia* o *Liquidambar*). Por otro lado, *Pinus* y *Quercus* dominaron ya en buena parte de los paisajes ibéricos a lo largo de este periodo, unas veces conviviendo de manera conjunta y otras alternando entre ellos como respuesta a fluctuaciones ambientales. Finalmente, la dinámica de la vegetación pone de manifiesto la presencia de estadales e interestadales para esta fase del Cuaternario.

La MPT: un punto de inflexión para la flora cuaternaria.

A finales del Calabriense se observa en el registro peninsular un destacado evento: catorce géneros de coníferas y frondosas, todos ellos integrantes habituales de los paisajes de las primeras etapas del Pleistoceno, desaparecieron de forma conjunta

Fig. 2. Localización en la Península Ibérica de los yacimientos cuaternarios citados en el texto: A. Gelasiense y Piacenciense: 1- Tres Pins y Mas Miguel, 2- Morgandinho, 3- Algoz, 4- Pampilhosa do Botao, 5- Cal Guardiola, 6- Crespià, Mas Grill y Moli Vell, 7- Atapuerca, 8- Bòbila-Ordis, 9- Caranceja. B. Pleistoceno Medio: 1- Pla de l'Estany, Vall d'en Bas y Pla de les Preses, 2- Vila nova de Milfontes, Ribeira de Provença, São Pedro de Muel, Porto Covo, Ribeira do Penegal y Samourqueira, 3- Alpiarça, 4- Sines (Morgavel), 5- Mealhada, 6- Villaverde, 7- Atapuerca, 8- Torralba y Ambrona, 9- Villacastín, 10- Formación Pinedo, 11- Padul, 12- Río Aguas. C. Pleistoceno Superior: 1- Abric Romaní, 2- Cova l'Arbreda, 3- Área Longa, 4- Pernerias, 5- La Pila, 6- Santa Catalina, 7- Peña del Perro, 8- El Abalarío. D. Holoceno: 1- Navarrés, 2- Lagoa de Albufeira, 3- Albufera d'Alcúdia, 4- Quintana Redonda, 5- Gredos y Cuerpo de Hombre, 6- Interior de la Cuenca del Duero, 7- Mallorca, 8- Menorca.

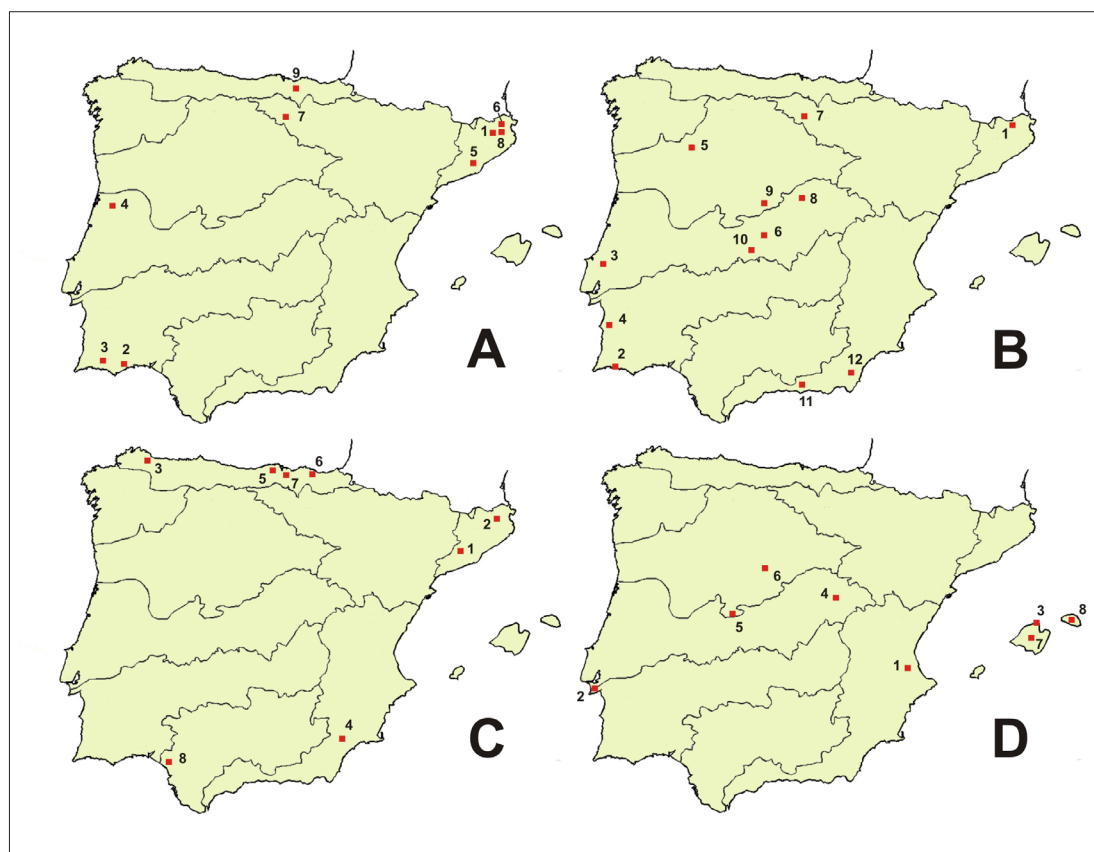
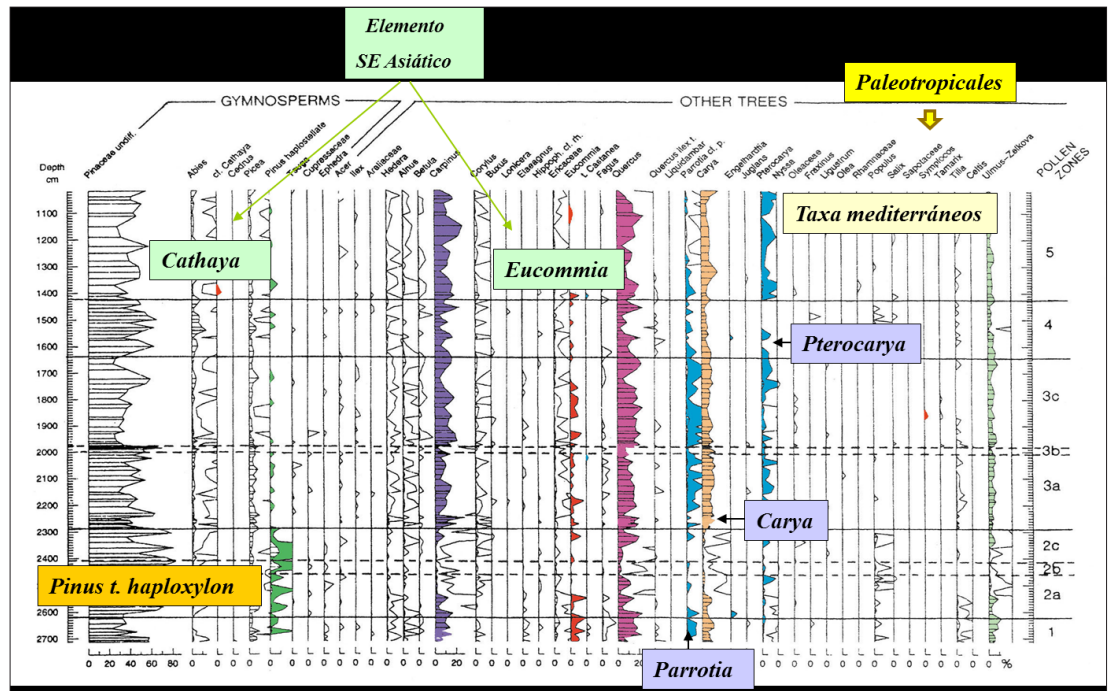


Fig. 3. Secuencia polínica de Tres Pins (modificada de Leroy, 1997). Se recomienda consultar la versión digital.



del registro en los inicios del Pleistoceno Medio (Fig. 4; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a). Una posible explicación es la climática. El paso de la ciclicidad glacial de 41 ka a 100 ka (Lisiecky y Raymo, 2007) a lo largo de la llamada Transición al Pleistoceno Medio (MPT, en sus siglas en inglés), que tuvo lugar aproximadamente durante los MIS 36-18 (1250-700 ka), tuvo como consecuencia una intensificación del frío en los estadales y la disminución de la disponibilidad hídrica tanto edáfica como ambiental durante los mismos, lo cual pudo ser la causa de la desaparición de numerosos géneros termófilos o termohigrófilos (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a). Precisar el momento exacto de su desaparición es una tarea imposible de realizar. Sin embargo, podemos suponer que las duras condiciones de los estadales del Pleistoceno Medio debieron suponer una importante barrera para la supervivencia de estos taxones. No hay que descartar que en un futuro pueda aparecer alguna cita esporádica de estos, pero en cualquier caso, no cuestionaría la rarefacción de sus poblaciones a par-

tir de la MPT y por ende, el hecho de que los paisajes vegetales experimentaron un cambio importante de composición y fisionomía. Nuevamente, al igual que sucedió en el Piacenziense la flora quedó diezmada, dando comienzo el Pleistoceno Medio.

EL LARGO Y DIFÍCIL TRÁNSITO DEL PLEISTOCENO MEDIO (0,78-0,125 KA)

El cambio de ciclicidad glacial provocó una etapa de frío intenso generalizado, produciéndose durante el Pleistoceno Medio el conjunto más importante de largas e intensas glaciaciones de la historia del Cuaternario (Becquey y Gersonde, 2002). En la Península, esta etapa presenta varias características bien definidas: escasez general de datos, casi total ausencia de secuencias largas, dataciones imprecisas y, probablemente, debido a la génesis de los yacimientos estudiados, un cierto sesgo tafonómico hacia el conocimiento de los periodos glaciales o es-

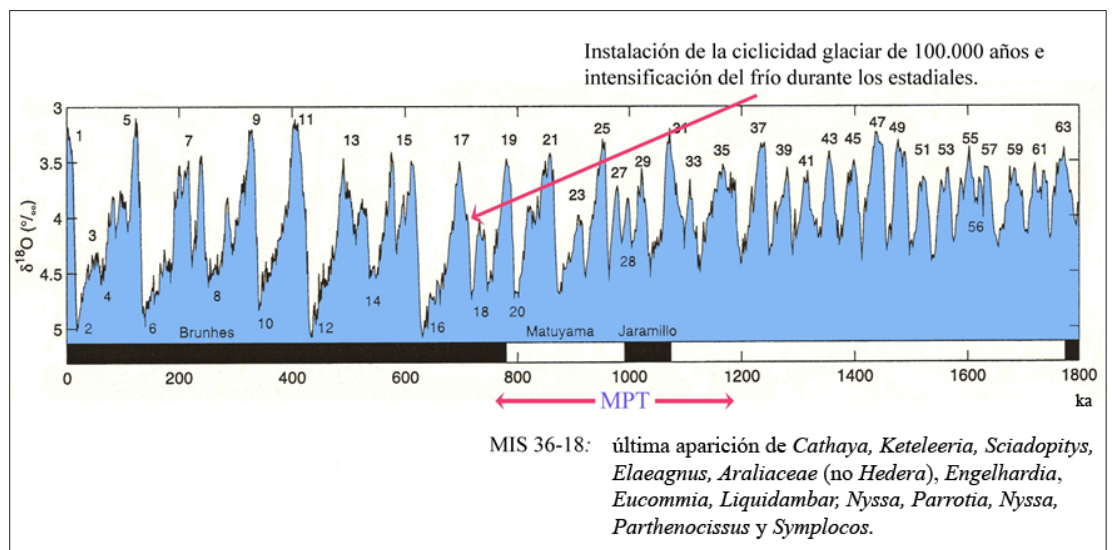


Fig. 4. Relación de taxones que desaparecen del registro fósil con la transición al Pleistoceno Medio (modificado de Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a).

YACIMIENTO (VER FIG.1B)	EDAD	VEGETACIÓN	BIBLIOGRAFÍA
Pla de l'Estany	Riss (190-170)	Pinus, Abies, Quercus, Corylus y Olea-Phillyrea.	(Burjachs, 1990).
Vila nova de Milfontes	Riss, Riss-Würm	Pinus, Ericaceae, Betula, Salix, Alnus y Castanea.	(Andrade, 1944).
Ribeira da Provença	Riss	Pinus, Ericaceae, Betula, Salix, Ulmus y Castanea.	(Andrade, 1944).
Alpiarça	Riss I	Pinus, Ericaceae, Salix.	(Andrade, 1944).
Samourqueira	Riss I	Pinus, Betula, Alnus, Ericaceae, Quercus	(Teixeira, 1943).
San Pedro de Muel	Tirreneano III (Riss)	Pinus pinaster, Ericaceae, Betula, Corylus, Rhus.	(Zbyzewsky, 1958).
Sines (Morgavel)	Riss	Pinus y Ericaceae	(Andrade, 1944).
Mealhada	Tirreneano III (Riss)	Pinus (P. sylvestris/P. cembra), Ericaceae, Betula, Ulmus, Salix, Quercus.	(Andrade, 1944).
Porto Covo	Riss?	Pinus, Ericaceae, Betula y Quercus.	(Andrade, 1944).
Ribeira do Penegral	Riss / Mindel-Riss	Pinus y Salix	(Andrade, 1944).
Pla de les Preses	Mindel-Riss	Pinus, Betula, Abies, Quercus, Tilia y Artemisia.	(Pérez Obiol et al., 1986).
Vall d'en Bas	Mindel-Riss	Quercus p., Carpinus, Juglans, Tilia, Alnus y Corylus.	(Cros et al., 1986).
Villaverde	Mindel-Riss	P. sylvestris, Juglans, Fagus, Picea y Quercus.	(Menéndez Amor y Flörchütz, 1959).

tadales. Un gran conjunto de secuencias ubicadas en el noreste y occidente peninsular que cumplen estas características quedan recogidas en la tabla I.

Como puede apreciarse, en estos yacimientos el género *Pinus* aparece frecuentemente junto a otras coníferas (*Abies/Picea*) estando también asociado a *Quercus*, *Betula*, *Corylus* y *Ericaceae*, especialmente en las secuencias más occidentales. Para el centro peninsular destaca nuevamente el yacimiento de Atapuerca (Galería; ca. 256-200 ka) (Fig. 2B; García-Antón y Sainz-Ollero, 1991; Berger *et al.*, 2008). Su registro muestra una secuencia relativamente continua dominada por *Quercus* deciduos y perennifolios y, ocasionalmente, altas frecuencias de *Pinus* y *Cupressaceae*. Taxones mediterráneos (e.j. *Olea*, *Pistacia*, *Phillyrea*, *Ceratonia*) y mesófilos (e.j. *Corylus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Fagus*, *Juglans*, *Platanus*) se encontraban bien representados. En su conjunto, se aprecian oscilaciones periódicas en el tiempo con dominancia de diferentes conjuntos vegetales y apertura de la vegetación en fases frías.

También en el centro peninsular, los datos de las localidades de Torralba y Ambrona, muestran una vegetación abierta tipo estepa con presencia de *Pinus* (en Torralba, *Pinus* cf. *sylvestris*), que alternaba con *Juniperus*, *Artemisia* y *Poaceae*, y algunos elementos mesófilos y/o mediterráneos como *Quercus*, *Castanea*, *Fagus*, *Juglans* y *Olea* (Fig. 2B; Ruiz-Zapata *et al.*, 2003; Postigo-Mijarra *et al.*, 2016). Otros yacimientos de edad coetánea, también del interior peninsular y que reflejan paisajes similares, son los de Villaverde (Menéndez-Amor y Florschütz, 1963), Villacastín (Carrión *et al.*, 2007) y la Formación Pinedo (Ruiz-Zapata *et al.*, 2004) (Fig. 2B). Esta alternancia de paisajes estépicos abiertos con dominancia de *Artemisia*, *Chenopodiaceae* y coníferas (e.j. *Pinus*) con fases templadas, debió de ser frecuente no sólo en el interior peninsular. Así, en secuencias más meridionales como la de Padul (Florschütz *et al.*, 1971) o Río Aguas (Schulte *et al.*, 2008) y las de los márgenes continentales (e.j. Sánchez-Goñi *et al.*, 1999; Roucoux *et al.*, 2006) (Fig. 2B) puede apreciarse el desarrollo de fases frías y xéricas, coincidentes

con estadales con predominio de coníferas (*Pinus*, *Juniperus*), *Ephedra*, *Artemisia* y *Chenopodiaceae* alternando en muchas ocasiones con fases interglaciares o interestadales más cálidas con mayor relevancia de mediterráneos y decídus como *Quercus*, *Carpinus*, *Corylus* o *Betula*. Esta dinámica vegetal constituye uno de los rasgos más característicos del Pleistoceno Medio. Otro de sus rasgos es el referido a la flora. A excepción de algunas referencias esporádicas, como por ejemplo *Tsuga*, citada en la base de Padul, de edad imprecisa y discutida (Pons y Reille 1988; González-Sampéiz *et al.*, 2010), o algunas últimas citas como *Carya*, *Ostrya* (Geurts, 1979) o *Pterocarya* (González-Sampéiz *et al.*, 2013), el conjunto de las secuencias ofrece unos paisajes relativamente similares a los actuales. Sin embargo, aún encontraremos bosques poblados o incluso quizás definidos por otros taxones que terminarán desapareciendo o reduciéndose *in extremis* a lo largo del Pleistoceno Superior y el Holoceno. Este es el caso de *Picea*, *Cedrus*, *Platanus* y *Carpinus*.

Tabla I. Vegetación y cronología aproximada de diversos yacimientos del Pleistoceno Medio peninsular.

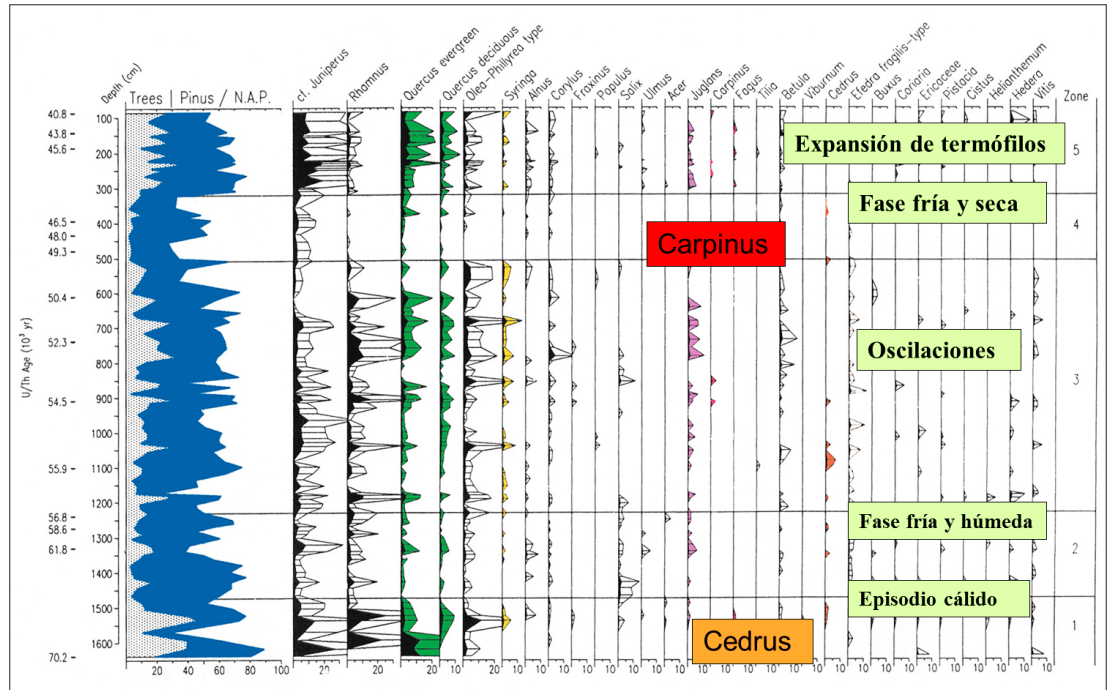
EL ÚLTIMO CICLO GLACIAR E INTERGLACIAR

EL PLEISTOCENO SUPERIOR (125-11.5 ka BP)

Aunque hay zonas en Iberia en las que no ha sido posible encontrar secuencias o yacimientos con microfósiles que aporten información secuencial completa para el Pleistoceno Superior, el conjunto de datos para esta época del Cuaternario es mucho más abundante, pudiendo encontrarse algunas secuencias bien datadas que cubren la mayor parte del último ciclo glacial-interglacial. Hasta el momento, el análisis de los datos conocidos muestra unos rasgos similares que detallamos a continuación:

1. Los bosques de coníferas (principalmente pinares, aunque en muchas ocasiones tiene relevancia el género *Juniperus*) o las formaciones mixtas de *Pinus-Quercus* con mesohigrófilos alternaron con paisajes abiertos de gramíneas o compuestas en respuesta a las fluctuaciones climáticas provocadas por la alternancia de estadales e interestadales.

Fig. 5. Secuencia polínica de Abric Romaní (modificado de Burjachs y Juliá, 1994).



Esta dinámica ya podía observarse incluso desde las primeras etapas del Pleistoceno pero el control cronológico de estas secuencias más recientes permiten detectar estos cambios con mucha mayor precisión. A modo de ejemplo podemos comentar la secuencia de Abric Romaní (Fig. 2C; Burjachs y Juliá, 1994) correspondiente al estadio isotópico marino (MIS) 4 (70-40 ka) (Fig. 5). En ella puede apreciarse, desde un punto de vista de composición florística, el predominio de *Pinus-Juniperus* junto a robles, encinas y un diverso conjunto de especies mesófilas y mediterráneas. También es destacable la presencia polínica tanto de *Carpinus* como de *Cedrus*.

Un caso particular de estadal lo constituye el máximo glacial wurmiense (*Last Glacial Maximum* en sus siglas en inglés, LGM), la fase más fría del úl-

timo ciclo glacial-interglacial que se desarrolló hace unos 20-18 ka BP (antes de la actualidad). Esta fase de extremo frío ha quedado marcada en la mayor parte del registro de las secuencias de este periodo, y aunque con diferencias regionales y de altitud, es fácilmente reconocible por la expansión de formaciones abiertas esteparias y la casi ausencia o desaparición de los elementos arbóreos. Un ejemplo en el Norte peninsular puede apreciarse en la Cova de l'Arbreda (Figs. 2C y 6; Burjachs, 1993).

2. La diferenciación regional de la vegetación ya esbozada en las secuencias del Pleistoceno Medio, queda patente, de forma clara, en el análisis de estas secuencias del Pleistoceno Superior, dado que ya existían elementos peculiares que definían con claridad una vegetación atlántica y otra mediterránea.

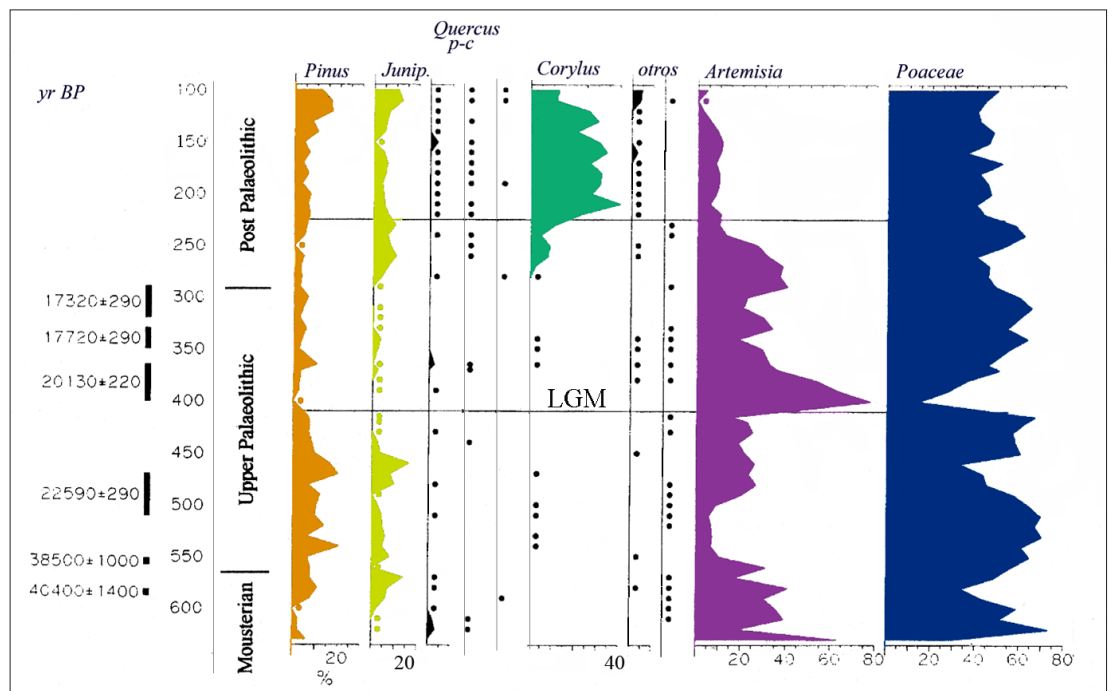


Fig. 6. Diagrama de Cova de l'Arbreda en la que se señala aproximadamente la fase que se corresponde con el LGM (modificado de Burjachs, 1993).

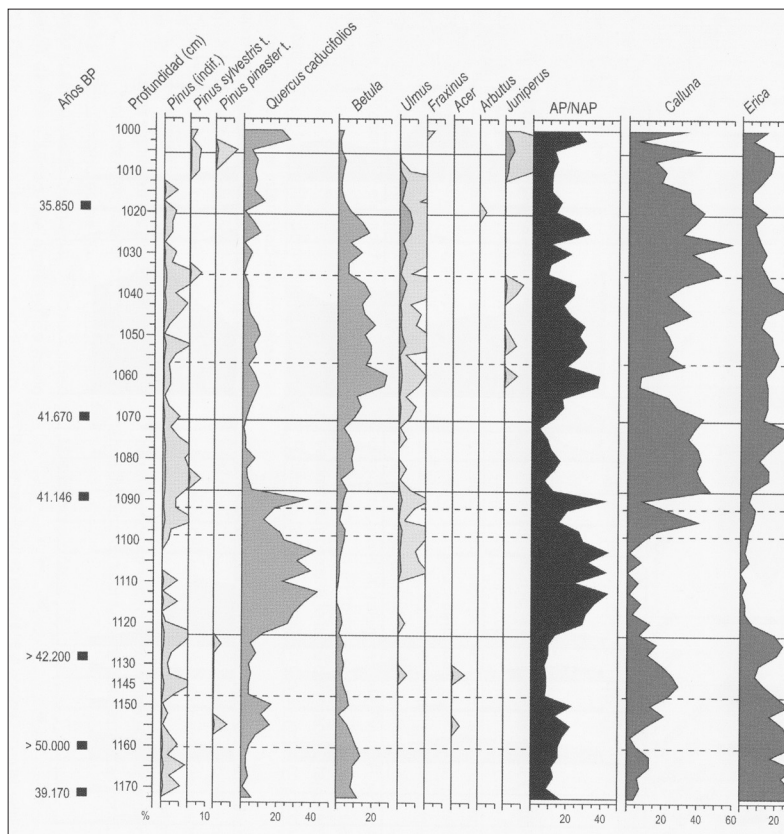
nea. Por ejemplo, la abundancia del elemento termófilo mediterráneo en el sureste ibérico, y de las ericáceas y los mesohigrófilos en el Norte y occidente peninsular.

Un ejemplo de esta diferenciación regional se observa en el sondeo de Área Longa (Galicia; MIS 5c a MIS 3) (Fig. 2C; Gómez-Orellana *et al.*, 2007). En esta secuencia se pone de manifiesto la relevancia de algunos taxones, por ejemplo *Calluna* o *Erica*, a lo largo de todo el periodo, hallando su máxima representación en el MIS 4 (Fig. 7). Los bosques estuvieron dominados en la fase templada del MIS 5c por frondosas (*Fagus*, *Betula*, *Quercus robur*), mientras que en el estadal del MIS 4 su importancia se redujo apareciendo espacios abiertos como lo indican los altos porcentajes de *Calluna*, *Erica* y Poaceae. Hay que destacar la presencia de *Abies*, *Picea* y *Carpinus*, hoy en día desaparecidos de esta zona. En general, puede afirmarse para el N/NW peninsular el predominio de especies mesohigrófilas, con pinares atribuidos a *P. sylvestris* y *P. pinaster* en cotas bajas.

Por otro lado, en la Iberia mediterránea, la presencia de taxones termófilos queda patente en la secuencia polínica musteriense de Perneras (Fig. 2D; Carrión *et al.*, 1995). Aquí, junto a *Pinus* y *Quercus*, vivieron taxones mediterráneos como *Olea-Phillyrea* y *Pistacia*, que estaban acompañados por un conjunto de plantas termófilas muy significativas como *Withania*, *Myrtus*, *Lycium* o *Periploca*. También llama la atención la existencia en el área de especies mesohigrófilas que estaban refugiadas en los fondos de valle.

3. La presencia de algunos taxones hoy en día extintos o casi desaparecidos en los bosques ibéricos del Pleistoceno Superior constituye también una diferencia significativa respecto al Holoceno. Así, como lo atestigua el registro polínico y antracológico, *Carpinus* fue un taxón frecuente principalmente en el norte peninsular, mientras que *Picea* habitó al menos en la cordillera Cantábrica. El caso del carpe es bastante llamativo porque en la actualidad quedan tan solo exiguas poblaciones relictas en la cuenca del río Bidasoa (Aizpuru y Catalán, 1984). Sin embargo, es un taxón que habitó en la Península desde el Oligoceno (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a) y que estuvo ampliamente repartido por ésta durante el Pleistoceno, como así lo atestiguan abundantes estudios palinológicos (Fig. 8). Sin embargo, experimentó una drástica reducción de sus poblaciones durante el Holoceno. Las causas de esta extrema reducción se desconocen, aunque se ha indicado como una posible causa la actividad humana y/o la competencia con robles, hayas y avellanos (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a).

Otro caso muy interesante es *Picea*. Este taxón formó parte de los bosques del norte de la Península, al menos hasta los inicios del Holoceno. A partir de macrorrestos, el género *Picea* ha sido identificado en tres yacimientos arqueológicos de la costa Cantábrica (La Pila, Santa Catalina y Peña del Perro [Uzquiano, 1995; González-Sampérez *et al.*, 2010]). Tampoco están claros los posibles motivos de su desaparición, habiéndose mencionado como posibles factores de su declive y extinción la competencia con otras especies arbóreas y/o la acción antrópica (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a).



4. Como respuesta a las fluctuaciones climáticas, en zonas montañosas tanto del interior como del exterior de la Península Ibérica, se produjeron continuos desplazamientos altitudinales. Esto provocó que en fondos de valle o zonas del interior de las cuencas, especies microtermas cohabitaran con otras más termófilas. Este proceso se enmarca en la dinámica habitual a lo largo del Cuaternario de extensión y retracción de los bosques, desde zonas altitudinalmente superiores a zonas de menor cota, por ejemplo valles y zonas intracuenca. Como consecuencia de estos desplazamientos altitudinales, se produjo en latitudes meridionales y orientales peninsulares una significativa mezcla de taxones, generándose bosques o áreas de una elevada diversidad en espacios relativamente reducidos. Por ejemplo, durante los

Fig. 7. Secuencia polínica de Área Longa en la que destaca la importancia de ericáceas como *Calluna* o *Erica* (modificado de Gómez-Orellana *et al.*, 2007).

Fig. 8. Citas de *Carpinus* sp. en el Pleistoceno Superior de la Península Ibérica.



estadales, las coníferas más microtermas (ej. *Pinus sylvestris/nigra*) experimentaron descensos altitudinales desde las sierras interiores a zonas más externas, en ocasiones en zonas próximas a la costa donde los taxones mediterráneos ya eran frecuentes en las comunidades vegetales (Fig. 9). Como resultado, se produjo un interesante fenómeno de mezcla de especies y comunidades vegetales.

5. La enorme diversidad espacial de Iberia, tanto topográfica como litológica, permitió la existencia de numerosos enclaves en los que existieron diferentes condiciones microclimáticas. Así, las zonas del interior de las cuencas sedimentarias y los fondos de valle ligados a sierras de altitud media (Costa *et al.*, 1990) debieron jugar un papel importante favoreciendo la supervivencia de especies termófilas o higrófilas durante los periodos glaciales más adversos. A partir de estas áreas, que podríamos incluir en un amplio concepto denominado **áreas refugio**, se produjeron los fenómenos de recolonización una vez que las condiciones ambientales volvieron a ser favorables para estas especies. Del estudio de la velocidad de recolonización de espacios adyacentes, de la estructura genética de las poblaciones y de modelos climáticos, sabemos que estas áreas refugio no existieron sólo en el sureste ibérico sino que estuvieron repartidas por todo el territorio peninsular (Carrión *et al.*, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008; González-Sampérez *et al.*, 2010). De hecho, el conjunto de evidencias que apoyan la supervivencia de numerosas poblaciones de especies de árboles durante los MIS 4, 3 y 2, tanto en áreas montañosas (e.j. Cordillera Cantábrica, Sistema Central o Cordilleras Béticas) como en zonas intracuenca, es muy numeroso (González-Sampérez *et al.*, 2010). También es interesante reseñar el caso de especies

mesohigrófilas y/o microtermas, que pudieron encontrar durante los interstadiales más cálidos de la Región Mediterránea las condiciones idóneas para sobrevivir en valles y gargantas con condiciones microclimáticas favorables. En este sentido, el sureste peninsular jugó un papel esencial hasta épocas muy recientes, permitiendo la supervivencia de un elenco de taxones mesohigrófilos muy importante (ej. *Corylus* o *Tilia*), que se mezclaron en áreas reducidas con especies mediterráneas (González-Sampérez *et al.*, 2010).

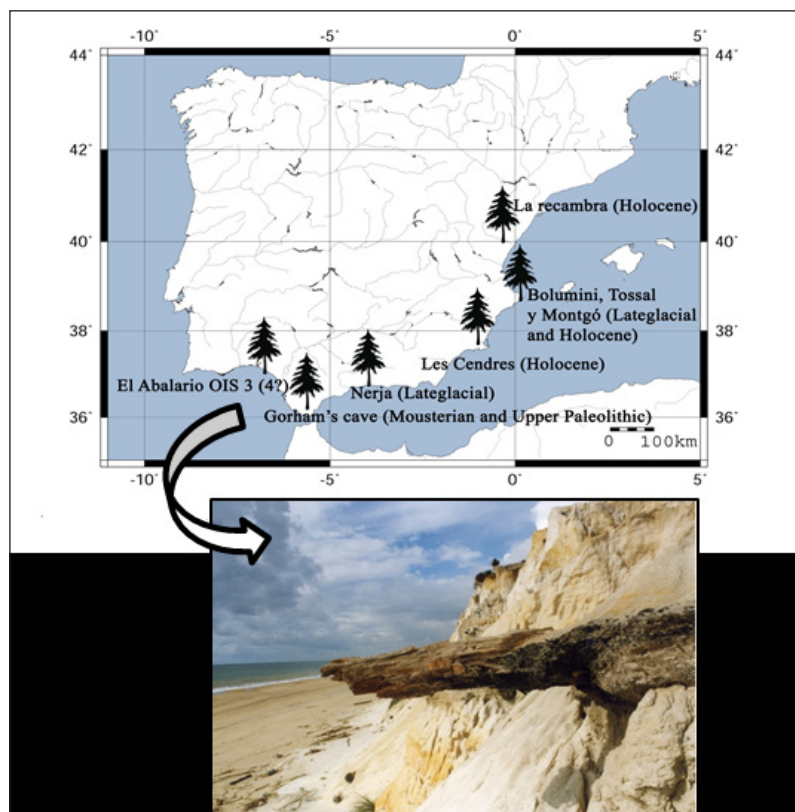
MIGRACIÓN, EXTINCIÓN, RESILIENCIA Y ACCIÓN ANTRÓPICA: EL TARDIGLACIAL Y LA COMPLEJA DINÁMICA HOLOCENA (18-0 KA BP)

La última fase del Cuaternario está determinada por la abundancia de datos disponibles, a veces con un grado de detalle muy significativo. A partir de la profusa información disponible, la historia de la vegetación durante este periodo estuvo caracterizada por una serie de rasgos generales que de modo sintético detallamos a continuación:

A. - LA AUSENCIA DE UN MODELO ÚNICO DE DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN

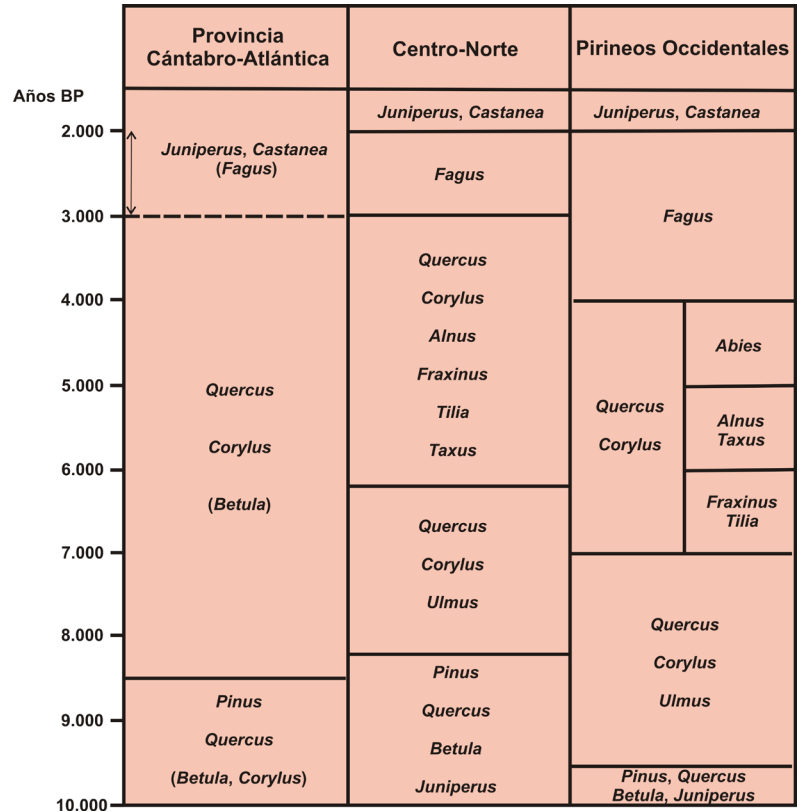
1. La deglaciación a partir del LGM generó un aumento de la disponibilidad hídrica y de la temperatura. En las áreas englobadas en la Región Eurosiberiana de gran parte de Europa, incluyendo el N y NE peninsular, tuvo como consecuencia el incremento de la vegetación arbórea durante el Tardiglacial (14.700-11.500 años cal BP=edad calibrada antes de la actualidad). De este modo, se produjo un mosaico de paisajes caracterizados por coníferas, abedulares y bosques mixtos de robles y pinos que alternaban con estepas crioxerófitas (Tzedakis, 1994; Ramil-Rego *et al.*, 1998; Carrión *et al.*, 2010). La llegada del Holoceno provocó una recuperación de los bosques en las regiones atlánticas, la montaña cantábrica, los Pirineos y los sectores más septentrionales de la sub-Meseta Norte (Fig. 10). En estas zonas se infieren dos fases: una primera representada por la expansión de *Betula* y *Pinus*, para dar paso posteriormente a una segunda consistente en la recuperación de las frondosas: *Quercus* caducifolios, *Corylus*, *Ulmus*, *Alnus* y, finalmente, *Fagus*. En estas primeras etapas post-glaciales, al igual que en otras del Pleistoceno, también pudo jugar un papel destacado el género *Juniperus* (Carrión *et al.*, 2000; Morla, 2003).
2. El cambio de vegetación que se produjo en Iberia durante el Tardiglacial y las primeras fases del Holoceno constituyó una clara respuesta al cambio de las condiciones climáticas. Así, periodos cortos, a escala de centenares o incluso decenas de años, han quedado perfectamente definidos por las variaciones de la vegetación (Pérez-Obiol, 2007; Carrión *et al.*, 2010). Por ejemplo, el Dryas reciente, periodo de intenso frío que se produjo entre 12.650 y 11.500 años cal BP, ha quedado reflejado en la vegetación de la Iberia Atlántica, e incluso de la mediterránea, a través de la expansión de xerófitos como *Artemisia* o *Ephedra* y la

Fig. 9. Referencias fósiles de *Pinus nigra* en el sur y levante durante el Pleistoceno Superior y Holoceno y detalle de la madera fósil del yacimiento de El Abalarío perteneciente a *P. nigra* en la costa del Parque Natural de Doñana (modificado de Postigo-Mijarra *et al.*, 2010b).



reducción de las formaciones arbóreas.

3. El análisis de las secuencias del ámbito de la Región Mediterránea muestra no pocas variaciones a esta dinámica general de la vegetación, siendo muy difícil encontrar rasgos comunes o un patrón similar en todas ellas. Un ejemplo de tal variación lo constituye la tardía sustitución de las formaciones de pinos por las de frondosas durante los primeros milenios del Holoceno o incluso en su segunda mitad, situación que puede apreciarse en un número significativo de secuencias como por ejemplo Navarrés (Carrión y Van Geel, 1999), Lagoa de Albufeira (Queiroz, 1989) o Albufera d' Alcudia (Burjachs *et al.*, 1994) (Fig. 2D). La resiliencia de los pinares en estos ambientes es notable y sólo procesos de tipo catastrófico, como por ejemplo incendios repetidos o quizás los cambios climáticos acaecidos en la segunda mitad del Holoceno, parecen haber favorecido su reemplazamiento natural por el de especies típicamente mediterráneas.
4. Una variante extrema de este largo proceso de inercia de las poblaciones de pino se produjo en la Iberia continental. En algunos de estos ambientes de intenso frío y xericidad del centro peninsular, las formaciones de *P. sylvestris* y *P. nigra* dominaron principalmente en áreas montañosas, mientras que las de *P. pinaster* vivieron en zonas más bajas a lo largo de buena parte del Holoceno, siendo reemplazados en la segunda mitad del mismo por frondosas o formaciones arbustivas, en muchos de los casos atribuidos a la acción antrópica en estas áreas. Algunos ejemplos los hallamos en secuencias o yacimientos tales como Quintana Redonda (Fig. 11; García Antón *et al.*, 1995), Gredos (Rubiales *et al.*, 2007), Rascafría (Franco *et al.*, 1998) o el interior de la cuenca del Duero (Morales-Molino *et al.*, 2012) (Fig. 2D). Por otra parte, en ambientes mediterráneos secos, las formaciones mixtas de *Pinus-Quercus* tuvieron también una larga persistencia como se ha constatado en el valle del Ebro y en otras zonas más meridionales del Este peninsular (Pérez-Obiol *et al.*, 2010). Si bien durante los primeros milenios los pinos (*P. sylvestris/nigra*) formaron parte de estas comunidades, otras especies como *P. pinea* y *P. halepensis* pudieron haber desempeñado a finales del Holoceno un importante papel ecológico (Carrión *et al.*, 2010).
5. Otra variación de este modelo es la generada por factores climáticos regionales, como la aridez. En estos ambientes, los taxones xerófitos, mesófilos y las quercíneas tuvieron diferentes comportamientos según el área considerada, estando bastante influenciados por los factores bioclimáticos y antrópicos (Pantaleón-Cano *et al.*, 2003; Carrión *et al.*, 2010; Pérez-Obiol *et al.*, 2010).
6. En las Islas Baleares, a partir de estudios realizados en Mallorca y Menorca, se han hallado algunas particularidades notables. Así, existieron bosques principalmente integrados por *Juniperus*, *Corylus*, *Pinus* y *Buxus* como especies principales desde hace 7.800 años cal BP (Burjachs *et al.*, 1994; Yll *et al.*, 1997). Aproximadamente

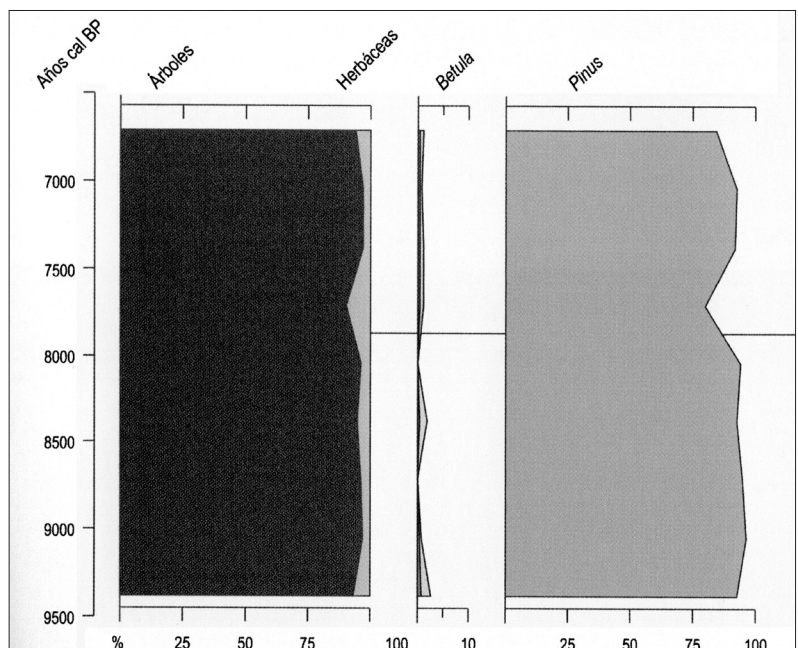


hace 6.000 años BP, estas formaciones experimentaron un cambio drástico que coincidió con aumentos significativos de polen de *Olea*. En qué medida la acción climática y antrópica contribuyeron a este cambio de la vegetación, aún no está claro.

Fig. 10. Modelos de recuperación de la vegetación para el Norte peninsular (modificado de Carrión *et al.*, 2000).

7. En general, la mayor expansión de los bosques en Iberia se produjo durante los primeros milenios del Holoceno. Aproximadamente entre 7.000-6.000 años cal BP los taxones deciduos que estaban extendidos incluso por regiones litorales disminuyeron o desaparecieron, siendo reemplazados por taxones esclerófilos (Pérez-

Fig. 11. Ejemplo de larga persistencia de los pinares en secuencias del interior peninsular, secuencia de Quintana redonda (modificado de García-Antón *et al.*, 1995).



Obiol *et al.*, 2010). Existe, sin embargo, una cierta diacronía en esta recuperación. Así, en el sur de la Península, la recuperación de *Quercus* es anterior en las áreas cálidas más septentrionales (Carrión *et al.*, 2010).

B. PROCESOS DE EXTINCIÓN VERSUS PERSISTENCIA DE TAXONES

8. Durante el Holoceno se extinguió el género *Platanus* de los paisajes ibéricos. Este aparece en el registro Cuaternario de forma continua aunque de modo escaso y fragmentario. Su desaparición podría estar ligada a fenómenos de competencia con árboles ribereños como *Salix* o *Fraxinus*, o a procesos ecológicos desconocidos (García-Antón *et al.*, 1990; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a). Otro taxón con registro palinológico continuo a lo largo del Pleistoceno es *Cedrus*. Según algunos autores, todo el polen procede únicamente del Norte de África (Magri y Parra, 2002). Otros, sin negar esta posible vía de entrada polínica, indican que no debería descartarse del todo su posible presencia relictiva durante el Cuaternario, incluido el Pleistoceno Superior y el Holoceno (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a) en los sistemas montañosos peninsulares. Recientemente, se ha detectado su presencia de forma más o menos continua (5%), en el yacimiento de Cuerpo de Hombre (Sierra de Gredos, Fig. 2D), habiéndose interpretado su presencia como natural y autóctona en la zona (Ruiz-Zapata *et al.*, 2011).
9. Una posible explicación a la variabilidad de la dinámica y los paisajes holocenos de la Iberia mediterránea podría estar relacionada con la heterogeneidad espacial del territorio. Esta generó enormes diferencias microclimáticas y edáficas que sumadas a la heterogeneidad espacial de la vegetación instalada en esas zonas durante el Pleistoceno Superior, provocó enormes diferencias de unos lugares a otros (Carrión *et al.*, 2010). La presencia y la mayor o menor proximidad de áreas refugio en unas regiones u otras también podría explicar la recuperación más o menos rápida de la vegetación en una zona determinada.
10. A pesar de los procesos de extinción señalados y en relación a la presencia de estas áreas refugio, un número muy significativo de taxones ya presentes en el Neógeno han llegado hasta nuestros días. Podemos destacar dos conjuntos: por un lado, el conjunto de pteridófitos de afinidad paleotropical, entre los que se encuentran *Culcita macrocarpa*, *Davallia canariensis*, *Psilotum nudum*, *Pteris vitatta* y *Woodwardia radicans*, que persistieron bajo condiciones microclimáticas favorables a lo largo del Cuaternario (Morla, 2003; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008); por otro, se encuentran los géneros *Castanea*, *Juglans*, *Celtis*, *Laurus* y *Ceratonia*, que aunque en diferentes momentos de la historia fueron expandidos por los seres humanos, tanto su registro polínico como los estudios genéticos realizados señalan una permanencia continua a lo largo de todo el Pleistoceno y el Holoceno (García-Antón *et al.*, 1990; Carrión y Sánchez-Gómez, 1992; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008, 2009).

C. CAMBIOS EN LOS PAISAJES ¿ANTRÓPICOS O CLIMÁTICOS?

11. La influencia antrópica comenzó a detectarse en los paisajes ibéricos ya en los albores del Neolítico. Sin embargo no parece que tuviera un impacto importante en estos hasta el Calcolítico y la Edad del Bronce (ca. 3200-800 a. de C), existiendo a partir de estos períodos numerosísimas evidencias a lo largo de toda la geografía ibérica ligadas a actividades de pastoreo, prácticas agrícolas o minería (Pérez-Obiol *et al.*, 2010; Carrión *et al.*, 2010).
12. El impacto del fuego como recurso utilizado por el ser humano para eliminar bosques y matorrales está suficientemente probado en el Holoceno ibérico, pero aún se necesitan más estudios que cuantifiquen su relevancia en la transformación de los paisajes vegetales (Carrión *et al.*, 2010). Su utilización en prácticas ganaderas o agrícolas pudo tener una gran relevancia en la desaparición de todos aquellos taxones con imposibilidad o dificultad para rebrotar de cepa, favoreciendo a otros que sí lo hacen. En este caso, las coníferas fueron claramente perjudicadas respecto a las frondosas.
13. A lo largo del Holoceno el clima fue un factor determinante en la dinámica de la vegetación. Sin embargo, no fue el único. Factores ecológicos (como la competitividad o capacidad de regeneración de las especies), estocásticos (como el fuego), espaciales (topográficos, edáficos o proximidad a áreas refugio) y la propia intervención humana, también jugaron un papel esencial a lo largo del Holoceno (García-Antón *et al.*, 2002). A pesar de la enorme cantidad de trabajos existentes, aún son necesarios, especialmente en el área mediterránea y en cotas medias o bajas, estudios con largas secuencias y buen control cronológico que permitan detectar la posible relación entre el clima, la acción antrópica y la vegetación. Del mismo modo, nuestro conocimiento sobre la autoecología de las especies podría explicar algunas dudas que persisten sobre la capacidad de las éstas o de sus poblaciones para resistir periodos desfavorables, reproducirse en determinadas condiciones o reconquistar territorios, todos ellos factores clave para poder entender mejor la dinámica vegetal.

ALGUNAS IDEAS PARA EL TRABAJO EN EL AULA

A continuación presentamos varias propuestas didácticas a realizar en el ámbito universitario de las enseñanzas de grado (Biología, Ciencias Ambientales o Geología), o en secundaria en materias tales como Ciencias de la Tierra y Medioambientales o Geología (ambas de segundo de Bachillerato). Para la realización de estas actividades los alumnos podrán consultar el libro "*Paleoflora y Paleovegetación de la Península Ibérica e Islas baleares: Plioceno-Cuaternario*" (Carrión (Coord.), 2012). Las propuestas son las siguientes:

1. Realización de un análisis comparado de la vegetación presente-Holoceno. Para ello partiremos

de una secuencia polínica de una zona concreta, próxima a nuestra localidad o en el ámbito cercano de nuestra Comunidad Autónoma, con datos de la segunda mitad del Holoceno. El alumnado analizará en el aula cuáles han sido las especies integrantes de los paisajes y cómo ha ido variando la vegetación a lo largo del tiempo, prestando especialmente atención a los cambios al final del Holoceno. En una segunda fase, se realizará una salida de campo para comprobar *in situ* cómo ha variado el paisaje respecto al diagrama, dedicando especialmente atención a la presencia de indicadores antrópicos como cultivos y a la permanencia de comunidades preservadas a pesar de la intervención humana en el medio. El alumnado podrá investigar, buscando fuentes documentales históricas, el origen y evolución de los cambios observados.

2. Una variante de esta propuesta podría consistir en buscar indicadores de presencia antrópica en una zona o región determinada y, a partir de estos datos, reconstruir la historia de la agricultura y usos del territorio en un área determinada. En este caso, lo más fácil podría ser intentar detectar la aparición de taxones indicadores de agricultura o arboricultura como, por ejemplo, *Cerealia*, *Vitis*, *Olea*, *Plantago lanceolata-coronopus*, *Polygonum arviculare* y, en el tramo final del Holoceno, incrementos bruscos de *Juglans*, *Castanea* u *Olea*.
3. Una última propuesta podría ser realizar un trabajo de investigación de gabinete sobre la historia del nogal y del castaño en la Península. Los alumnos hallarán numerosas fuentes documentales que afirmarán que su presencia en los paisajes ibéricos responde únicamente a su reciente introducción en época histórica, pudiendo trazar los principales rasgos de su expansión y usos por parte del ser humano. Podrá completar, de una forma crítica, la historia de estos taxones, empleando para tal efecto la información procedente de la documentación paleopalínológica.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a los editores de este volumen de la revista Enseñanza de Ciencias de la Tierra la invitación y propuesta de publicar este artículo así como las sugerencias de estos y de un referee anónimo que ayudaron a mejorar el texto. El trabajo ha sido llevado a cabo en el marco de los proyectos de investigación del Cuaternario CGL2015-68604-P y CSO2015-65216-C2-2-P.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcalde, C., García, M., Gómez Manzanque, F., Morla, C. (2004). Palaeoenvironmental interpretation of the Neogene locality Caranceja (Reocín, Cantabria, N Spain) from comparative studies of wood, charcoal, and pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132, 133–157.
- Aizpuru, I. y Catalán, P. (1984). Presencia del carpe en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 41 (1), 143–146.
- Andrade, M.M. (1944). Estudio polínico de algunas formaciones turfolignitosas portuguesas. *Publ. Mus. Lab. Min. Geol. Fac. Ciên. Porto*, nº XXXVII, 2ª sér., 5–11.
- Antunes, M.T., Mein, P., Nascimento, A. y Pais, J. (1986). Le gisement pleistocène de Morgadinho, en Algarve. *Ciências da Terra (UNL)*, 8, 9–22.
- Becquey, S. y Gersonde, R. (2002). Past hydrographic and climatic changes in the Subantarctic Zone of the South Atlantic - The Pleistocene record from ODP Site 1090. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 182, 221–239.
- Berger, G.W., Pérez González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M. y Ku, T.L. (2008). Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution*, 55, 300–311.
- Burjachs, F. (1990). Palinología dels dòlmens de l' Alt Empordà i dels dipòsits quaternaris de la cova de l' Arbreda (Serinyà) i del Pla de l' Estany (Olot, Garrotxa). Evolució del paisatge vegetal i del clima des fa més de 140.000 anys al NE de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Burjachs, F. (1993). *Paleopalínología del paleolítico superior de la Cova de l' Arbreda (Serinyà, Catalunya)*. En: Estudios sobre Cuaternario (M.P. Fumanal y J. Bernabeu). Asociación Española para el estudio del Cuaternario, 149–157.
- Burjachs, F., Julià, R. (1994). Abrupt climate changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research*, 42, 308–315.
- Burjachs, F., Pérez-Obiol, R., Roure, J.M. y Julià, R. (1994). *Dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la isla de Mallorca*. En: Trabajos de Palinología Básica y Aplicada (Eds.: I. Mateu, M. Dupré, J. Güemes, y M.E. Burgaz). Universitat de València, 199–210.
- Carrión, J.S. (Coord.) 2012. Paleoflora y Paleovegetación de la península Ibérica e islas Baleares: Plioceno-Cuaternario. Ministerio Economía y competitividad, Universidad de Murcia, Fundación Séneca, 972 pp.
- Carrión, J.S. y 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., Dupré, M., Fumanal, M.P. y Montes, R. (1995). 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., 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., Munuera, M., Navarro, C. y Sáez, F. (2000). Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum*, 11, 115–142.
- Carrión, J.S., Scott, L., Arribas, A., Fuentes, N., Gil-Romera, G. y Montoya, E. (2007). Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science*, 22, 191–202.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P. (2008). A coastal reservoir of biodiversity for Late Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham's Cave

- (Gibraltar) in the context of Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2118–2135.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J., Fierro, E. y Burjachs, F. (2010). Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 458–475.
- Costa Tenorio, M., García-Antón, M., Morla Juaristi, C. y Sainz-Ollero, H. (1990). Evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología, Fuera de serie*, 1, 31–58.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. y Fan, J.-X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36, 199–204.
- Cros, J., Pérez Obiol, R. y Roure, J. (1986). Primeres dades sobre la vegetació i el clima del Quaternari Mitjà a Olot (NE Península Ibérica). *Collectanea Botanica*, 16 (2), 365–369.
- De Deckker, P., Geurts, M.A. y Julià, R. (1979). Seasonal rhythmites from a lower pleistocene lake in northeastern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 26, 43–71.
- Diniz, F. (1972). Notas palinológicas sobre formações cenozoicas portuguesas. *Boletim do Museu e laboratório Mineralógico e Geológico da facultade de Ciências*, Vol 13 (1), 83–95.
- Florschütz, F., Menéndez Amor, J. y Wijmstra, T.A. (1971). Palynology of a thick Quaternary succession in Southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10, 223–264.
- Franco, F., García-Antón, M. y Sainz-Ollero, H. (1998). Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama. *The Holocene*, 8, 69–82.
- García Antón, M., Morla, C. y Sainz Ollero, H. (1990). Consideraciones sobre la presencia de algunos vegetales relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, 86, 95–105.
- García Antón, M. y Sainz Ollero, H. (1991). Pollen records from the middle Pleistocene Atapuerca site (Burgos, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 85, 199–206.
- García-Antón, M., Franco-Múgica, F., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C. y Sainz-Ollero, H. (1995). Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 52 (2), 187–195.
- García Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. y Sainz Ollero, H. (2002). *Fitogeografía histórica de la Península Ibérica*. En: La Diversidad Biológica en España (Eds.: F.D. Pineda, J.M. de Miguel, M.A. Casado y J. Montalvo). Pearson Educación, 45–63.
- Geurts, M.A. (1979). Approche palynostratigraphique des depots calcareux quaternaires dans la region de Banyoles-Besalc (Catalogne). *Actas de la IV Reunión del grupo de trabajo del Cuaternario*, 106–115.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C. (2007). The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quaternary Research*, 67, 438–452.
- González-Sampériz, P., Leroy, S.G.A., Carrión, J.S., Fernández, S., García-Antón, M., Gil-García, M^a.J., Uzquiano, P., Valero-Garcés, B. y Figueiral, I. (2010). Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 427–457.
- González-Sampériz, P., García-Prieto, E., Aranbarri, J., Valero-Garcés, B., Moreno, A., Gil-Romera, G., Sevilla-Callejo, M., Santos, L., Morellón, M., Mata, P., Andrade, A., Carrión, J.S. (2013). Reconstrucción paleoambiental del último ciclo glacial-interglacial en la Iberia continental: la secuencia del Cañizar de Villarquemado (Teruel). *Cuadernos de Investigación Geográfica*, 39 (1), 49–76.
- Leroy, S.A.G. (1997). Climatic and non-climatic lake-level changes inferred from a Plio-Pleistocene lacustrine complex of Catalonia (Spain): palynology of the Tres Pins sequences. *Journal of Paleolimnology*, 17, 347–367.
- Leroy, S.A.G. (2008). Vegetation cycles in a disturbed sequence around the Cobb-Mountain subchron in Catalonia. *JoPL*, 40 (3), 851–868.
- Lisiecki, L.E. y Raymo, M.E. (2005). A Pliocene–Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ¹⁸O records. *Paleoceanography*, 20, PA1003. doi:10.1029/2004PA001071.
- Lisiecki, L.E. y Raymo, M.E. (2007). Plio-Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews*, 26, 56–69.
- Magri, D. y Parra, I. (2002). Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters*, 200, 401–408.
- Menéndez Amor, J. y Florschütz, F. (1959). Algunas noticias sobre el ambiente en el que vivió el hombre durante el gran interglacial en dos zonas de ambas Castillas. *Estudios Geológicos*, 15, 277–283.
- Menéndez Amor, J. y Florschütz, F. (1963). Sur les éléments steppiques dans la végétation quaternaire de l'Espagne. *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural (Sección Geológica)*, 61, 121–133.
- Morla, C. (2003). El paisaje vegetal ibérico durante el Cuaternario. *Monografía Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 75–93.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M^a., Morla, C. y García-Antón, M. (2012). Long-term persistence of Mediterranean pine forests in the Duero basin (central Spain) during the Holocene: the case of *Pinus pinaster* Aiton. *The Holocene*, 22 (5), 561–570.
- Pantaleón-Cano, J., Yll, E.I., Pérez-Obiol, R. y Roure, J.M. (2003). Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the Western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene*, 13, 109–119.
- Peinado Lorca, M. y Rivas-Martínez, S. (1987). La vegetación de España. *Servicio de publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares*, España.
- Pérez-Obiol, R., Roure, J.M. y Mallarach, J.M. (1986). Study of climatic changes during the recent Quaternary in the northeastern Iberian peninsula on the basis of pollen analysis. *Quaternary climate in Western Mediterranean*, 297–305.
- Pérez-Obiol, R. (2007). Palynological evidence for climatic change along the eastern Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Contributions to Science*, 3(3), 415–419.
- Pérez-Obiol, R., Jalut, G., Julià, R., Pèlachs, A., Iriarte, M^a.J., Otto, Th. y Hernández-Beloquí, B. (2010). Mid-Holocene vegetation and climatic history of the Iberian Peninsula. *The Holocene*, 21, 75–93.
- Pons, A. y Reille, M. (1988). The Holocene and Late Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 243–263.
- Postigo-Mijarra, J.M^a, Burjachs, F., Gómez Manzaneque, F. y Morla, C. (2007). A palaeoecological interpretation of lower-middle Pleistocene Cal Guardiola site (Tarrasa, Barcelona, NE Spain) from the comparative study of wood and pollen samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146, 247–264.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez Manzaneque, F. y Morla, C. (2008). Survival and long-term maintenance of tertiary

trees in the Iberian Peninsula during the Pleistocene: first record of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae) in Spain. *Vegetation, History and Archaeobotany*, 17, 351–364.

Postigo-Mijarra, J.M.^a, Barrón, E., Gómez Manzaneque, F. y Morla Juaristi, C. (2009). Floristic changes in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36, 2025–2043.

Postigo-Mijarra, J.M.^a, Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C. y García, S. (2010a) Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 416–426.

Postigo-Mijarra, J.M., Gómez Manzaneque, F., Morla Juaristi, C., Zazo, C. (2010b). Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295, 332–343.

Postigo-Mijarra, J.M.^a, Gómez-Manzaneque, F., Morla, C. (2016). Woody macroremains from the Acheulian site of Torralba: occurrence and palaeoecology of *Pinus cf. sylvestris* in the Middle Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Comptes Rendus Palevol*, doi: 10.1016/j.crpv.2016.07.004.

Queiroz, P.F. (1989). A preliminary palaeoecological study at Stacada (Lagoa de Albufeira). *Revista de Biologia*, 14, 3–16.

Ramil-Rego, P., Muñoz Sobrino, C., Rodríguez-Gutián, M. y Gómez-Orellana, L. (1998). Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology*, 138, 41–62.

Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez-González, A., Blain, H.A., Expósito, I., López-García, J.M., García-Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennisar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. (2011). One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 30, 1396–1412.

Roiron, P. (1983). Nouvelle étude de la macroflore plio-pleistocène de Crespià (Catalogne, Espagne). *Geobios*, 16, fasc. 6, 687–715.

Roiron, P. (1992). Flores, végétations et climats du Néogène méditerranéen: apports de macroflores du Sud de la France et du Nord-Est de l'Espagne. *Thèse d'Etat Sciences*, Univ. Montpellier II, 296 pp.

Roucoux, K.H., Tzedakis, P.C., de Abreu, L. y Shackleton, N.J. (2006). Climate and vegetation changes 180,000 to 345,000 years ago recorded in a deep-sea core off Portugal. *Earth and Planetary Science Letters*, 249, 307–325.

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

Ruiz-Zapata, M.B., Pérez González, A., Santonja, M., Gil-García, M.J., Dorado Valiño, M., Valdeolillos, A. (2003). Vegetación mesopleistocena del polje de Conquezueta (Soria). *Polen*, 13, 5–17.

Ruiz-Zapata, M.B., Dorado, M., Valdeolillos, A., Gil-García, M.J., Martín-Arroyo, T. y Pérez González, A. (2004). Registro paleoambiental y paleoclimático del Pleistoceno medio y superior en depósitos fluviales del Valle del río Tajo (Toledo). *Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre*, vol. II: Paleontología, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 507–518.

Ruiz-Zapata, M.B., Carrasco, R.M., Gil-García, M.^aJ., de Pedraza, J., Razola, L., Domínguez-Villar, D. y Gallardo, J.L. (2011). Dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la sierra de Gredos (Sistema Central Español). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural (Sección Geológica)*, 105, (1-4) 109–123.

Sánchez-Goñi, M.F., Eynaud, F., Turon, J.L. y Shackleton, N.J. (1999). High resolution palynological record of the Iberian margin: direct land–sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters*, 171, 123–137.

Schulte, L., Julià, R., Burjachs, F. y Hilgers, A. (2008). Middle Pleistocene to Holocene geochronology of the River Aguas terrace sequence (Iberian Peninsula): fluvial response to Mediterranean environmental change. *Geomorphology*, 98, 13–33.

Suc, J.-P. y Cravatte, J. (1982). Étude palynologique du Pliocène de Catalogne (nord-est de l'Espagne). *Paléobiologie Continentale*, 13, 1–31.

Teixeira, C. (1943). Note sur les argiles à végétaux de Porto-Covo. *Com. Serv. Geol. Portugal*, XXIV, 1–5.

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.

Uzquiano, P. (1995). La desaparition de *Picea* à la fin du Pléistocène supérieur en Région Cantabrique d'après l'anthracanalyse : déterminisme climatique et anthropique. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences*, Paris, t. 321, série Ila, pp. 545–551.

Yll, E.I, Pérez-Obiol, R., Pantaleón-Cano, J. y Roure J.M. (1997). Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene in Minorca (Balearic Islands). *Quaternary Research*, 48, 339–347.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science*, 292, 686–693.

Zbyszewski, G. (1958). Le Quaternaire du Portugal. *Bol. Soc. Geol. Port.*, vol. XIII, 3–227. IX pl. Lisboa. ■

Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 28 de septiembre de 2016 y aceptado definitivamente para su publicación el 9 de diciembre de 2016.