

Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos)

F. Alba-Sánchez^{1,*}, D. Abel-Schaad¹, J.A. López-Sáez², S. Sabariego Ruiz³, S. Pérez-Díaz², A. González-Hernández¹

(1) Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias (Campus Fuentenueva), Universidad de Granada, 18071 Granada, España.

(2) Grupo de Investigación Arqueobiología, Instituto de Historia, Centro de Ciencias Humanas y Sociales, CSIC, 28037 Madrid, España.

(3) Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España

* Autor de correspondencia: F. Alba-Sánchez [falba@ugr.es]

> Recibido el 15 de mayo de 2017 - Aceptado el 01 de noviembre de 2017

Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J.A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A. 2018. Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Ecosistemas* 27(1): 26-37. Doi.: 10.7818/ECOS.1441

Las especies mediterráneas incluidas en el género *Abies*, y *Cedrus atlantica* presentan en la actualidad unas áreas de distribución muy limitadas. En este trabajo, se describen el origen y las rutas migratorias seguidas por *Abies pinsapo*, *A. marocana*, *A. tazaotana* y *Cedrus atlantica*, desde los inicios del Terciario hasta la actualidad, así como las posibles causas que han llevado a sus poblaciones a su estado actual de aislamiento y peligro de extinción. *Abies* y *Cedrus* habrían alcanzado el Mediterráneo Occidental junto con otros elementos de la flora arctoterciaria entre el Eoceno Medio (45 Ma) y el Oligoceno (30 Ma). Posteriormente, experimentaron procesos de especiación hasta fechas relativamente recientes, en los que la apertura del estrecho de Gibraltar (5.33 Ma) habría jugado un papel esencial. A lo largo de las glaciaciones-deglaciaciones del Cuaternario, abetos y cedros mediterráneos habrían permanecido en refugios montañosos del sur de la península ibérica y del norte de África. A pesar de presentar cierta expansión y migración altitudinal coincidiendo con el óptimo térmico del Holoceno Medio, estas especies han sufrido un notable declive posterior de sus poblaciones, como consecuencia del incremento de la aridez y del impacto de las actividades humanas.

El desarrollo de las estrategias de conservación más adecuadas requiere una mejor información sobre la respuesta de estas especies a las distintas perturbaciones, para lo cual resulta indispensable conocer su evolución a lo largo del tiempo. El registro fósil, tanto de macrorrestos como de polen, junto a diversos estudios genéticos contribuyen a evaluar su resiliencia y vulnerabilidad.

Palabras clave: *Abies marocana*; *Abies pinsapo*; *Abies tazaotana*, cedro del Atlas, registro fósil

Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J.A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A. 2018. Paleobiogeography of *Abies* spp. and *Cedrus atlantica* in the Western Mediterranean (Iberian Peninsula and Morocco). *Ecosistemas* 27(1): 26-37. Doi.: 10.7818/ECOS.1441

The Mediterranean species included in the genus *Abies*, and *Cedrus atlantica* show very limited distribution ranges at present. In this work, we outline the origin and migratory routes followed by *Abies pinsapo*, *A. marocana*, *A. tazaotana* and *Cedrus atlantica*, from the beginning of the Tertiary to the present, as well as the likely causes which have led their populations to their current state of isolation and danger of extinction. *Abies* and *Cedrus* would have reached the Western Mediterranean along with other elements of the arctotertiary flora between the Middle Eocene (45 Ma) and the Oligocene (30 Ma). They subsequently underwent speciation processes until relatively recent times, among which the opening of the Strait of Gibraltar (5.33 Ma) would have played an essential role. Mediterranean firs and cedars would have stayed in Southeastern Iberian and North African mountainous refugia during Quaternary glaciations-deglaciations. Despite a noticeable expansion and altitudinal migration in the Mid-Holocene thermal optimum, these species have experienced a further remarkable decline, as a result of the increasing aridity and pressure of human activities.

The development of the most appropriate conservation strategies requires the best information on the response of these species to diverse disturbances, thus the knowledge on their temporal evolution becomes essential. The fossil record, both macrorests and pollen, contributes, along with diverse genetic studies, to assessing their resilience and vulnerability.

Key words: *Abies marocana*; *Abies pinsapo*; *Abies tazaotana*; Atlas cedar; fossil record

Introducción

Los sistemas montañosos del Mediterráneo Occidental han servido de refugio para verdaderas reliquias del Terciario y Cuaternario debido, fundamentalmente, a su amplio gradiente topoclimático. La posición estratégica de estas cadenas montañosas, situadas hoy en día en una zona climática de transición entre latitudes templadas y tropicales, permitió además que determinados elementos arctoterciarios y paleotropicales las utilizaran como pasarelas entre África y Eurasia (Carrión 2002; Quézel y Médail 2003; Thompson

2005). Como resultado de esta intensa historia biogeográfica, el Mediterráneo Occidental alberga en la actualidad ecosistemas muy singulares con una rica diversidad de endemoflora (Rey Benayas et al. 2002; Molina-Venegas et al. 2017), por lo que es considerado como uno de los centros de biodiversidad y "hotspots filogeográficos" más significativos del Mediterráneo (Médail y Diadema 2009).

Las coníferas son uno de los elementos más destacables en los paisajes mediterráneos, sobre todo por la diversidad de especies representadas en esta región. A través del registro paleobotánico, sabemos que los bosques mediterráneos albergaron, hasta

etapas relativamente recientes del Cuaternario, gran diversidad de coníferas, algunas de ellas extintas a día de hoy. Tal es el caso de representantes de la familia Pinaceae, concretamente especies del grupo *Pinus haploxylon*, que persistieron hasta el Pleistoceno Inferior-Medio; o *Cedrus*, que probablemente formaba parte de los bosques ibéricos hasta el Pleistoceno Superior (Postigo-Mijarra et al. 2010).

A pesar de la pérdida de biodiversidad vegetal y extinción local descrita por varios autores, algunas de estas montañas mediterráneas han salvaguardado hasta la actualidad especies de Pinaceae poco comunes, con distribución muy reducida y disyunta, catalogadas como 'relictas'. Este es el caso de *Abies pinsapo* Boiss. (pinsapo), endémico de las sierras occidentales de la Cordillera Bética; *Abies marocana* Trabut y *Abies tazaotana* Côzar ex Huguet del Villar, presentes en el Rif Occidental de Marruecos; o *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (cedro del Atlas) que se distribuye por las cordilleras del Rif, Medio y Alto Atlas en Marruecos y por las montañas del norte de Argelia (Cheddadi et al. 2009) (Fig. 1). La persistencia hasta la actualidad de estas cuatro reliquias biológicas de la familia Pinaceae, relegadas a los sistemas montañosos ibero-norteafricanos, podría haber sido posible gracias a la existencia de 'zonas refugio' que habrían actuado como reguladoras del clima extremo, controlando el impacto de las fluctuaciones climáticas sobre las poblaciones forestales allí resguardadas (Bennett et al. 1991; Sykes et al. 1996; Taberlet y Cheddadi 2002; Tzedakis et al. 2002; Carrión et al. 2003b; Hajar et al. 2010).

En la actualidad, los bosques de pinsapo ocupan un área muy fragmentada y reducida, especialmente en el norte de África (Arista et al. 2011; UICN 2015). El calentamiento global constituye la principal amenaza para estas formaciones, como lo manifiesta la creciente mortalidad observada en las zonas de menor altitud (Linares et al. 2009). Los cambios de distribución a lo largo del gradiente altitudinal reflejan en las zonas más bajas una ancha banda asimilable a fenómenos de persistencia, y un estrecho cinturón en las zonas más elevadas que reflejan una escasa migración (González-Hernández et al. 2015). Esta dinámica define el patrón atenuado ("lean pattern") que puede comprometer la viabilidad de las poblaciones a medio y largo plazo (Lenoir y Svenning 2014). El fuego, las plagas y enfermedades serían también amenazas importantes en el sur de la península ibérica (Arista et al. 2011); mientras que el riesgo de incendios forestales, la deforestación y degradación del bosque, originada sobre todo por los cultivos de *Cannabis*, se suman a la lista de amenazas en las poblaciones del norte de África (Arista et al. 2011; UICN 2015).

Por su parte, se estima que los bosques de cedro del Atlas han perdido más del 50% de su área de distribución desde mediados del siglo XX, especialmente en las montañas del Rif (Ajbilou et al. 2003; UICN 2015). Las amenazas sobre esta especie endémica están relacionadas no solo con la creciente aridez que experimenta la región (Linares et al. 2011), sino con la intensa presión humana a la que se ve sometida. Talas indiscriminadas, incendios recurrentes, sobrepastoreo que afecta especialmente a la regeneración del arbolado, y la expansión de los cultivos, en particular de *Cannabis*, constituyen las principales causas del declive de los cedrales (Thomas 2013; UICN 2015).

Los escenarios de cambio climático no son nuevos para la flora mediterránea. Los estudios paleoecológicos han demostrado que está constituida por taxones que han persistido frente a numerosos e intensos ciclos climáticos en el pasado (Cheddadi et al. 2009; Magri 2012; Magri et al. 2017). Aun así, algunas de estas especies han claudicado, extinguiéndose a escala regional o local en distintas áreas del Mediterráneo (Barrón et al. 2010; Postigo-Mijarra et al. 2010), en ocasiones debido a que la velocidad de migración/dispersión de éstas era más baja que la del propio cambio climático, según revela el registro fósil (Cheddadi et al. 2014; Feurdean et al. 2013). La visión temporal que proporciona la paleoecología también permite la detección de la ocurrencia e intensidad de anomalías ambientales sobre los ecosistemas. Incluso podría orientarnos sobre los regímenes de perturbación que han conducido al estado actual de la vegetación, estableciendo tendencias, relaciones y um-

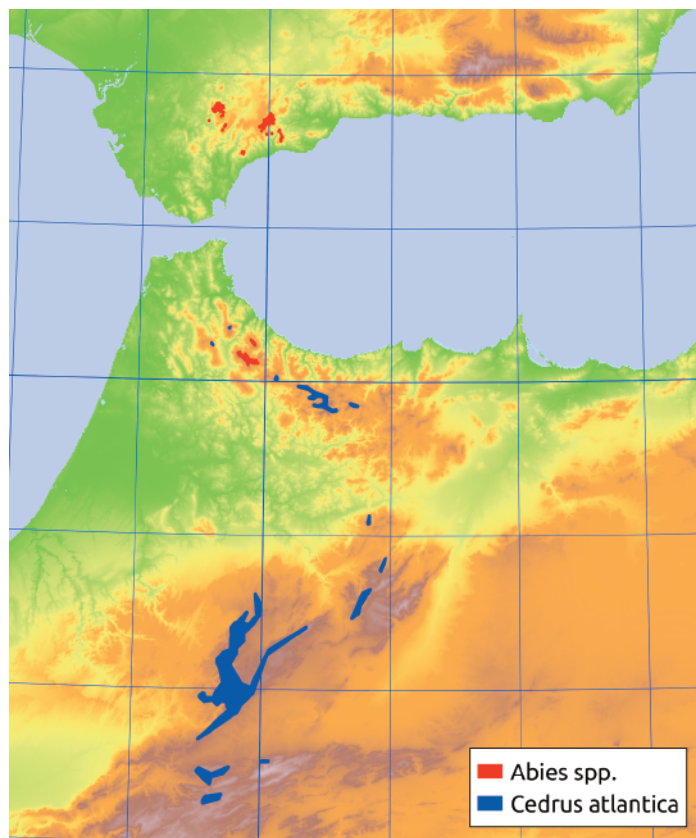


Figura 1. Distribución actual de *Abies pinsapo* en la península ibérica, y de *A. marocana*, *A. tazaotana* en la cordillera del Rif, en Marruecos; y de *Cedrus atlantica* en Rif, Medio y Alto Atlas. Esta última especie también mantiene poblaciones en áreas montañosas del norte de Argelia.

Figure 1. Current distribution range of *Abies pinsapo* in the Iberian Peninsula, and of *A. marocana*, *A. tazaotana* in the Rif Mountains of Morocco; and *Cedrus atlantica* in the Rif, Middle and High Atlas, in Morocco. This latter species also keeps populations at present in mountain areas in the North of Algeria.

brales necesarios para la toma de decisiones frente a futuras amenazas (Willis et al. 2007; Rull 2010).

Con la presente revisión trataremos de entender el rango de distribución que actualmente ocupan estas cuatro especies relictas—*Abies pinsapo*, *A. marocana*, *A. tazaotana* y *Cedrus atlantica*—como resultado de procesos históricos en diferentes épocas geológicas y, presumiblemente, bajo diferentes escenarios ecológicos y climáticos. Trataremos de evidenciar las relaciones que han mantenido con el resto de linajes europeos y/o del norte de África, rutas migratorias, fenómenos de expansión-retracción, o de extinción, entre otros.

Los estudios previos, tanto de carácter paleoecológico como biogeográfico, que se han realizado en esta región nos ayudarán a describir la evolución de estas especies desde los inicios del Terciario, intentando descifrar las causas que han permitido su persistencia hasta la actualidad, así como su vulnerabilidad frente a amenazas futuras. El registro fósil será crucial para abordar las cuestiones relacionadas con los patrones biogeográficos que aspiramos a desarrollar en este trabajo. En ciertas ocasiones, éste no será suficiente para dar respuesta a determinadas preguntas por sí solo, de ahí que, para interpretar algunos aspectos evolutivos, que van desde la divergencia adaptativa hasta los factores que rigen la variación genética, acudamos a la filogeografía (Richards et al. 2007; Knowles 2009). Aun así, los vacíos existentes en el registro fósil y la compleja historia geológica y climática del Mediterráneo Occidental durante el Cenozoico imposibilitarán que podamos descifrar algunas pautas paleobiogeográficas de estas especies en algún momento histórico. En materia de extinción local de especies cuaternarias, resultará especialmente interesante abordar el caso de *Cedrus* en la península ibérica, uno de los taxones que mayor polémica ha suscitado en los últimos años (Postigo-Mijarra et al. 2010).

Las especies circunmediterráneas de los géneros *Abies* y *Cedrus*

El género *Abies* Miller está compuesto por 48 especies y posee una distribución discontinua fundamentalmente por el hemisferio norte. Atendiendo a su distribución, podemos distinguir abetos norteamericanos, asiáticos y circunmediterráneos. Este último grupo, formado por 11 especies y un híbrido, constituye un linaje bien definido y diferenciado del resto (Xiang et al. 2009). Los abetos circunmediterráneos se agrupan en dos secciones: *Abies* y *Piceaster*, siendo la bráctea tectriz el principal carácter morfológico que diferencia a ambos grupos (Arista y Talavera 1994). La sección *Abies* está compuesta por 8 especies, incluido un híbrido (*A. alba* Miller, *A. cephalonica* Loudon, *A. nordmanniana* Spach, *A. nebrodensis* (Lojac.) Mattei, *A. cilicica* (Antoine y Kotschy) Carrière, *A. equi-trojani* (Boiss.) Mattf., *A. bornmuelleriana* Mattf. y *A. borisii-regis* Mattf.), cuya distribución queda claramente indicada en Linares (2011) y Sánchez-Robles et al. (2014). *A. alba* es el abeto de mayor distribución por el centro y sur de Europa (desde Pirineos hasta los Cárpatos). En la península ibérica, *A. alba* ocupa casi exclusivamente la cadena montañosa de los Pirineos, y las masas principales se localizan en las provincias de Lleida, Huesca y Navarra, alcanzando su límite meridional en la Sierra de Guara y en el Montseny (López González 2001; García López y Allué Camacho 2005; Alba-Sánchez et al. 2009). Excepcionalmente, algunas poblaciones se extienden hacia el ámbito climático del Mediterráneo, como las situadas en el sur de Francia (Pre-Alpes de Provenza, sur de los Pirineos y Alpes Marítimos), noreste de España (Cataluña), y sur de Italia (Calabria). Estas dos últimas poblaciones, junto a las existentes en el resto de los Pirineos, pertenecen a ecotipos genéticamente diferenciados del resto (Vicario et al. 1995; Fady et al. 1999), lo que sugiere una segregación temprana del área de distribución principal (Konnert y Bergmann 1995; Vendramin et al. 1999; Terhürne-Berson et al. 2004).

Abies sect. *Piceaster* está integrada por 4 especies. La primera, *A. pinsapo*, se distribuye en el sur de la península ibérica. Este árbol es endémico de las Sierras Occidentales de la Cordillera Bética, con tres núcleos poblacionales: Sierra de Grazalema, en Cádiz; y Sierra de las Nieves y los Reales de Sierra Bermeja, en Málaga. *A. marocana* y *A. tazaotana* son endémicas de las montañas del Rif occidental de Marruecos: la primera, concentrada en la dorsal calcárea del macizo de Talassemtane; y la segunda, con una distribución restringida al monte Tazaot. Cabe mencionar que las dos especies marroquíes, han sido recientemente reconocidas con categoría específica gracias a estudios genéticos y morfológicos que sostienen la segregación de estas dos poblaciones africanas de las ibéricas, si bien esta revisión taxonómica está sujeta a constantes polémicas y controversias (Terrab et al. 2007; Sękiewicz et al. 2013). La cuarta especie norteafricana de la sección *Piceaster* es *A. numidica* Carrière, en este caso, endémica del monte Babor (Argelia).

El género *Cedrus* incluye 4 especies con una distribución claramente disyunta: tres de ellas localizadas en regiones montañosas de la región mediterránea, y una en la región tibetana (Qiao et al. 2007). *Cedrus deodara* (Lamb.) G. Don se extiende por las cordilleras del Hindu Kush, en el este de Afganistán; Karakorum, en el noroeste de Pakistán; y el Himalaya, al norte de la India, Nepal y suroeste de China; ocupando un área aproximada de 29 400 km², entre los 1300 y 3300 m snm (Farjon 2013). *Cedrus libani* Rich. se localiza en los montes Taurus de Turquía, en las montañas de An-Nusayriyah en Siria y en la cordillera del Líbano, ocupando un área de algo más de 1000 km², entre los 500 y 3000 msnm (Gardner 2013). *Cedrus brevifolia* (Hooker fil.) Henry se desarrolla entre 800 y 1400 msnm y ocupa menos de 20 km² en los montes Troodos de Chipre (Christou y Gardner 2011). Finalmente, *C. atlantica* se distribuye por las cordilleras del Rif, Medio Atlas y noreste del Alto Atlas en Marruecos, así como por las montañas del Aurès, Belezma, Hodna, Djebel Babor, Djurdjura, Blida y Ouarsenis en el norte de Argelia, donde crece entre 1300 y 2600 m snm, sobre un área de

distribución total de aproximadamente 1300 km² (Thomas 2013). La mayor parte de su área de distribución (80%) se encuentra en el Medio Atlas (Linares et al. 2011).

Expansión y diversificación terciaria de los abetos y cedros circunmediterráneos

La sorprendente diversidad de abetos que actualmente habitan en el Mediterráneo se apoya en la idea de un antepasado común, de distribución circunmediterránea amplia, que debió sufrir fenómenos de fragmentación y posterior especiación alopátrica (Linares 2011). La fragmentación de la población ancestral pudo haber tenido su origen en el Oligoceno (~30-25 Ma), cuando numerosas microplacas continentales que formaron parte del cinturón Herciniano (Sicilia, Córcega, Calabria, Cerdeña, Arco Bético-Rifeño, Islas Baleares y la Cabilia) se desprendieron y comenzaron a derivar desde el margen oriental de la península ibérica y el sur de Francia hasta su ubicación actual (Rosenbaum et al. 2002; Rosenbaum y Lister 2004). Supuestamente, la evolución tectónica fue uno de los principales agentes para la dispersión y el aislamiento de algunas especies mediterráneas (Magri et al. 2017), entre ellas los abetos.

La influencia que estos procesos tectónicos han ejercido sobre la diversificación de linajes y rangos de dispersión-contracción está muy bien desarrollada para las especies que integran la sección *Abies* (Fady y Conkle 1993; Parducci et al. 1996; Scaltsoyiannes et al. 1999; Vendramin et al. 1999; Liepelt et al. 2010). En cambio, existe menos literatura dedicada a la sección *Piceaster* para identificar rutas migratorias, eventos de expansión-contracción o diversificación de especies acaecidos tras las oscilaciones geo-climáticas terciarias comentadas en el apartado anterior. Las hipótesis más interesantes están recogidas en los trabajos de Scaltsoyiannes et al. (1999), Linares (2011) y Sánchez-Robles et al. (2014).

Tras recopilar esta información, el escenario paleobiogeográfico que podría explicar la colonización de abetos ancestrales, desde posiciones cercanas al actual Golfo de León-Levante peninsular hasta alcanzar el sur de la península ibérica y norte de Marruecos, se apoya en la evolución tectónica antes citada (Rosenbaum et al. 2002; Linares 2011; Sánchez-Robles et al. 2014). La hipótesis más aceptada es que algunos linajes de abetos arcaicos (ancestros de los actuales *Abies pinsapo*, *A. marocana*, *A. tazaotana*, así como *A. numidica*), presentes entonces en lo que hoy es el este-noreste peninsular y sureste de Francia, pudieron ser dispersados gracias al desplazamiento de las microplacas Bético-Rifeña (y la Cabilia argelina en el caso de *A. numidica*) hasta posiciones más meridionales. El bloque Bético-Rifeño se desplazó hacia el suroeste de la cuenca Mediterránea hasta alcanzar su ubicación actual hace unos 10 Ma, completando así la formación de la cuenca del Alborán. Posiblemente, hacia estas fechas, el linaje Bético se segregaría del Rifeño ocupando posiciones cercanas al sur de la península ibérica, mientras que el Rifeño se instalaría hacia el noroeste de África (Rosenbaum y Lister 2004; Sánchez-Robles et al. 2014). La crisis de salinidad de Messiniense (6-5.33 Ma) permitiría la aparición de conexiones terrestres entre el norte de África e Iberia, y de ésta con las Islas Baleares. La posterior apertura del estrecho de Gibraltar en el Plioceno (5.33 Ma) determina que finalmente ambas poblaciones ocuparan su ubicación actual, restableciendo el aislamiento efectivo de los dos linajes.

En lo que se refiere al registro fósil, hay que señalar que abundan los macro y microrrestos terciarios del género *Abies* a lo largo de la Cuenca Mediterránea, desde el NE de la península ibérica hasta el norte de Italia (Gaussen 1964; Palamarev 1989; Rivas-Carvalho et al. 1994; Cavagnetto y Anadón 1996). Sorprende el hallazgo en las islas Baleares (Depape 1928), que permite atestiguar la presencia de abetos arcaicos en estos territorios durante el Mioceno Inferior (Tabla 1), lo que apoyaría el escenario paleobiogeográfico antes mencionado. La primera aparición de polen del género *Abies* en la península ibérica corresponde al Oligoceno

Tabla 1. Registro de microfósiles de *Abies* en el Terciario. Tomado de Linares (2011).**Table 1.** Tertiary record of *Abies* macrofossils. Based on Linares (2011).

Fósil	Cronología	Lugar	Referencia
<i>Abietites lat squamosus</i> Ludw.	Terciario	1. Ermita de Santa Eulalia (Totana, Murcia, España)	Areitio (1874)
<i>Abies ramesii</i> Saporta	Mioceno Inferior (20-16 Ma)	1. Isla de Mallorca, España 2. Francia	Depape (1928) Saporta (1865)
<i>Abies saportana</i> Rerolle	Mioceno Superior	1. Santa Eugenia, Coll del Saig (Lérida, España) 2. Polonia 3. Montes Ródope (Bulgaria)	Dubois-Ladurantie (1941) Kovar-Eder et al. (2006) Palamarev (1989)

(Cavagnetto y Anadón 1996), momento en el cual aparecen numerosos elementos de flora arctoterciaria – *Acer*, *Carpinus*, *Celtis*, *Cornus*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Ostrya*, *Picea*, *Populus*, *Sambucus*, *Tsuga* y *Zelkova* –, siguiendo el patrón iniciado en el Eoceno Superior con *Alnus*, *Castanea*, *Salix* y *Ulmus*, y con la primera aparición de *Cedrus* en el Eoceno Medio (Cavagnetto y Anadón 1996; Postigo-Mijarra et al. 2009; Barrón et al. 2010).

En el sur de la península ibérica, el registro polínico también confirma la presencia de *Abies* durante el Mioceno (Jiménez-Moreno y Suc 2007). Una síntesis detallada de la paleovegetación ibérica durante el Neógeno (Mioceno y Plioceno) sostiene que los bosques de abeto se situarían hacia los 1800 msnm, a menudo con *Picea* y *Pinus*; mientras que los cedros estarían emplazados sobre los 1000 msnm formando bosques mixtos de coníferas y caducifolios con abedules, hayas, *Cathaya* y *Tsuga* (Jiménez-Moreno y Suc 2007; Jiménez-Moreno et al. 2010).

Tras la apertura del estrecho de Gibraltar (~5.33 Ma), la falta de flujo génico entre *Abies pinsapo* con los abetos del norte de África (*A. marocana* y *A. tazaotana*) pudo haber desencadenado mecanismos de especiación alopatrica entre las poblaciones ibéricas y marroquíes (Terrab et al. 2007; Sękiewicz et al. 2013). De hecho, los marcadores moleculares confirman esta diferenciación y fijan la apertura del estrecho como punto de partida para la especiación vicariante entre *A. pinsapo* y *A. marocana* - *A. tazaotana* (Sánchez-Robles et al. 2014). La ausencia de flujo génico interpopulacional estaría, además, justificada por la limitada capacidad de dispersión del polen de *A. pinsapo* de apenas unos kilómetros (Arista y Talavera 1994; Alba-Sánchez y López Sáez 2013).

Respecto a *Cedrus*, la primera aparición del género en el registro fósil se sitúa en el Paleógeno (~54 Ma) en la península de Kamchatka (Rusia) (Blokhina 1998), desde donde se habría extendido hacia el Sur, a través del denominado Cinturón Orogénico del Tethys, tal como sugiere la progresiva aparición de fósiles, relativamente rara en comparación con otros géneros de la familia Pinaceae (Blokhina y Afonin 2007). La localización de nuevas evidencias fósiles sería imprescindible para determinar de forma definitiva el origen y expansión de *Cedrus*. Estudios genéticos señalan que la primera especie en separarse habría sido *Cedrus deodara*. Posteriormente, del ancestro común de los cedros mediterráneos, tras alcanzar el sur de Europa en el Eoceno Medio (Cavagnetto y Anadón 1996), se habría separado *C. atlantica* hace unos 20 Ma, a inicios del Mioceno. Más recientemente, hace unos 6 Ma, se habrían escindido las dos especies restantes, *C. libani* y *C. brevifolia* (Dagher Kharrat et al. 2007; Qiao et al. 2007). La distribución actual de los cedros mediterráneos, en varias regiones aisladas, podría deberse a las oscilaciones climáticas del Terciario y una posterior fragmentación y dispersión de las poblaciones (Qiao et al. 2007; Barrón et al. 2010). En este sentido, las comunicaciones entre Europa y el norte de África podrían haber ocurrido a través de la conexión ibérica durante el Messiniense hace unos 5.96 Ma, por lo que la llegada al norte de África de las especies actuales habría sido relativamente reciente (Qiao et al. 2007; Cheddadi et al. 2009).

Registro fósil de *Abies* y *Cedrus* en el Pleistoceno

Los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno provocaron grandes migraciones y dispersión-contracción de las áreas de distribución de la biota euroasiática. Cuando los periodos glaciares pleistocenos tuvieron lugar en el norte de Europa, *Abies* tendría gran dificultad para encontrar refugios en los que sobrevivir en su progresiva expansión hacia el sur debido a la presencia de cadenas montañosas orientadas este-oeste (Terhürne-Berson et al. 2004); por lo que, en muchas ocasiones, algunas de estas especies toparon con barreras infranqueables entre los márgenes africano y europeo (Krijgsman et al. 1999; Hewitt 2000).

Los datos de polen confirman áreas refugio duraderas tanto en el sur de Italia y Grecia (Terhürne-Berson et al. 2004), e identifican a Pirineos como un importante refugio pleistocénico (Pérez-Obiol y Julià 1994; González-Sampérez et al. 2005) junto al sureste de Francia y el noroeste de Italia. En el caso de la península ibérica, la actual distribución pirenaica de *Abies alba* parece responder perfectamente a ese patrón de refugio glaciar antes comentado (Terhürne-Berson et al. 2004; Tinner y Lotter 2006; Liepelt et al. 2009). Una revisión posterior del registro polínico ibérico (Alba-Sánchez et al. 2010) constata, además, la presencia de polen de *Abies* durante el Pleistoceno Superior en toda la Cordillera Cantábrica, desde Galicia hasta la Región Vasca, usualmente en zonas costeras o pre-costeras (sitios 16-21; **Tabla 2** y **Fig. 2**). La presencia de macrorrestos de *cf. Abies* en Altamira (Cantabria) asociados al Solutrense Superior (17 ka) (Uzquiano 1992) apoyaría esta hipótesis.

Con respecto al sur de la península, la mayoría de los autores (Bennett et al. 1991; Terhürne-Berson et al. 2004; Muller et al. 2007) han cuestionado que las Sierras Béticas actuaran como refugios pleistocénicos para *Abies* dada la escasez de evidencias fósiles, tan solo las encontradas en la turbera del El Padul (Granada). La posterior revisión de Alba-Sánchez et al. (2010) y Alba-Sánchez y López Sáez (2013) en las Cordilleras Béticas (sur, sureste y este de la península) permite proponer la existencia de este taxon en la baja y media montaña en varios momentos del Pleistoceno (**Tabla 2**; **Fig. 2**). Los datos de El Padul (sitio 11) permiten confirmar la existencia de algunas poblaciones de *A. cf. pinsapo* en cotas bajas de Sierra Nevada desde el Interglaciar Eemiense hasta, al menos, el Dryas reciente, momento en el que la desaparición a esta altitud haría suponer un ascenso en el macizo montañoso. En Sierra de María-Los Vélez (Cucú, sitio 8), se detecta la presencia de *A. cf. pinsapo* asociados a ambientes periglaciares durante los interstadiales Würmienses (110-74 ka), periodos relativamente cálidos en los que era posible la existencia de una vegetación arbórea dispersa, principalmente compuesta por coníferas. En el registro fósil de Laguna de Villena y Navarrés 3 (sitios 2 y 7) aparece el polen de pinsapo hace más de 60 ka y 30 ka (Pleniglacial Inferior Würmiense), respectivamente; mientras que las presencias detectadas a bajas cotas de las sierras del arco externo de las Prebéticas (sitios 3, 5 y 6) se corresponderían con poblaciones de *A. cf. pinsapo* durante los interstadiales Würmienses benignos o en los inicios del Tardiglacial (Dryas antiguo). Los datos de las Ventanas (sitio 9), dan testimonio de la presencia en las Subbéticas durante el Tardiglacial e inicios del Holoceno (12.7 - 10 ka BP).

Tabla 2. Depósitos polínicos de *Abies*, donde se indica su código, nombre, tipo, localización y cronología estimada. Las referencias se han tomado de Alba-Sánchez et al. (2010) y de European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/.

Table 2. Pollen deposits of *Abies*, with indications on code, name, type, location and estimated chronology. All these references are obtained from Alba-Sánchez et al. (2010) and European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/.

Código	Depósito	Tipo	Cronología estimada (ka BP)	latitud	longitud
1	Torreblanca	Turbera	ca. 6 y Holoceno Reciente	40°11'56" N	0°12'44" E
2	Navarrés	Turbera	31–27	39°05'03" N	0°41'19" W
3	Les Malladetes	Cueva	ca. 15–13	39°01'14" N	0°17'58" W
4	San Benito	Laguna	5–4 y 1.5–1.4	38°55'54" N	1°06'36" W
5	Tossal de la Roca	Refugio rocoso	ca. 16–13 y 12–11.8	38°47'25" N	0°16'51" W
6	En Pardo	Cueva	Bölling/Allerod	38°48'52" N	0°17'53" W
7	Villena	Laguna	> 47 y ca. 6	38°36'47" N	0°55'22" W
8	Cucú	Cueva	ca. 100–70	37°38'16" N	2°15'34" W
9	Las Ventanas	Cueva	ca. 10.7	37°26'29" N	3°25'41" W
10	Río Seco	Laguna	1.2–1.1	37°03'07" N	3°20'44" W
11	Padul	Turbera	ca. 400–200, ca. 120–110, ca. 110–74, ca. 60–30, ca. 21–17, 11.9–10	37°01'02" N	3°36'07" W
12	Roquetas de Mar	Humedal	ca. 6 y Holoceno Reciente	36°47'39" N	2°35'20" W
13	Zafarraya	Cueva	> 46	36°57'05" N	4°07'31" W
14	Bajondillo	Cueva	ca. 50–42, ca. 40–38, ca. 35–20, ca. 13–11, 7.4–7.2, ca. 4.2	36°37'21" N	4°29'48" W
15	Gorham	Cueva	ca. 19–16	36°07'13" N	5°20'31" W
16	A Pena Grande	Refugio rocoso	Tardiglaciario	43°21'42" N	7°44'12" W
17	Férvedes II	Refugio rocoso	Tardiglaciario	43°24'24" N	7°43'51" W
18	Chan de Lamoso	Turbera	ca. 10–9	43°29'53" N	7°33'09" W
19	A Valiña	Cueva	ca. 37–33	43°02'43" N	7°20'10" W
20	Kurtzia	Sedimentos turbosos	Pleistoceno Superior	43°23'59" N	2°58'33" W
21	Morín	Cueva	ca. 39–37	43°22'18" N	3°50'58" W
22	Tramacastilla	Laguna	Pleistoceno Superior-Holoceno	42°43'33" N	0°22'01" W
23	Formigal	Laguna	Último Máximo Glacial	42°47'09" N	0°23'52" W
24	Las Ranas	Laguna	Pleistoceno Superior-Holoceno	42°49'20" N	0°30'13" W
25	El Portalet	Turbera	Holoceno Medio	42°47'55" N	0°23'58" W
26	Llauset	Laguna	Holoceno Medio	42°34'55" N	0°41'36" E
27	La Feixa	Turbera	Holoceno Medio	42°27'42" N	1°49'00" E
28	Baños de Tredos	Turbera	Holoceno Medio	42°39'28" N	0°55'39" E
29	Banyolas	Laguna	Tardiglaciario, Holoceno Medio	42°07'59" N	2°45'00" E
30	La Palomera	Cueva	Holoceno Reciente	42°06'44" N	2°36'03" E
31	Sobrestany	Laguna	Holoceno Medio	42°05'03" N	3°07'20" E
32	Posidonia Lligat	Depósito orgánico	ca. 0.7-0.5	42°17'29" N	3°17'24" E
33	Albufera Alcudia	Humedal	ca. 6.9-6.5 y 3	39°47'34" N	3°07'09" E
34	Cala'n Porter	Humedal	ca. 7.8-4.8	39°52'14" N	4°07'53" E
35	Cala Galdana	Humedal	ca 7.6-6.4	39°56'12" N	3°57'53" E
36	Atxuri	Turbera	ca. 3.5	43°15'05" N	1°33'24" W
37	Puerto de Belate	Turbera	ca. 2.9	43°02'34" N	1°37'34" W
38	Antas	Humedal	ca. 8.8-6.0	37°12'29" N	1°49'24" W
39	Sanabria Marsh	Laguna	ca. 7.0-5.4, 2.1-1.5 y 0.4-0	42°06'37" N	6°42'17" W
40	Campo Lameiro	Depósito orgánico	ca. 0.9	42°32'40" N	8°31'37" W

De las evidencias fósiles antes citadas, las más sobresalientes son las que cuentan con polen de *Abies* en yacimientos del Levante peninsular (arco Prebético, **Tabla 2**). Este hallazgo permite proponer migraciones cuaternarias de *Abies* en sentido Norte-Sur entre cotas comprendidas entre los 400 – 700 m snm, poniendo fin al aislamiento geográfico que separaba ambos linajes ibéricos. El responsable de este aislamiento parece haber sido una cuña semiárida, presente desde el Mioceno hasta finales del Plioceno (Geiger 1970; Carrión et al. 2010), que impedía que el Levante peninsular fuese apto para la supervivencia de pequeñas poblaciones

de *Abies* hasta bien llegado el Pleistoceno (Alba-Sánchez et al. 2010). La supuesta migración de *Abies* hasta las áreas refugio del sur de la península ibérica y viceversa, explicaría que *A. pinsapo* muestre poca distancia genética con poblaciones pirenaicas, alpinas y apeninas de *A. alba* (Scaltsoyianes et al. 1999). Según Sánchez-Robles (2014), las múltiples ocurrencias de los haplotipos de *A. alba* en lugares muy distantes apoyarían la hipótesis de contactos secundarios entre esta especie y las de la sección *Piceaster* por expansión-contracción de su rango de distribución durante las oscilaciones climáticas del Plioceno-Pleistoceno (Kropf et al. 2003).

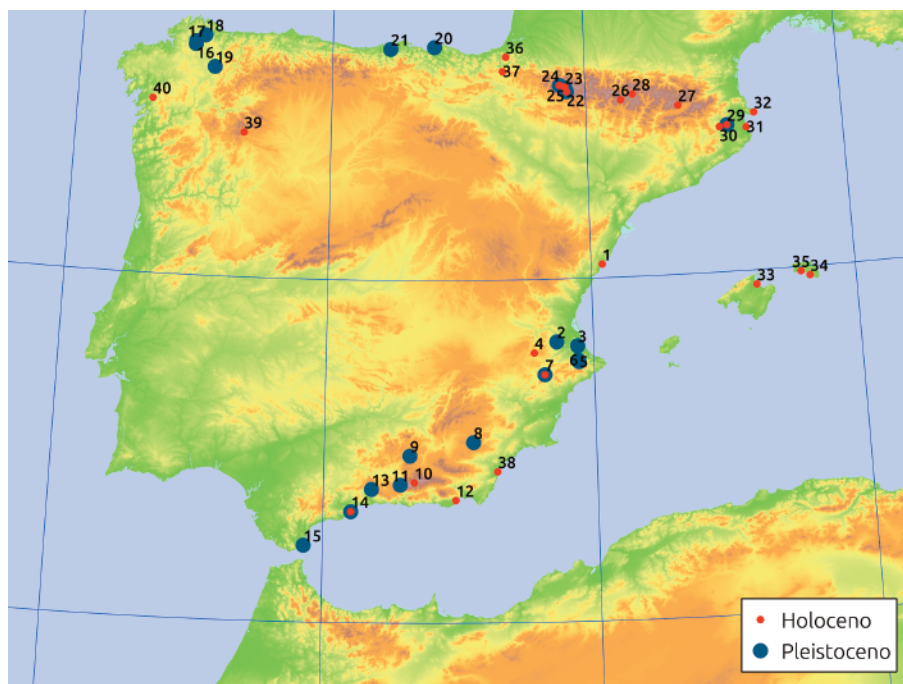


Figura 2. Registros de *Abies* en el Pleistoceno Superior y en el Holoceno en la península ibérica. 1. Torreblanca; 2. Navarrés; 3. Les Malladetes; 4. San Benito; 5. Tossal de la Roca; 6. En Pardo; 7. Villena; 8. Cucú; 9. Las Ventanas; 10. Río Seco; 11. Padul; 12. Roquetas de Mar; 13. Zafarraya; 14. Bajondillo; 15. Gorham; 16. A Pena Grande; 17. Fervedes II; 18. Chan do Lamoso; 19. A Valiña; 20. Kurtzia; 21. Morín; 22. Tramacastilla; 23. Formigal; 24. Las Ranas; 25. El Portalet; 26. Llauset; 27. La Feixa; 28. Baños de Tredos; 29. Banyolas; 30. La Palomera; 31. Sobrestany; 32. Posidonia Lligat; 33. Albufera Alcudia; 34. Cala'n Porter; 35. Cala Galdana; 36. Atxuri; 37. Puerto de Belate; 38. Antas; 39. Sanabria Marsh; 40. Campo Lameiro (Alba-Sánchez et al. 2010 y referencias incluidas; European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/).

Figure 2. Late Pleistocene and Holocene records of *Abies* in the Iberian Peninsula. 1. Torreblanca; 2. Navarrés; 3. Les Malladetes; 4. San Benito; 5. Tossal de la Roca; 6. En Pardo; 7. Villena; 8. Cucú; 9. Las Ventanas; 10. Río Seco; 11. Padul; 12. Roquetas de Mar; 13. Zafarraya; 14. Bajondillo; 15. Gorham; 16. A Pena Grande; 17. Fervedes II; 18. Chan do Lamoso; 19. A Valiña; 20. Kurtzia; 21. Morín; 22. Tramacastilla; 23. Formigal; 24. Las Ranas; 25. El Portalet; 26. Llauset; 27. La Feixa; 28. Baños de Tredos; 29. Banyolas; 30. La Palomera; 31. Sobrestany; 32. Posidonia Lligat; 33. Albufera Alcudia; 34. Cala'n Porter; 35. Cala Galdana; 36. Atxuri; 37. Puerto de Belate; 38. Antas; 39. Sanabria Marsh; 40. Campo Lameiro (Alba-Sánchez et al. 2010 and references therein; European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/).

En lo que respecta a *Cedrus*, formó parte habitual de la vegetación de la flora mediterránea durante el Pleistoceno Inferior y Medio (González-Sampérez et al. 2010; Postigo-Mijarra et al. 2010) en el sur de Europa, como demuestran numerosos registros polínicos en las penínsulas ibérica (Fig. 3), itálica (Bertini 2010) y balcánica (Tzedakis et al. 2006). Los bajos porcentajes de su polen registrados en la península ibérica se han atribuido a su procedencia del norte de África (Magri y Parra 2002; Magri 2012; Magri et al. 2017), por lo que estos autores la consideran como una especie extinta desde los inicios del Cuaternario, aunque no se puede descartar un origen nativo del polen desde pequeñas poblaciones dispersas, especialmente en el sureste peninsular (Cortés-Sánchez et al. 2008; González-Sampérez et al. 2010; Postigo-Mijarra et al. 2010). Su desaparición en la Península Itálica y la más tardía de la Balcánica, se sitúan en el ámbito de la denominada revolución del Pleistoceno Medio (Magri 2012), que registra la desaparición de otros taxa como *Tsuga* o *Cathaya*, en una etapa de importantes oscilaciones en la periodicidad y amplitud de los ciclos glaciales-interglaciales (Tzedakis et al. 2006; Bertini 2010; Magri 2012).

De este modo, tras los ciclos climáticos del Cuaternario, *Cedrus atlantica* habría permanecido tan sólo en el norte de África (Magri 2012; Magri et al. 2017). Los registros polínicos indican que el cedro del Atlas estuvo presente durante los períodos glaciales y post-glaciales en Argelia (Salamani 1993), Túnez (Ben Tiba y Reille 1982) y Marruecos (Cheddadi et al. 2009). Del mismo modo, las otras dos especies de cedros mediterráneos habrían permanecido refugiadas durante el Pleistoceno tanto en Chipre, como en Turquía, Líbano y Siria (Fady et al. 2008; Hajar et al. 2010; Eliades et al. 2011). Además, estudios genéticos realizados en poblaciones del noroeste africano confirman los refugios glaciales en el Rif y Alto Atlas marroquíes, así como en el Atlas Telliano argelino (Terrab et al. 2008; Cheddadi et al. 2009).

Evolución de *Abies* spp. y *Cedrus Atlantica* en el Holoceno

En los momentos de recuperación climática del Holoceno, la península ibérica ha sido reconocida como uno de los lugares desde donde se inicia la expansión de muchas de las especies que se refugiaron aquí (Carrion et al. 2003a; López Heredia et al. 2007). Sin embargo, los marcadores moleculares y las evidencias paleobotánicas parecen corroborar que los refugios pirenaicos de *Abies alba* no desempeñaron un papel importante en la migración y propagación de este taxon por el resto de Europa tras las glaciaciones (Terhürne-Berson et al. 2004). En cambio, el registro fósil permite atestiguar la expansión de *A. alba* en el propio macizo pirenaico con la llegada del máximo térmico del Holoceno (c. 6000 BP) desde las zonas más bajas (e.g. Banyoles y sierras vascas), ascendiendo en altitud por el Pirineo Central aragonés y leridano (e.g. sitios 22, 23, 24, 25, 26, 28), así como por el Pirineo Oriental de Girona (sitio 27) (Tabla 2; Figs. 2 y 4, Alba-Sánchez et al. 2009). Estos registros apoyan la idea de que en el Holoceno Medio el abeto pudo formar parte de la vegetación local de muchas zonas del Pirineo en las que hoy está ausente. La posible desaparición de *Abies* en la cordillera Cantábrica no está aún resuelta, si bien los registros de *A. Pena Grande*, Fervedes II y Chan de Lamoso (Tardiglacial, sitios 16 y 17; Holoceno inicial, sitio 18) sugieren la desaparición progresiva por un ascenso en altitud a nivel regional, en respuesta al aumento de las temperaturas. El registro constante de *Abies* desde hace 6.9 ka en el Lago de Sanabria (39), Zamora (Allen et al. 1996) podría mostrar el límite occidental de la distribución de la especie en el pasado.

En las Islas Baleares, el registro polínico continuo, pero con bajos porcentajes de *Abies* (33, 34, 35) durante el Holoceno (8.0 – 3.1 ka BP) (Burjachs i Casas et al. 1994; Yll et al. 1997), junto a los macrorrestos fósiles (Depape 1928) y la evolución tectónica del

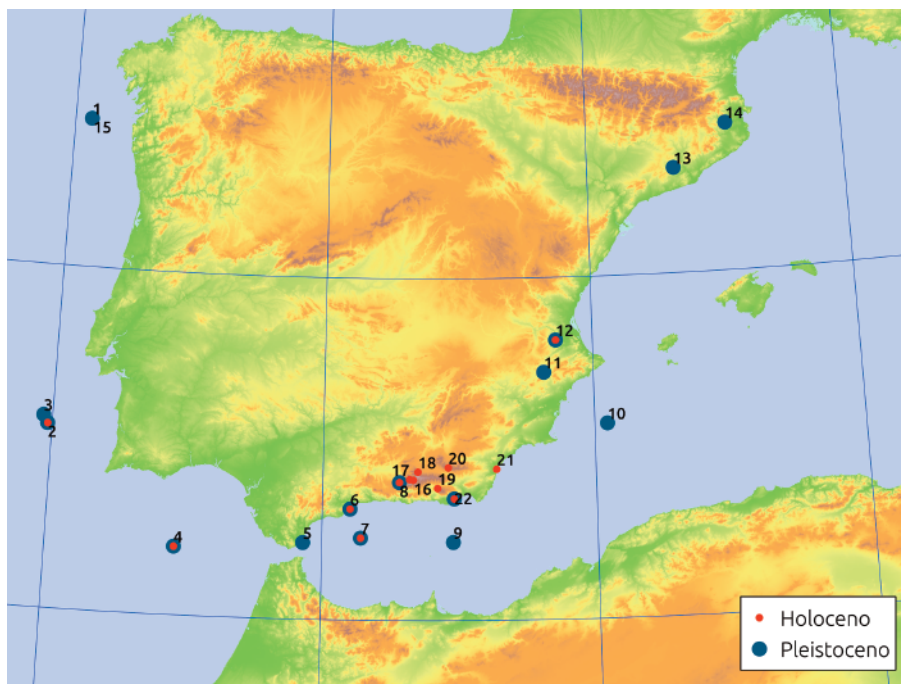


Figura 3. Registros de *Cedrus* en el Cuaternario en la península ibérica. 1. MD99-2331; 2. 8057-B; 3. MD95-2042; 4. SU-8113; 5. Cueva de Gorham; 6. Cueva de Bajondillo; 7. ODP-976; 8. Turbera de Padul; 9. MD95-2043; 10. SU-8103; 11. Laguna de Villena; 12. Navarrés; 13. Abric Romaní; 14. Tres Pins; 15. MD01-2447; 16. Laguna de Río Seco; 17. Laguna de la Mula; 18. Dehesa de Camarate; 19. Sierra de Gádor; 20. Sierra de Baza; 21. Antas; 22. San Rafael (Parra 1994; Combourieu-Nebout et al. 1999; Postigo-Mijarra et al. 2010 y referencias incluidas; Anderson et al. 2011; Jiménez-Moreno et al. 2013; Abel-Schaad et al., datos sin publicar; European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/).

Figure 3. Quaternary records of *Cedrus* in the Iberian Peninsula. 1. MD99-2331; 2. 8057-B; 3. MD95-2042; 4. SU-8113; 5. Cueva de Gorham; 6. Cueva de Bajondillo; 7. ODP-976; 8. Turbera de Padul; 9. MD95-2043; 10. SU-8103; 11. Laguna de Villena; 12. Navarrés; 13. Abric Romaní; 14. Tres Pins; 15. MD01-2447; 16. Laguna de Río Seco; 17. Laguna de la Mula; 18. Dehesa de Camarate; 19. Sierra de Gádor; 20. Sierra de Baza; 21. Antas; 22. San Rafael (Parra 1994; Combourieu-Nebout et al. 1999; Postigo-Mijarra et al. 2010 y referencias therein; Anderson et al. 2011; Jiménez-Moreno et al. 2013; Abel-Schaad et al., unpublished data); European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/).

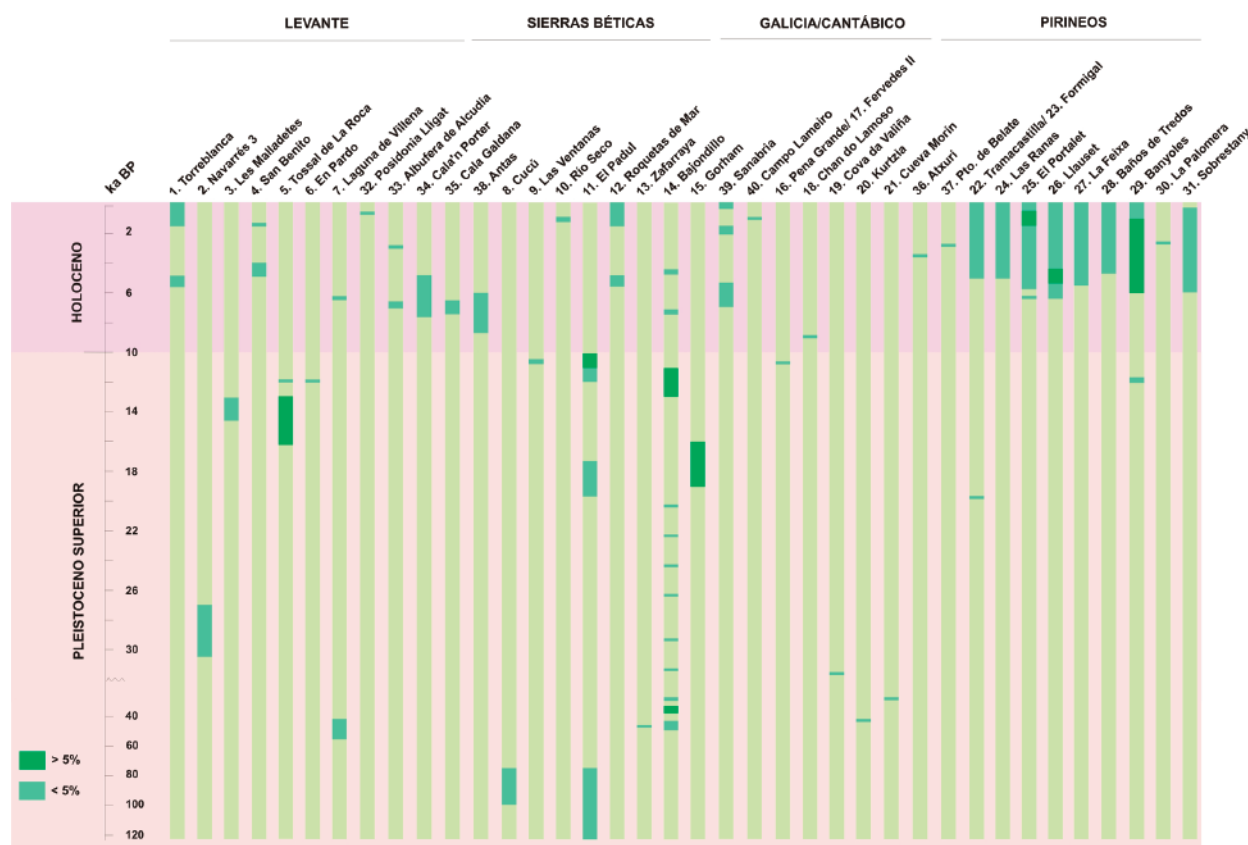


Figura 4. Cronología de la presencia de polen de *Abies* en el Pleistoceno Superior y en el Holoceno en la península ibérica (Alba-Sánchez et al. 2010 y referencias incluidas, y de European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/). Fechas en ka BP= Miles de años antes del presente.

Figure 4. Chronology of the Late Pleistocene and Holocene presence of *Abies* pollen in the Iberian Peninsula (Alba-Sánchez et al. 2010 and references therein, and European Pollen Database, www.europeanpollendatabase.net/). Dates on ka BP= thousands of years before present.

archipiélago balear (Rosenbaum et al. 2002) suscitan la posibilidad de pequeños reductos poblacionales en las islas hasta fechas relativamente recientes. La localización de nuevas evidencias fósiles sería imprescindible para corroborar esta hipótesis.

El registro fósil de *Abies* hallado a partir de la recuperación climática del Holoceno deja constancia de la presencia del pinsapar en las Béticas (Tabla 2; Figs. 2 y 4). Tal es el caso de Laguna de Villena (c. 6.3-6.2 ka), San Benito (c. 5000-4000 BP y 1500-1400 BP) o Torreblanca (6 ka y Holoceno Reciente) ubicados en el Levante peninsular. Los datos de Antas, Roquetas de Mar y San Rafael (Pantalón-Cano et al. 2003) muestran la permanencia de la especie en el sureste peninsular tras el Máximo Térmico Holoceno (c. 6000 BP) y en fechas subactuales (últimos dos milenios), así como los de la laguna de Río Seco en Sierra Nevada (c. 1.2-1.1 ka), que explicarían el ascenso altitudinal del pinsapo en Sierra Nevada. El reciente hallazgo de marorrestos fósiles de *Abies* (c. 7.4-6.5 ka BP) en localidades donde hoy no está presente (Sierra Bermeja, Málaga) (Olmedo-Cobo et al. 2017) refuerza la hipótesis de presencia de pinsapos en cotas elevadas de las Béticas asociada a la recuperación térmica del Holoceno. Si bien, los recurrentes pulsos de aridez y el proceso de neolitización regional pudieron provocar la extinción local de estos rodales.

Más allá de los registros fósiles atribuibles a *Abies pinsapo* (Tabla 2), para el Holoceno Reciente se dispone de un estudio paleoecológico realizado en la Sierra de las Nieves (Alba Sánchez et al., datos sin publicar), cuya base se sitúa hacia 1180 cal AD. En él se observa una fase inicial de gran estabilidad durante el período islámico, seguida de una importante degradación en los inicios de la época cristiana (ca. 1487-1530 cal AD). La Era Moderna (1530-1800 cal AD) marca el inicio de la gestión del bosque con ciclos de deforestación-conservación relacionados con el aprovechamiento del pinsapo para la industria naval. A partir de estas fechas, se registra una progresiva reducción de su representación hasta las fechas actuales.

Los registros de *Abies* en Marruecos son muy escasos, y se limitan a apariciones esporádicas de su polen en algunos depósitos de las montañas del Rif en los últimos milenios (Abel-Schaad et al. 2016; Cheddadi et al. 2016) y en el yacimiento arqueológico de Boussaria en la Península Tingitana en el Holoceno Medio (López-Sáez et al. 2011). Hasta la fecha, no se han realizado estudios en las áreas donde sus bosques están más desarrollados (Fig. 1).

El registro fósil de *Cedrus* en la península ibérica a lo largo del Holoceno (Figs. 3 y 5) se limita a apariciones discontinuas y con bajos porcentajes en el sureste peninsular que, de nuevo, diversos autores atribuyen a su llegada mediante los vientos saharianos procedentes del norte de África (e.g. Magri 2012). El mayor predominio de estos vientos coincide con la instalación de períodos de aridez en el oeste de la región Mediterránea (Moreno et al. 2005; Jiménez-Espejo et al. 2008; Martín-Puertas et al. 2010). Cabría esperar, por lo tanto, una mayor acumulación de polen de cedro del Atlas en los distintos depósitos precisamente en períodos con un clima más seco, pero no se observa ninguna correlación entre ambos acontecimientos (Fig. 5), ni tampoco entre cada uno de los registros, a pesar de los escasos porcentajes y la separación de las apariciones de polen de *Cedrus*. Tampoco existen evidencias, hasta el momento, de la presencia de *C. atlantica* en la península ibérica en los últimos milenios, en forma de macrorrestos o de citas históricas, que pudieran apoyar la hipótesis de la persistencia de rodales. Postigo-Mijarra et al. (2010) señalan que una de las principales causas para la desaparición de *Cedrus* en la península ibérica se relacionaría con el incremento de la actividad antrópica, o bien con la competencia con otras especies con las que pudiera compartir área de distribución pues, de acuerdo con Cheddadi et al. (2009), las laderas meridionales de las sierras Béticas poseen las condiciones óptimas para el desarrollo de cedrales.

La situación es bien distinta en el norte de África, donde bosques de *C. atlantica* han persistido a lo largo del Holoceno. Cabe destacar, en primer lugar, la extinción de la especie en su área más oriental (en Túnez) hace aproximadamente 8000 años, como muestra el registro de Dar Fatma (Ben Tiba y Reille 1982) (Fig. 6).

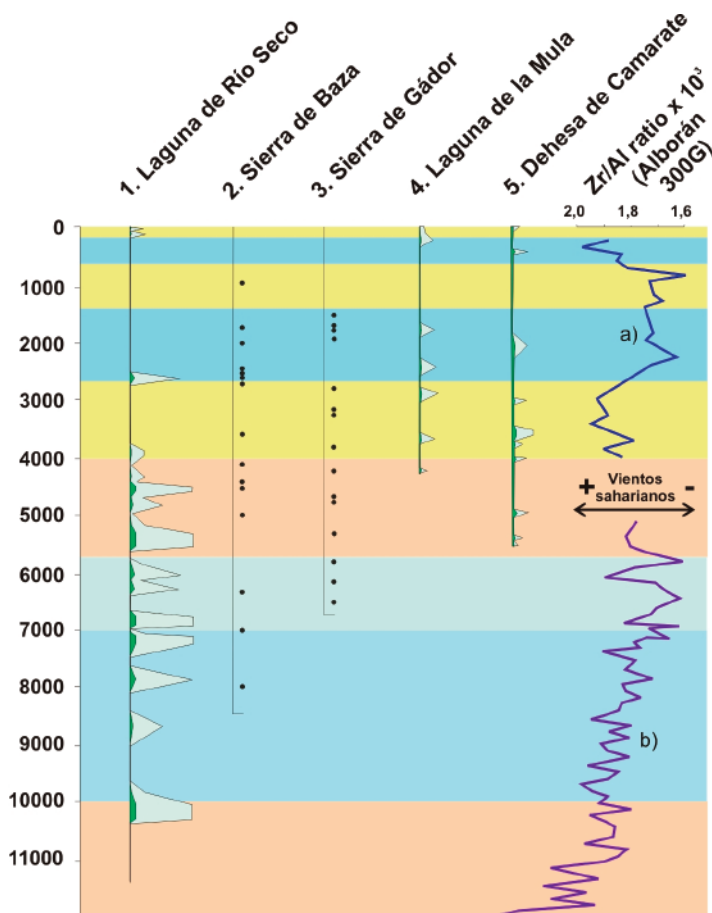


Figura 5. Registro de polen de *Cedrus* durante el Holoceno en el sudeste de la península ibérica (1. Anderson et al. 2011; 2. Carrión et al. 2007; 3. Carrión et al. 2003a; 4. Jiménez-Moreno et al. 2013; 5. Abel-Schaad et al., datos sin publicar) y su relación con los vientos procedentes del Sahara (a) Martín-Puertas et al. 2010; b) Jiménez-Espejo 2008).

Figure 5. Holocene pollen records of *Cedrus* in southeastern Iberian Peninsula (1. Anderson et al. 2011; 2. Carrión et al. 2007; 3. Carrión et al. 2003a; 4. Jiménez-Moreno et al. 2013; 5. Abel-Schaad et al., unpublished data) and their relationship with Saharan winds (a) Martín-Puertas et al. 2010; b) Jiménez-Espejo 2008).

También desaparece en Chataigneraie (Argelia) poco tiempo después (Salamani 1993). Ambas extinciones se han atribuido al calentamiento inicial del Holoceno, que probablemente obligó al cedro a migrar a mayores altitudes (> 1250 m snm) que en las que se encontraba en los citados depósitos (Cheddadi et al. 2009).

Los registros polínicos del Rif (Fig. 6) confirman que *Cedrus* ha estado presente durante el Holoceno en la mayor parte del sector occidental (Reille 1977; Muller et al. 2014; Cheddadi et al. 2016). Su máxima extensión se alcanzó entre 8000 y 6000 cal BP, cuando llegó a dominar en el paisaje de montaña (Cheddadi et al. 2016). A partir de esa fecha, se observa una gran expansión de *Quercus canariensis* Willd. y *Q. pyrenaica* Wild., lo que se ha relacionado con un cambio climático hacia condiciones de mayor aridez, que habrían obligado a los bosques de cedro del Atlas a migrar hacia zonas de mayor altitud (Cheddadi et al. 2009, 2016). A partir de 2200 cal BP, la intensificación de los cultivos y una creciente estacionalidad dificultaron el desarrollo de los cedrales (Muller et al. 2014; Abel-Schaad et al. 2016; Cheddadi et al. 2016). No obstante, se detecta una gran capacidad de recuperación de la especie tras distintos episodios de tala y deforestación, ocurridos sobre todo en época medieval (Cheddadi et al. 2015; Abel-Schaad et al. 2016). *Cedrus atlantica* se habría extinguido localmente en montañas situadas por debajo de los 1700 m snm en épocas muy recientes debido a la alta intensidad del impacto humano (Ajbilou 2003; Taiqi 2005; López Sáez y López Merino 2008), favorecida por una tendencia climática general hacia temperaturas más altas y mayor aridez.

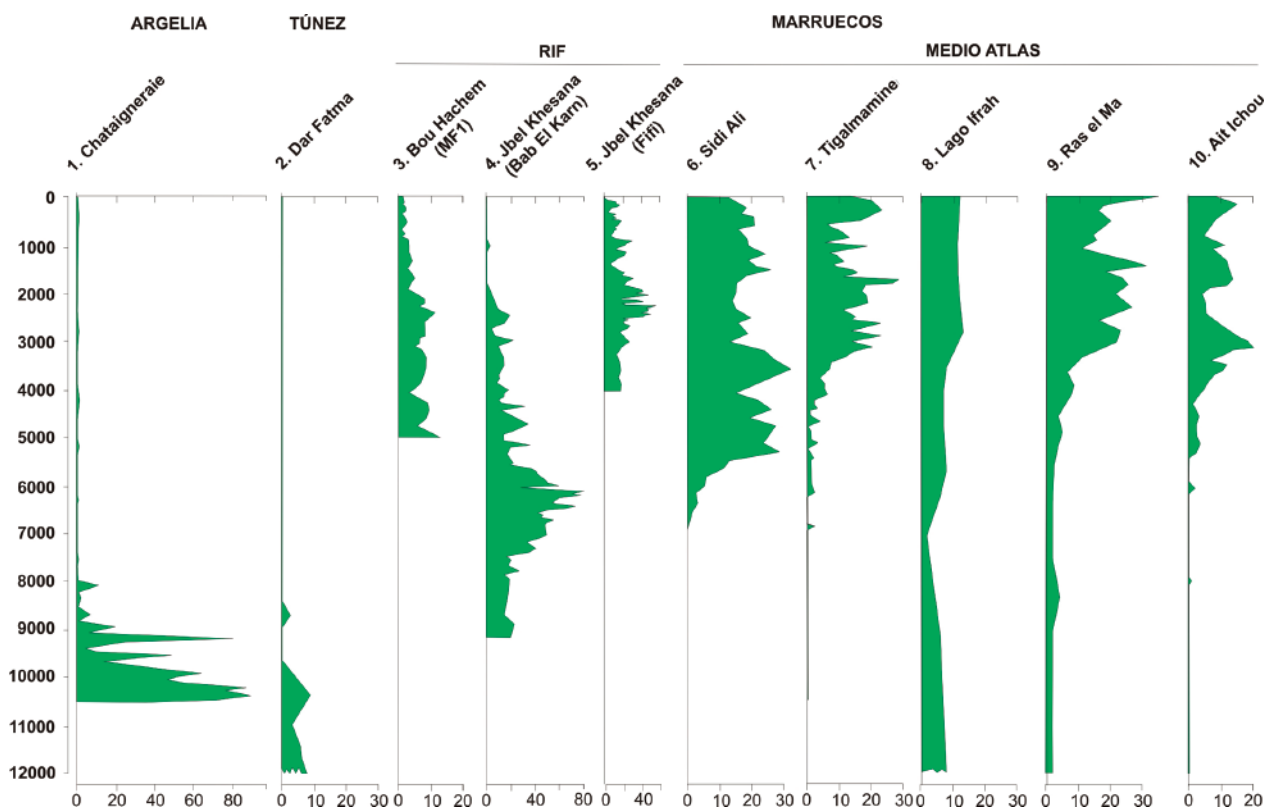


Figura 6. Diagramas polínicos de *Cedrus* en el norte de África. 1. Salamani 1993; 2. Ben Tiba y Reille 1982; 3. Muller et al. 2014; 4. Cheddadi et al. 2016; 5. Abel-Schaad et al. 2016; 6. Lamb et al. 1999; 7. Lamb y van der Kaars 1995; 8. Cheddadi et al. 2009; 9. Nour El Bait et al. 2014; 10. Tabel et al. 2016.

Figure 6. Pollen diagrams of *Cedrus* in northern Africa. 1. Salamani 1993; 2. Ben Tiba y Reille 1982; 3. Muller et al. 2014; 4. Cheddadi et al. 2016; 5. Abel-Schaad et al. 2016; 6. Lamb et al. 1999; 7. Lamb y van der Kaars 1995; 8. Cheddadi et al. 2009; 9. Nour El Bait et al. 2014; 10. Tabel et al. 2016.

En el Medio Atlas (Fig. 6) los registros polínicos (Lamb y van der Kaars 1995; Lamb et al. 1999; Cheddadi et al. 2009; Nour el Bait et al. 2014; Tabel et al. 2016) indican la reciente expansión de *Cedrus*, a partir de 6500 cal BP, coincidiendo con la migración en altitud de la especie en las montañas del Rif. Su mayor extensión se observa hacia 3700 cal BP, gracias a unas mejores condiciones climáticas para el desarrollo de los bosques (Nour el Bait et al. 2014). A partir de 2000 cal BP comienza la degradación de la cubierta vegetal (Lamb y van der Kaars 1995; Cheddadi et al. 2015). El creciente impacto de las actividades humanas, en particular el sobrepastoreo y las talas excesivas han conducido al progresivo declive de los cedrales y a su sustitución por especies más resistentes a las perturbaciones o la sequía, como *Quercus ilex* L. o *Juniperus oxycedrus* L. (Linares et al. 2011, 2012).

Conclusiones

Los primeros restos fósiles de *Abies* en el Mediterráneo Occidental corresponden al Oligoceno (30 Ma), en el marco de la consolidación en el área de la flora arctoterciaria. *Cedrus* habría llegado antes, en el Eoceno Medio (45 Ma), con los primeros elementos de la citada flora. Desplazamientos tectónicos habrían permitido su dispersión hacia el Sur, de modo que formarían parte de la vegetación ibérica y rifeña durante el Neógeno en zonas situadas por encima de los 1000 m snm. La apertura del estrecho de Gibraltar (5.33 Ma), pudo haber desencadenado mecanismos de especiación alopatrica entre las poblaciones de *Abies* ibéricas y marroquíes, si bien no se descarta una divergencia anterior de ambos linajes hacia el Mioceno Medio. En el caso de *Cedrus* la ausencia de registros impide establecer un patrón más detallado, aunque parece que su llegada al norte de África se produjo durante el Messiniense (5 Ma).

A lo largo de las glaciaciones del Cuaternario, abetos y cedros mediterráneos habrían permanecido en refugios montañosos de media y baja altitud en el sur de la península Ibérica y del norte de África. En el caso de *Abies* el registro fósil muestra una significativa

presencia durante el Pleistoceno. Sin embargo, *Cedrus* desaparece prácticamente de la península ibérica a lo largo de los ciclos glaciales, estando restringida su distribución a refugios situados en el norte de África. En el Holoceno, se observa la migración en altitud de *Abies* en el sureste ibérico coincidiendo con el óptimo térmico del Holoceno Medio. A partir de ahí se registra un notable declive de sus poblaciones relacionado con el incremento de la aridez y un mayor impacto de las actividades humanas. En el caso de *Cedrus*, sus apariciones en la península Ibérica son muy limitadas, mientras que en el norte de África se observan patrones diferentes en las montañas del Rif y en el Medio Atlas. En las montañas rifeñas se detectan extinciones locales recientes y un retroceso general de sus poblaciones, muy relacionado con la presión humana. En el Medio Atlas, con el ascenso en altitud, las poblaciones ocuparon durante el Holoceno Medio la mayor parte de la cordillera, aunque recientemente sufren un continuo declive relacionado igualmente con las actividades humanas.

Ambas especies han sufrido numerosas perturbaciones a lo largo de su historia. A pesar de ello, mantienen aún significativas extensiones en el Mediterráneo Occidental. Las oscilaciones climáticas experimentadas por sus poblaciones demuestran una gran resiliencia de sus bosques. Actividades tales como el sobrepastoreo o las cortas ilegales ponen en entredicho su viabilidad reciente, impidiendo la regeneración de sus poblaciones. El establecimiento de espacios protegidos para las especies de abetos y cedros mediterráneos ha frenado su declive en numerosas áreas, lo que demuestra que la puesta en marcha de medidas de conservación puede permitir a estas especies afrontar con garantías los retos del futuro.

Agradecimientos

Este artículo ha sido financiado por el Proyecto de Excelencia RNM-7033: Paleobiogeografía y conservación de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière: dos especies de la flora relictas del Mediterráneo occidental (RELIC-FLORA). Junta de Andalucía.

Referencias

- Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Iriarte, E., Pérez-Díaz, S. 2016. Declive de los bosques de cedro (*Cedrus atlantica*) durante el Holoceno Reciente en el sector occidental de la cordillera del Rif (Marruecos). In *Avances en Biogeografía: Áreas de distribución: Entre puentes y barreras* (pp. 592-600). Editorial Universidad de Granada. Tundra Ediciones. Granada, España.
- Ajbilou, R., Marañón, T., Arroyo, J. 2003. Distribución de clases diamétricas y conservación de bosques en el norte de Marruecos. *Investigación Agraria, Sistemas de Recursos Forestales* 12: 111-123.
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J.A., Benito De Pando, B., López Merino L. 2009. Historia paleoecológica y modelo de idoneidad de *Abies Alba* Mill. en la cordillera pirenaica. *Pirineos* 164: 93-116.
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J.A., Pando, B.B.D., Linares, J.C., Nieto-Lugilde, D., López-Merino, L. 2010. Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions* 16(2): 214-228.
- Alba-Sánchez, F., López Sáez, J.A. 2013. Paleobiogeografía del pinsapo en la península ibérica durante el cuaternario. In Lopez Quintanilla (ed.) *Los pinsapares (Abies pinsapo Boiss.) en Andalucía: Conservación y sostenibilidad en el siglo XXI*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Allen, J.R.M., Huntley, B., Watts, W.A. 1996. The vegetation and climate of northwest Iberia over the last 14,000 years. *Journal of Quaternary Science* 11: 125-147.
- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 30(13): 1615-1629.
- Areitio, A. 1874. Enumeración de plantas fósiles españolas. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* III: 225-259.
- Arista, M., Talavera, S. 1994. Pollen dispersal capacity and pollen viability of *Abies pinsapo* Boiss. *Silvae Genetica* 43: 155-158.
- Arista, A., Alaoui, M.L., Knees, S., Gardner, M. 2011. *Abies pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*: e.T42295A10679577
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., et al. 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162 (3): 382-402.
- Ben Tiba, B., Reille, M. 1982. Recherchespollenanalytiquesdans les montagnes de Kroumirie (Tunisieseptentrionale): Premiers resultats. *EcologiaMediterranea* 8: 75-86.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18(1): 103-115.
- Bertini, A. 2010. Pliocene to Pleistocene palynoflora and vegetation in Italy: state of the art. *Quaternary International* 225(1): 5-24.
- Blokhina, N.I. 1998. Fossil wood of *Cedrus* (Pinaceae) from the Paleogene of Kamchatka. *Paleontological Journal* 32: 532-538.
- Blokhina, N.I., Afonin, M.A. 2007. Fossil wood *Cedrus penzhinaensis* sp. nov. (Pinaceae) from the Lower Cretaceous of north-western Kamchatka (Russia). *ActaPalaeobotanica-Krakow* 47(2): 379-389.
- Burjachsí Casas, F., Pérez-Obiol, R.P., Roure, J.M., Julià, R. 1994. Dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la isla de Mallorca. Pages 199-210 in *X Simposio de Palinología (APLE)*, Valencia, Spain.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, R., Chaín, C. 2003a. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13(6): 839-849.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A., Chaín, C., López, A. 2003b. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12: 119-129.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Quirante, L.S., Finlayson, J.C., Fernández, S., et al. 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26(11): 1455-1475.
- Carrión, J.S., Fernández, S., Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., Gil-Romera, G., González-Sampériz, P., et al. 2010. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of arid environments* 74 (7): 731-736.
- Cavagnetto, C., Anadón, P. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92(3): 281-305.
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J. P., Huang, et al. 2009. Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography* 36(7): 1361-1371.
- Cheddadi, R., Tarroso, P., Liepelt, S., Dullinger, S., Meier, E. S., Hülber, K., Majorano, L., Laborde, H. 2014. Revisiting tree-migration rates: *Abies alba* (Mill.), a case study. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 113-122.
- Cheddadi, R., Nourelbait, M., Bouaissa, O., Tabel, J., Rhoujjati, A., López-Sáez, J. A., et al. 2015. A history of human impact on Moroccan mountain landscapes. *African Archaeological Review* 32(2): 233-248.
- Cheddadi, R., Bouaissa, O., Rhoujjati, A., Dezileau, L. 2016. Environmental changes in the moroccan western Rif mountains over the last 9,000 years. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 27(1): 15-25.
- Christou, A, Gardner, M. 2011. *Cedrus libani* var. *brevifolia*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*: e.T34148A9844497.
- Combourieu Nebout, N., Londeix, L., Baudin, F., Turon, J. L., Von Grafenstein, R., Zahn, R. 1999. Quaternary marine and continental paleoenvironments in the western Mediterranean (Site 976, Alboran Sea): palynological evidence. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results* (Vol. 161, pp. 457-468). Ocean Drilling Program.
- Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M. D., Bergadá-Zapata, M.M., Delgado-Huertas, A., López-García, P., et al. 2008. Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews* 27(23): 2176-2193.
- Depape, G. 1928. Plantes fossiles des Iles Baléares (Gisements burdigaliens de Majorque). *Annales de la Société Géologique du Nord* 53: 13-19.
- Dagher-Kharrat, M. B., Mariette, S., Lefèvre, F., Fady, B., Grenier-de March, G., Plomion, C., Savouré, A. 2007. Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics and Genomes* 3(3): 275-285.
- Dubois-Ladurantie, G.A. 1941. *Révision de quelques espèces d'Abiétinées fossiles*, Tome II, Vol. VI, Art. I. Laboratoire Forestier de l'Université de Toulouse, Toulouse, France.
- Eliades, N.G.H., Gailing, O., Leinemann, L., Fady, B., Finkeldey, R. 2011. High genetic diversity and significant population structure in *Cedrus brevifolia* Henry, a narrow endemic Mediterranean tree from Cyprus. *Plant Systematics and Evolution* 294(3-4): 185-198.
- Fady, B., Conkle, M.T. 1993. Allozyme variation and possible phylogenetic implications in *Abies cephalonica* Loudon and some related eastern Mediterranean firs. *Silvae Genetica* 42: 351-351.
- Fady, B., Forest, I., Hochu, I., Ribiollet, A., De Beaulieu, J.-L., Pastuszka, P. 1999. Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. populations from south-eastern France. *Forest genetics* 6: 129-138.
- Fady, B., Lefèvre, F., Vendramin, G.G., Ambert, A., Régnier, C., Bariteau, M. 2008. Genetic consequences of past climate and human impact on eastern Mediterranean *Cedrus libani* forests. Implications for their conservation. *Conservation Genetics* 9(1): 85-95.
- Farjon, A. 2013. *Cedrus deodara*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*: e.T42304A2970751.
- Feurdean, A., Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Lischke, H., Hickler, T. 2013. Tree Migration-Rates: Narrowing the Gap between Inferred Post-Glacial Rates and Projected Rates. *PloSOne* 8(8): e71797.
- García López, J.M., Allué Camacho, C. 2005. Caracterización y potencialidades fitoclimáticas de abetales (*Abies alba* Mill.) en la península ibérica. *Ecología* 19: 11-28.
- Gardner, M. 2013. *Cedrus libani* var. *libani*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*: e.T42305A2970821.
- Gaussen, H. 1964. Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse* 7: 321-480.

- Geiger, F. 1970. Die Aridität in Südostspanien—Ursachen und Auswirkungen im Landschaftswandel. *Stuttgarter Geographische Studien* 77. Geographische Institut: Stuttgart, 173 pp.
- González-Hernández, A., Peñas, J., Nieto-Lugilde, D., Alba-Sánchez F. 2015. Lean pattern in an altitude range shift of a tree species (*Abies pinsapo*) Boiss. *Frontiers of Biogeography* 6 (1): 98.
- González-Sampérez, P., Valero Garcés, B.L., Carrión, J.S., Peña-Monné, J.L., García-Ruiz, J.M., Martí-Bono, C. 2005. Glacialland Lateglacial vegetation in northeastern Spain: New data and a review. *Quaternary International* 140-141: 4-20.
- González-Sampérez, P., Leroy, S.A., Carrión, J.S., Fernández, S., García-Antón, M., Gil-García, M.J. et al. 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162(3): 427-457.
- Hajar, L., François, L., Khater, C., Jomaa, I., Déqué, M., Cheddadi, R. 2010. *Cedrus libani* (A. Rich) distribution in Lebanon: Past, present and future. *Comptes Rendus Biologies* 333(8): 622-630.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405(6789): 907-913.
- Jiménez-Espejo, F.J., Martínez-Ruiz, F., Rogerson, M., González-Donoso, J.M., Romero, O., Linares, D., et al. 2008. Detrital input, productivity fluctuations, and watermass circulation in the westernmost Mediterranean Sea since the Last Glacial Maximum. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 9(11) Q11U02.
- Jiménez-Moreno, G., Suc, J.P. 2007. Middle Miocene latitudinal climatic gradient in western Europe: evidence from pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 253(1): 208–225.
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., Suc, J.P. 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162(3): 403–415.
- Jiménez-Moreno, G., García-Alix, A., Hernández-Corbalán, M.D., Anderson, R.S., Delgado-Huertas, A. 2013. Vegetation, fire, climate and human disturbance history in the southwestern Mediterranean area during the late Holocene. *Quaternary Research* 79(2): 110-122.
- Knowles, L.L. 2009. Statistical Phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:593-612.
- Konnert, M., Bergmann, F. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* 196(1), 19-30.
- Kovar-Eder, J., Kvacek, Z., Martinetto, E., Roiron, P. 2006. Late Miocene to Early Pliocene vegetation of southern Europe (7–4 Ma) as reflected in the megafossil plant record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238: 321–339.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J., Wilson, D.S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400(6745): 652-655.
- Kropf, M., Kadereit, J.W., Comes, H.P. 2003. Differential cycles of range contraction and expansion in European high mountain plants during the Late Quaternary: insights from *Pritzelago alpina* (L.) O. Kuntze (Brassicaceae). *Molecular Ecology* 12(4): 931-949.
- Lamb, H.F., van der Kaars, S. 1995. Vegetational response to Holocene climatic change: pollen and palaeolimnological data from the Middle Atlas, Morocco. *The Holocene* 5(4): 400-408.
- Lamb, H., Roberts, N., Leng, M., Barker, P., Benkaddour, A., van der Kaars, S. 1999. Lake evolution in a semi-arid montane environment: response to catchment change and hydroclimatic variation. *Journal of Paleolimnology* 21 (3): 325-343.
- Lenoir, J., Svenning, J.C. 2014. Climate-related range shifts—a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38 (1): 15-28.
- Liepelt, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L., Fady, B., Gömöry, D., Hussendörfer, et al. 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.)—a synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153 (1): 139-149.
- Liepelt, S., Mayland-Quellhorst, E., Lahme, M., Ziegenhagen, B. 2010. Contrasting geographical patterns of ancient and modern genetic lineages in Mediterranean *Abies* species. *Plant Systematics and Evolution* 284: 141–151.
- Linares, J.C. 2011. Biogeography and evolution of *Abies* (Pinaceae) in the Mediterranean basin: the roles of long-term climatic change and glacial refugia. *Journal of Biogeography* 38 (4): 619-630.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2009. Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18 (4): 485-497.
- Linares, J.C., Taïqui, L., Camarero, J.J. 2011. Increasing drought sensitivity and decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Forests* 2 (3): 777-796.
- Linares, J.C., Pazo-Sarria, R., Taïqui, L., Camarero, J.J., Ochoa, V., Lechuga, V., et al. 2012. Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas* 21(3):7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.02.
- López González, G.A. 2001. *Los árboles y arbustos de la península ibérica e Islas Baleares: especies silvestres y las principales cultivadas*. Ed. Mundi-Prensa, Madrid.
- López Heredia, U., Carrión, J.S., Jiménez, P., Collada, C., Gil, L. 2007. Molecular and palaeoecological evidence for multiple glacial refugia for evergreen oaks on the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 34: 1505-1517.
- López Sáez, J.A., López Merino, L. 2008. Antropización y neolitización durante el Holoceno en Marruecos: una aproximación paleopalínológica. En: Hernández, M.S., Soler, J.A., López, J.A. (Eds.), *Actas IV Congreso del Neolítico Peninsular. Tomo I*, pp. 438-444. Museo Arqueológico de Alicante – Dip. Alicante, Alicante.
- López Sáez, J.A., Abel Schaad, D., Bokbot, Y., Peña Chocarro, L., Alba Sánchez, F., El Idrissi, A. 2011. Paisajes neolíticos del noroeste de Marruecos: Análisis arqueopalínológico de la Cueva de Boussaria. En: Goncalves, V.S., Diniz, M., Sousa, A.C. (eds) 5º Congresso do Neolítico Peninsular. Actas. Lisboa: UNIARQ: pp. 92-97.
- Magri, D. 2012. Quaternary history of *Cedrus* in Southern Europe. *Annali di Botanica* 2:57-66.
- Magri, D., Parra, I. 2002. Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters* 200: 401-408
- Magri, D., Di Rita, F., Aranbarri, J., Fletcher, W., González-Sampérez, P. 2017. Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews* 163: 23-55. .
- Martín-Puertas, C., Jiménez-Espejo, F., Martínez-Ruiz, F., Nieto-Moreno, V., Rodrigo, M., Mata, M.P., et al. 2010. Late Holocene climate variability in the southwestern Mediterranean region: an integrated marine and terrestrial geochemical approach. *Climate of the Past* 6(6): 807.
- Médail, F., Diadema, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36 (7): 1333-1345.
- Molina-Venegas R, Aparicio A, Lavergne S, Arroyo J. 2017. Climate and topographical correlates of plant palaeo- and neendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of Botany* 119: 229–238.
- Moreno, A., Cacho, I., Canals, M., Grimalt, J.O., Sánchez-Gofí, M. F., Shackleton, et al. 2005. Links between marine and atmospheric processes oscillating on a millennial timescale. A multi-proxy study of the last 50 000 yr from the Alboran Sea (Western Mediterranean Sea), Quaternary land-ocean correlation. *Quaternary Science Reviews* 24: 1623–1636.
- Muller, S.D., Nakagawa, T., De Beaulieu, J.L., Courtillot, M., Carcaillet, C., Miramont, C., et al. 2007. Post-glacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. *Journal of biogeography* 34 (5): 876-899.
- Muller, S.D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.R., et al. 2014. Vegetation history of the western Rif Mountains (NW Morocco): origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany* 24: 487-501.
- Nour El Bait, M., Rhoujjati, A., Eynaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K. et al. 2014. An 18 000 year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science* 29 (5): 423-432.
- Olmedo-Cobo, J.A., Cunill-Artigas, R., Martínez-Ibarra, E., Gómez-Zotano, J. 2017. Paleoeología de *Abies* sp. en Sierra Bermeja (sur de la península ibérica) durante el Holoceno Medio a partir del análisis pedo-antracológico. *Bosque* 38 (2): 259-270.
- Palamarev, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. En: Ehrendorfer, F. (ed.). *Woody plants—evolution and distribution since the Tertiary* (pp. 93-107). Springer Vienna.
- Pantaléon-Cano, J., Yll, E.I., Pérez-Obiol, R.P., Roure, J.M. 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* 13(1):109-119.

- Parducci, L., Szmidt, A.E., Villani, F., Wang, X.R., Cherubini, M. 1996. Genetic variation of *Abies alba* in Italy. *Hereditas* 125: 11–18.
- 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. Ph.D. Thesis, Université de Montpellier, Francia.
- Pérez-Obiol, 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.
- Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., Manzanque, F., Morla, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands during the Cenozoic. *Journal of Biogeography* 36 (11): 2025–2043.
- Postigo-Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., García, S. 2010. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 416-426.
- Qiao, C.Y., Ran, J.H., Li, Y., Wang, X.Q. 2007. Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany* 100(3): 573-580.
- Quézel P., Médail F. 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, France, 571 pp.
- Reille, M. 1977. Contribution pollen analytique à l'histoire Holocene de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). En: *Recherches françaises sur le Quaternaire hors de France: Xe congrès international de l'INQUA, Birmingham, Grande-Bretagne, Août, 1977. Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire* 50: 53–76.
- Rey Benayas, J.M., Scheiner, S.M., Franklin, J. 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science* 13: 245-258
- Richards, C.L., Carstens, B.C., Knowles, L.L. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography* 34:1833-1845.
- Rivas-Carballo, M.R., Alonso-Gavilán, G., Valle, M.F., Civis, J. 1994. Miocene palynology of the central sector of the Duero basin (Spain) in relation to palaeogeography and palaeoenvironment. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82(3): 251-264.
- Rosenbaum, G., Lister, G.S. 2004. Formation of arcuate orogenic belts in the western Mediterranean region. *Geological Society of America Special Papers* 383: 41-56.
- Rosenbaum, G., Lister, G.S., Duboz, C. 2002. Reconstruction of the tectonic evolution of the western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer* 8: 107-130.
- Rull, V. 2010. Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective. *Open Ecology Journal* 3: 1–5.
- Salamani, M. 1993. Premières données paléophytogéographiques du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) dans la région de Grande Kabylie (NE Algérie). *Palynosciences* 2: 147–155.
- Sánchez-Robles, J.M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J.L., Ortiz, M.A., Vela, E., Talavera, S. 2014. Phylogeography of SW Mediterranean firs: different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular phylogenetics and evolution* 79: 42-53.
- Saporta, G. 1865. Etudes sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 4: 5–264.
- Scaltsoyiannes, A., Tsaktsira, M., Drouzas, A.D. 1999. Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, Pinaceae). A first comparative study with phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution* 216: 289–307.
- Sękiewicz, K., Sękiewicz, M., Jasińska, A. K., Boratyńska, K., Iszkuło, G., Romo, A., et al. 2013. Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems* 147(1): 125-134.
- Sykes, M.T., Prentice, I.C., Cramer, W. 1996. A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23: 203-233.
- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., et al. 2016. Environmental changes over the past 25000 years in the southern Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science* 31: 93–102.
- Taberlet, P., Cheddadi, R. 2002. Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* 297: 2009-2010.
- Taiqi, L. 2005. Évolution récente de la structure du paysage du bassin de Chefchaouen (1958-1986) En: *Mutations des milieux ruraux dans les montagnes rifaines (Maroc)*. Groupe de Recherches Géographiques sur le Rif, Tetuán, Marruecos.
- Terhürne-Berson, R., Litt, T., Cheddadi, R. 2004. The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data. *Vegetation History and Archaeobotany* 13: 257–268.
- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T.F., Tremetsberger, K. 2007. Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon* 56(2): 409-416.
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., Stuessy, T.F. 2008. Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American journal of botany* 95(10): 1262-1269.
- Thomas, P. 2013. *Cedrus atlantica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: [http:// dx.doi.org/ 10.2305/ IUCN. UK. 2013-1. RLTS. T42303 A2970716. en](http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303.A2970716.en).
- Thompson, J.D. 2005. *Plant Evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Tinner, W., Lotter, A.F. 2006. Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quaternary Science Reviews* 25(5): 526-549.
- Tzedakis, P.C., Lawson, I.T., Frogley, M.R., Hewitt, G.M., Preece, R.C. 2002. Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications. *Science* 297: 2044-2047.
- Tzedakis, P. C., Hooghiemstra, H., Pälike, H. 2006. The last 1.35 million years at Tenaghi Philippon: revised chronostratigraphy and long-term vegetation trends. *Quaternary Science Reviews* 25(23): 3416-3430.
- UICN 2015. *Libro rojo de los ecosistemas forestales de Marruecos*. Gland y Málaga, España.
- Uzquiano, P. 1992. L'Homme et le bois au Paléolithique en région Cantabrique, Espagne. Exemples d'Altamira et d'Buxu. *Bulletin de la Société Botanique de France* 139: 361–372.
- Vendramin, G.G., Degen, B., Petit, R.J., Anzidei, M., Madaghiele, A., Ziegenhagen, B. 1999. High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe. *Molecular Ecology* 8: 1117–1126.
- Vicario, F., Vendramin, G.G., Rossi, P., Lio, P., Giannini, R. 1995. Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relict population of *Abies nebrodensis*. *Theoretical and Applied Genetics* 90: 1012-1018.
- Willis, K.J., Araújo, M.B., Bennett, K.D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, C.A., Myers, N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 362(1478): 175–187.
- Xiang, Q.P., Xiang, Q.Y., Guo, Y.Y., Zhang, X.C. 2009. Phylogeny of *Abies* (Pinaceae) inferred from nrITS sequence data. *Taxon* 58(1): 141-152.
- Yli, E.I., Pérez-Obiol, R.P., Pantaléon-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.