

Revisiones

Carrión, J.S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* 2003 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/revision1.htm>)

Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica

José S. Carrión

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

Este artículo revisa algunos aspectos de la dinámica vegetal del Cuaternario reciente en la Península Ibérica a través de análisis polínicos llevados a cabo durante los últimos años. Parece que algunos tipos de ecosistemas forestales fueron capaces de absorber el estrés que supusieron los cambios climáticos hasta límites insospechados. La respuesta de muchas floras cuaternarias a la conclusión de fases glaciares y a los cambios climáticos del Holoceno ha estado bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión y abióticamente influida por procesos que establecen contingentemente la temporalidad del cambio, fundamentalmente el fuego y el herbivorismo. Las características adaptativas y competitivas de las especies y la intervención de procesos estocásticos han sido tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis.

Introducción

Uno de los aspectos en los que el análisis polínico produce información de mejor calidad es en la reconstrucción de pautas de dinámica vegetal a una escala de milenios (Ritchie, 1995). Para situarnos en el marco de la Ecología, por tanto, debemos intentar elaborar los diagramas polínicos con una resolución de centurias o décadas, al menos durante las fases de transición. Por la naturaleza de muchos depósitos cuaternarios, esto no es a veces posible. En otros casos, no se ha conseguido simplemente por reducir el esfuerzo analítico. Parece obvio que el ecólogo debe tener la osadía de incorporar esta información diacrónica a sus modelos neontológicos.

En el protocolo palinológico, algunos microfósiles no polínicos pueden colaborar eficazmente a conocer los efectos de las influencias del pastoreo, incendios, cambios edáficos y climáticos, etc., aunque su cuantificación siempre resulta arriesgada (Carrión y Navarro, 2001). Tomando como referencia geográfica algunos casos del territorio mediterráneo peninsular, ésta será la aproximación que utilizaré. Fundamentalmente por razones de experiencia, pero también porque realmente los estudios multidisciplinarios cuyo objetivo ha sido realmente paleoecológico son escasísimos en esta región (Bennett y Willis, 1995).

Resulta posible y "sostenible" cohesionar la paleoecología, la silvicultura y la protección de la biodiversidad

Intentando integrar objetivos sobre biodiversidad con criterios de producción económica, algunos proyectos en el norte de Europa han hecho de los datos paleoecológicos un recurso crítico (Lindbladh *et al.*, 2000). Se trata de (1) elaborar mapas de tipos forestales en ventanas temporales sucesivas para los últimos milenios, (2) evaluar las fuerzas directrices de los cambios observados en la composición y abundancia de las especies implicadas, (3) identificar qué tipos de bosques actuales contienen una parte importante del componente preantrópico regional, (4) investigar posibilidades de regeneración de dichos bosques en aquellas zonas donde se han perdido o donde resulte factible una política conservacionista, y (5) describir los efectos de la silvicultura sobre la biodiversidad en los tipos forestales identificados y gestionados.

La labor del paleoecólogo se cifraría en torno a los tres primeros objetivos, lo cual implica la selección de depósitos poliníferos, la elaboración de diagramas polínicos con modelos cronológicos coherentes, la construcción de mapas de vegetación a partir de frecuencias polínicas con los coeficientes de corrección adecuados y, si es posible, el estudio paralelo con macrofósiles. Hay dos limitaciones: estos mapas no nos dirán mucho sobre la densidad del bosque y más bien poco sobre qué proporción del paisaje estaba forestado. Pero los resultados tienen implicaciones prácticas para el desarrollo de protocolos de silvicultura sostenible (Björse, 2000). Actualmente, un proyecto de esta índole es inimaginable en España por tres razones: (1) no disponemos del número suficiente de análisis polínicos para "mapear" los últimos milenios, (2) aunque existieran posibilidades materiales y humanas, los materiales sedimentarios no son tan proclives como en el bosque boreal o templado, y (3) necesitamos más estudios sobre las relaciones entre lluvia polínica y vegetación, a fin de establecer factores de corrección realistas para las especies regionales.

También hay criterios paleoecológicos para incorporar el conservacionismo a las políticas de gestión forestal

Los últimos dos millones de años en el continente europeo, como en el resto del planeta, han contemplado la alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares. Con la información disponible, todo parece indicar que dicha alternancia multimilenaria ha estado determinada por variaciones orbitales, siendo significativo que, aproximadamente, el 80% del Cuaternario del norte de Europa haya sido tiempo glacial. Como se puede comprender, los descensos sostenidos en la temperatura han tenido repercusiones en la disponibilidad hídrica y, en consecuencia, en la distribución de los bosques. De hecho, la mayor parte de las especies arbóreas y arbustivas desaparecieron de las zonas estrictamente glaciadas y de su entorno periglacial, donde predominaron fenómenos de congelación del suelo incompatibles con la existencia de un ecosistema forestal (Comes y Kadereit, 1998).

Estas condiciones de frío generalizado en el norte de Europa fueron coetáneas de un incremento importante de la aridez y el xerofitismo en latitudes mediterráneas. Las especies forestales sobrevivieron en microclimas favorables en las cadenas montañosas del sur de Europa y en algunas áreas próximas al mar (Bennett *et al.*, 1991). Con la llegada de cada fase interglacial, las poblaciones refugiadas serían el punto de partida para la colonización posterior de las regiones centrales y septentrionales, lo cual debió requerir la intervención de procesos de migración a larga distancia y gran escala (Brewer *et al.*, 2002).

Los diagramas polínicos han permitido identificar algunas de estas zonas de refugio, pero todavía estamos lejos de conocer la localización exacta y, sobre todo, la estructura ecológica de estos "refugios glaciares". Los valles interiores de Sierra Nevada (Pons y Reille, 1998) y del macizo Segura-Cazorla-Alcaraz (Carrión, 2002) se revelan como importantes áreas de reservorio para especies como *Quercus*

ilex-rotundifolia, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Olea europaea*, etc. El litoral murciano-almeriense recoge, durante la última glaciación, poblaciones de pinos, encinas y robles, además de coscojares con palmito, acebuchares y matorrales ibero-norteafricanos de cornical (*Periploca angustifolia*) y arto (*Maytenus europaeus*), acompañados de otras especies termófilas como *Osyris quadripartita*, *Myrtus communis*, *Lycium intricatum*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia* (Carrión *et al.*, en prensa, a).

La relevancia conservacionista deriva del hecho de que estas zonas constituyen áreas amplias de supervivencia permanente, incluso en períodos de crisis climática. Vienen a ser como "jardines botánicos naturales", porque mientras las poblaciones arbóreas se extinguían de sus localidades septentrionales debido a la rapidez de expansión del frente periglaciario (Bennett, 1997), los biotopos favorables del sur de Europa se constituían en reservorio de la fitodiversidad europea. Este fenómeno es tan crítico que, para un paleobiólogo, contemplar el haya, los abetos o los robles como especies templadas resulta inexacto, habida cuenta de que, durante dos millones de años, han estado más tiempo en la región mediterránea que formando parte de lo que hoy es la zona del bosque templado-caducifolio (Magri, 1999).

Los modelos continentales establecen que los principales centros de dispersión postglaciario habrían sido el sur de la Península Ibérica, Italia y los Balcanes (Willis y Whittaker, 2000). Según esta perspectiva, parece obvio que si una especie arbórea se extingue del sur de Europa, las posibilidades de extinción continental son mucho mayores que si lo hace de las Islas Británicas o Escandinavia (Carrión y Díez, en prensa). Ahí tenemos, por lo tanto, otro argumento sólido para reclamar a nivel nacional y comunitario la conservación de nuestros bosques y la aplicación de políticas de gestión forestal sostenible.

En el límite forestal, la vegetación puede ser muy sensible al cambio climático

En la secuencia de la Cañada de la Cruz, dentro del límite forestal de la Sierra de Segura (Jaén, 1.595 m de altitud), se ha podido demostrar la existencia de oscilaciones abruptas en las curvas polínicas del Holoceno sin que éstas puedan ser asociadas con hiatos sedimentarios (Carrión *et al.*, 2001a) (**Figura 1** ). Resulta significativa la correlación entre las variaciones de Poaceae, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Juniperus* y *Ephedra nebrodensis*, la cual sugiere condiciones frías y áridas para las fases en las que estos taxa se incrementan (es decir, entre 8320-7770, 3350-2630 y 1525-790 años BP, respectivamente). Cuando estos tipos polínicos descienden, se produce el aumento concomitante de *Quercus*, *Pinus pinaster*, *Fraxinus*, *Acer*, *Erica arborea*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Arbutus*, *Ulmus*, *Pistacia*, *Cistus*, *Phillyrea*, *Ephedra fragilis* y *Olea*, lo cual sugiere condiciones climáticas más favorables. En la misma secuencia, hay evidencias paleolimnológicas que apoyan esta hipótesis.

La cronología de esta secuencia sugiere que los cambios de vegetación pueden ocurrir en centurias, o incluso décadas, como consecuencia de cambios climáticos. Como los límites altitudinales para las especies arbóreas en alta montaña están controlados por las temperaturas de primavera e invierno (Peterson, 1998), la hipótesis de control climático presenta un fuerte valor explicativo en el caso de la Cañada de la Cruz. Estos cambios habrían inducido también desplazamientos altitudinales de los pisos de vegetación y, así, las fases de pinar en el oromediterráneo coincidirían con las expansiones de bosques de robles y encinas en los pisos supra y mesomediterráneo (Carrión, 2002).

La vegetación forestal se caracteriza por su inercia y gran resistencia a la invasión, aunque las perturbaciones reiteradas o de gran magnitud pueden provocar respuestas de tipo umbral

La mayor parte de los diagramas polínicos del Holoceno peninsular muestran cambios graduales o pautas de vegetación relativamente estables (Peñalba 1994, López-Sáez y López-García, 1999, Carrión *et al.*, 2000, Jalut *et al.*, 2000, Franco *et al.*, 2001). Como ya se ha señalado, la tradición ha impuesto una tendencia general a interpretar estos cambios en función de la dinámica climática que se observa en la Europa septentrional (Birks, 1993). En realidad, los cambios abruptos en la curvas polínicas son casi siempre la consecuencia de hiatos sedimentarios. La sorpresa se produce cuando, demostrada una sedimentación ininterrumpida, tiene lugar un cambio brusco que no puede ser correlacionado con un proceso climático coetáneo o inmediatamente precedente. Algunos casos en la Iberia mediterránea han sido analizados con detalle suficiente como para postular hipótesis que combinan una inercia inicial con respuestas rápidas una vez que se han traspasado los umbrales de vulnerabilidad del sistema.

El primer ejemplo viene de la secuencia polínica de un depósito turboso de la Canal de Navarrés (Valencia, 225 m de altitud) (Figura 2), el cual cubre los últimos 30.000 años. Aquí se observa como los bosques glaciares de pino (probablemente *Pinus nigra*) perduraron sin alteración sustancial hasta hace aproximadamente 6.000 años. Ni las mejoras climáticas tardiglaciara y postglaciara, ni el máximo pluviométrico del Holoceno, ni la pulsación fría del Dryas reciente, alteraron la composición y dominancia del bosque original (Carrión y van Geel, 1999). Otros datos paleobotánicos nos aseguran que varias especies de *Quercus* y muchos otros planifolios eran frecuentes en las montañas y valles adyacentes desde el comienzo del Holoceno (4.000 años antes) o incluso desde el Tardiglaciara (8000-7000 años antes) (Badal y Roiron, 1995).

En virtud de algunos supuestos actualistas (mayor competitividad de las quercíneas en condiciones climáticas y edáficas como las actuales) y del paradigma

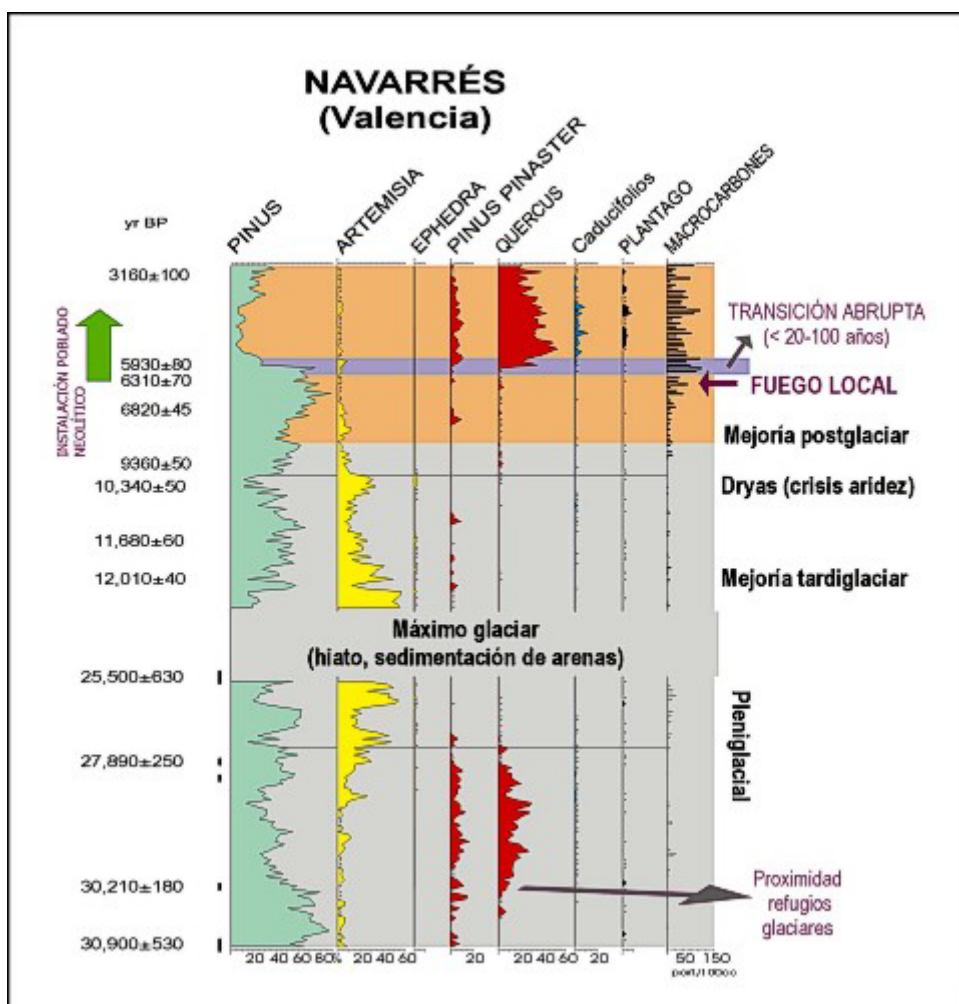


Figura 2. Diagrama polínico sintético de Navarrés. Nótese la permanencia de los bosques de pino durante el Tardiglaciara y la primera mitad del Holoceno, así como la intervención del fuego como agente de cambio vegetal en torno a 6.000 años antes del presente (BP).

climatológico señalado anteriormente, la mejoría climática debería haber provocado una colonización por *Quercus* de los bosques de pino y estepas glaciares. No olvidemos que la "vegetación potencial" indicada para la zona es el característico encinar levantino. Sin embargo, la resistencia a la invasión durante milenios rompe con estas expectativas y crea una evidente situación de "desequilibrio". En el mejor de los casos, los modelos de equilibrio dinámico aceptan que, por inercia o resiliencia, la adecuación a los nuevos parámetros climáticos puede retrasarse unas cuantas centurias (Prentice y Webb, 1998). En realidad, el fenómeno observado en Navarrés es sólo un componente de otro más general, comprobado elaborando mapas de paleovegetación en la Europa y Norteamérica templadas para los últimos 18.000 años (Davis *et al.*, 1986, Huntley, 1990): que las especies responden de forma individualista al cambio climático, no en "paquetes" de asociaciones o comunidades definidas florísticamente.

Irónicamente, la misma secuencia de Navarrés muestra como, en un plazo inferior a una centuria, tiene lugar un reemplazamiento brusco del pinar local por formaciones dominadas por *Quercus* perennifolios, aparentemente como respuesta al incremento en la virulencia del fuego (estimable por la concentración de carbones microscópicos en el sedimento). Este escenario resulta coherente con la instalación de un poblado neolítico en las proximidades de la turbera (Dupré *et al.*, 1998).

Otra secuencia que demuestra como las perturbaciones y las interacciones bióticas modulan la respuesta vegetal al cambio climático es la de la laguna de los Ojos de Villaverde (870 m de altitud), en el sureste de Albacete. Los episodios más rápidos se corresponden aquí con la instalación de bosques de *Quercus* caducifolios alrededor de 6.700 años BP y con la expansión de *Pinus* en tiempos históricos (Carrión *et al.*, 2001b). En cambio, el reemplazamiento progresivo de *Quercus* cf. *faginea* por *Q.* cf. *rotundifolia* es un proceso lento, resultando explicable por fenómenos de competencia interespecífica bajo un contexto climático de aridificación creciente que habría comenzado hace aproximadamente 4.500-5.000 años (Pantaleón-Cano *et al.*, 2003).

Entre aproximadamente 3.500 y 1.000 años BP, la secuencia de Villaverde demuestra como el fuego es el condicionante primordial de la respuesta vegetal, con independencia de que su magnitud espacial y recurrencia estén o no determinadas por el régimen climático (**Figura 3**). Partiendo de una situación inicial en la que *Quercus* cf. *rotundifolia* es el elemento forestal dominante, se producen tres máximos en las frecuencias polínicas de *Pinus* cf. *halepensis* en los años 3.240, 2.650 y 2.260 BP. Estos eventos coinciden con incrementos en la concentración de microcarbones, pero suponen en los tres casos una respuesta elástica de la vegetación, es decir, el pino se extiende y vuelve a disminuir rápidamente. Sin embargo, con un máximo estimado cada 20-50 años en la frecuencia de microcarbones, la respuesta es irreversible y tiene lugar un cambio abrupto en la estructura ecológica.

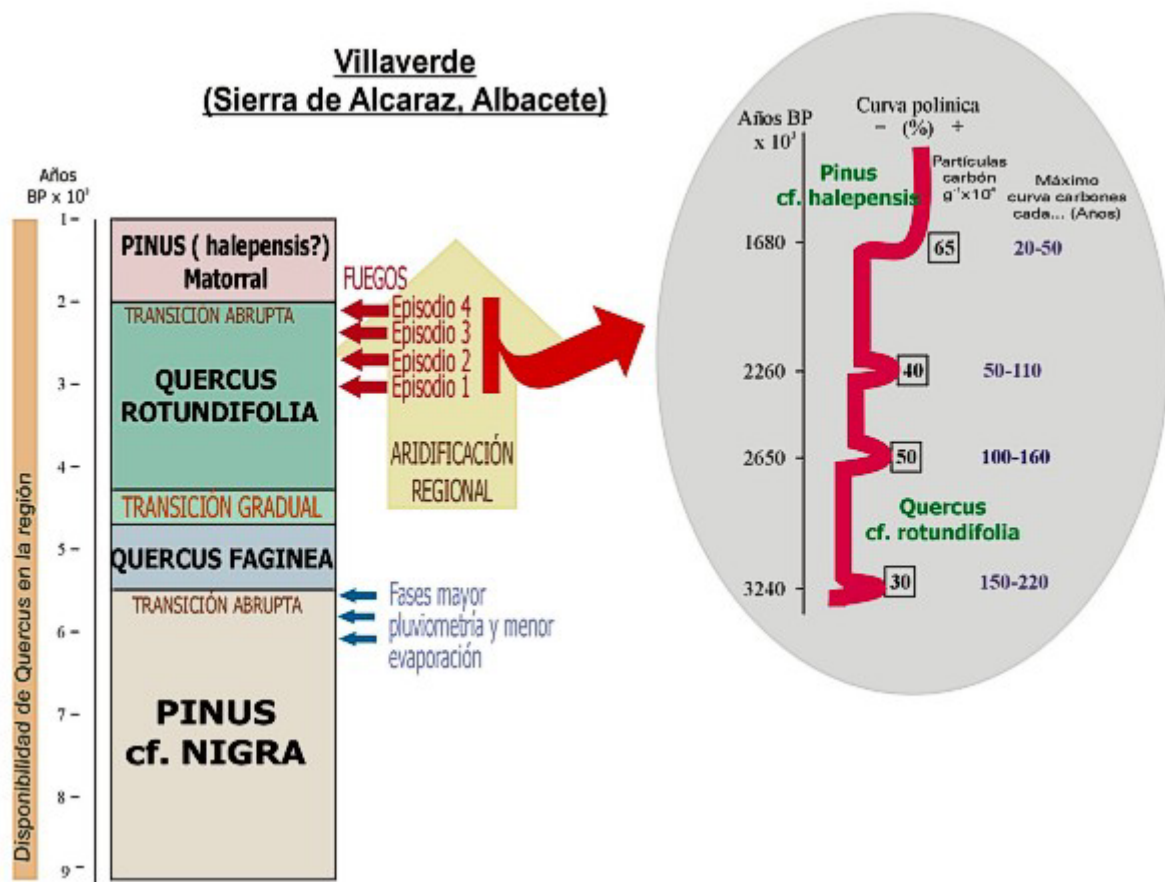


Figura 3. Interpretación de la secuencia polínica holocénica de Villaverde.

En el mismo contexto geográfico, pero a una altitud intermedia entre la Cañada de la Cruz y Villaverde, el registro de la laguna de Siles (Jaén, 1.320 m de altitud) (**Foto 1**) cubre un intervalo continuo para los últimos 18.000 años. Como en los casos anteriores, se han estudiado los granos de polen, esporas de embriófitos, microcarbones y otros microfósiles de origen algal y fúngico (Carrión, 2002). No hay duda de que la secuencia se muestra sensible a los cambios climáticos del Tardiglacial y Holoceno, pero el control ejercido por el clima sobre la vegetación es definitivamente modulado por las perturbaciones y la competencia interespecífica, ocasionando la aparición de retrasos de varios cientos de años y de respuestas umbral, como en los casos anteriores (**Figura 4**).



Foto 1. Laguna de Siles, Sierra de Segura, Jaén.

Siles (1320 m, Sierra de Segura)



Figura 4. Interpretación de las pautas y procesos de cambio vegetal en la secuencia polínica de Siles.

La comparación de los datos de Siles, la Cañada de la Cruz y Villaverde ha permitido elaborar un cuadro regional de cambio vegetal holocénico para las Sierras de Segura y Alcaraz (**Figura 5**). Resulta fascinante comprobar como, al aumentar la escala espacial, el cambio climático aparece como un control más inmediato de los desplazamientos en los tipos forestales. Así, el Holoceno medio emerge como la fase de máximo desarrollo forestal, en coincidencia con una elevación de los niveles lacustres deducible por el registro limnológico de microfósiles acuáticos. El Holoceno inicial se confirma como una fase pirofítica y regionalmente árida, mientras que los últimos 4.500 años evidencian una tendencia progresiva a la xerofitización, controlada por un cambio climático aridificante, un incremento en la frecuencia del fuego y en la importancia del pastoreo.

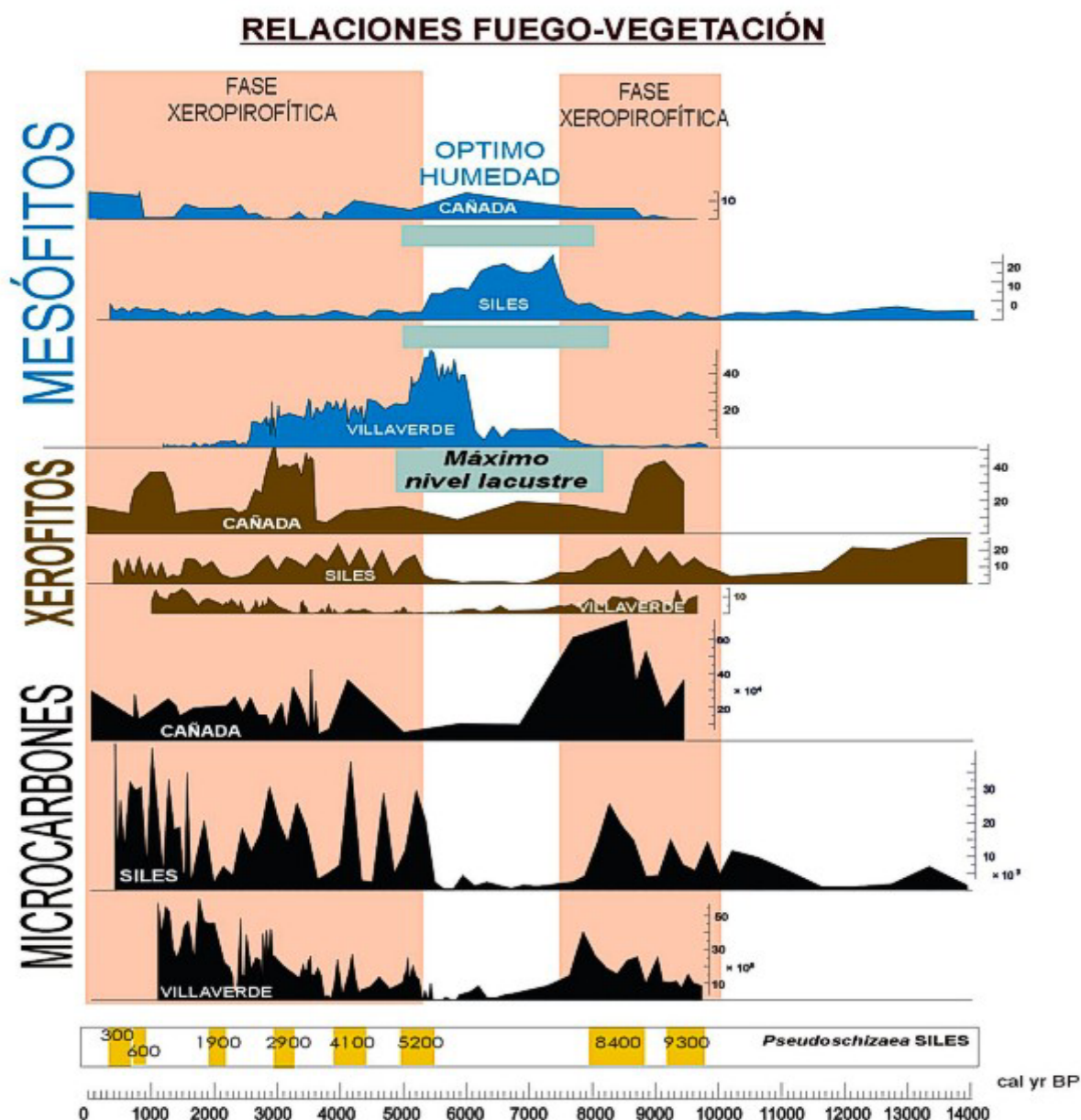


Figura 5. Relaciones fuego-clima-vegetación en el macizo Segura-Alcaraz, inferidas a partir de la comparación palinológica de tres secuencias situadas a diferente altitud. Los quistes de *Pseudoschizaea* abundan particularmente durante episodios limnológicos de Siles, los cuales vienen a ser correlativos de crisis de aridez generalizadas en el norte de África y Sahel.

También el fuego y, más tarde, el pastoreo, aparecen como elementos contingentes en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno en la Sierra de Gádor, hoy en el centro del denominado "desierto" almeriense (Mota *et al.*, 1997). En este caso, la aridificación supone poco más que una influencia de fondo. Esta secuencia, obtenida de un depósito altimontano paleolacustre a 1.530 m de altitud, completamente desecado en la actualidad, ilustra además la elevada fitodiversidad de especies leñosas durante el Holoceno medio, con bosques locales de pinos (cf. *Pinus nigra*) y robles (cf. *Quercus faginea*), acompañados por alisos, fresnos, arces, avellanos, abedules, olmos, encinas, tejos, boj, madroños y numerosos elementos termófilos que alcanzaban cotas superiores a las actuales (*Chamaerops*, *Phillyrea*, *Myrtus*, *Maytenus*, *Olea*, *Pistacia*, etc) (Carrión *et al.* en prensa, b). El tipo forestal cambia a raíz de dos cambios importantes en la frecuencia de incendios, primero hacia la dominancia de un tipo de *Quercus* perennifolio y después hacia la instalación de un pinar abierto con mayor abundancia de gramíneas y especies espinosas (genisteas, *Rhamnus*, *Berberis*, *Ononis*, *Calicotome*, *Ziziphus* y *Periploca*). Este último cambio es además precedido por incrementos en la frecuencia de esporas de sordariáceas (frecuentemente con especies coprófilas) y *Riccia* (una hepática abundante en suelos sobrepastoreados), indicando una mayor presión de consumo por herbívoros en la cuenca lacustre. Como en Siles, la acción antrópica durante los últimos dos milenios viene a ser un elemento crítico de perturbación, determinante de cambios en la especie dominante, de una disminución de la fitodiversidad y de la cobertura arbórea.

Reflexión final

Sería injusto el negar que algunos modelos ecológicos, como los que sustentan los conceptos de sucesión, clímax o equilibrio, hayan supuesto avances decisivos para la ciencia de la vegetación. Lo cierto es que ésta estaba sometida en un principio a contradicciones aparentemente irresolubles (Terradas, 2001). Los paleoecólogos, enamorados de nuestras fluctuaciones, e intentando desentrañar el significado de los extremos de cada curva de variación, tendemos a ver el mundo bajo una realidad de desequilibrio y cambio constante. No es que no busquemos pautas o tendencias generales; sabemos que éstas existen en abundancia. Pero la experiencia nos dice que el curso particular de una secuencia vegetal puede ser extraordinariamente aleccionador sobre muchos aspectos cruciales de la configuración paisajística actual.

No deberíamos hacer anatema de los que se sienten más cómodos con un concepto como el del equilibrio dinámico, como una dialéctica entre tensiones exteriores, restricciones o potencialidades internas y ajustes generales. Como hemos visto, todo se reduce a un problema de escala y de protocolo científico. Sólo me atrevería a sugerir que, para no convertirse en dogma, los modelos de equilibrio deberían enriquecerse con los nuevos datos que las disciplinas paleoecológicas no cesan de aportar.

La Paleoecología moderna está empezando a dejar de lado la pretensión de ser predictiva. Lo cierto es que no está en su naturaleza. No creo que por ello deba ser menospreciada como disciplina científica. Con los conocimientos actuales, la contingencia histórica aparece como un poderoso responsable del *tempo* y *modo* de la trayectoria vegetal. Podría ocurrir también que el azar aparente no fuera azar en definitiva, sino más bien un aspecto del fenómeno denominado caos. Hay pistas: a poco que penetremos con cierto detalle en una secuencia vegetal multimilenaria nos encontramos con interacciones múltiples, multitud de pautas irrepetidas y una extraordinaria sensibilidad a la situación inicial. Y cuanto más profundizamos, menos plausibles se hacen las explicaciones mecanicistas. El mundo lineal constituye una parte muy importante de nuestra existencia. Sin embargo, la mayor parte de la naturaleza no es

lineal y no puede predecirse con facilidad. Las tendencias que observamos parecen ejemplos de dinámica compleja que desafían la simulación o el análisis matemático convencional.

El estudio de diacronías fósiles en registros recientes podría llevarnos a la liberación definitiva de esa obsesiva necesidad de justificar relaciones deterministas entre los procesos biológicos y su entorno físico coetáneo. Lo que se ha dado en llamar "dinámica vegetal" no es un proceso mecánico, sino histórico. Y la historia está sujeta a interpretación, de manera que a veces no es mucho lo que puede ser "probado" o "rechazado" acerca de ella.

Agradecimientos

Este artículo forma parte de la investigación asociada a los proyectos BOS2000-0149 (Ministerio de Educación) y PI-17/00739/FS/01 (Fundación Séneca, Región de Murcia).

Referencias

- Badal, E. y Roiron, P. 1995. La prehistoria de la vegetación en la Península Ibérica. *Saguntum* 28: 29-48.
- Bennett, K.D. 1997. *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C. y Willis, K.J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- Birks, H.J.B. 1993. Quaternary palaeoecology and vegetation science. Current contributions and possible future developments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 79: 153-177.
- Björse, G. 2000. Near-natural forests in southern Sweden. Silvicultural and palaeoecological aspects on nature-based silviculture. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* 134: 1-42.
- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L. y Reille, M. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27-48.
- 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., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C. y Munuera, M. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.

Carrión, J.S. y Díez, M.J. (en prensa). Evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil. En *El monte mediterráneo en Andalucía* (Herrera, C. coord.), Consejo Superior de Investigaciones Científicas, España.

Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M. y Andrade, A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.

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. y Navarro, C. 2001. Cryptogam spores and other non-pollen microfossils as sources of palaeoecological information: case-studies from Spain. *Annales Botanici Fennici* 39: 1-14.

Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, E.I. y Chaín, C. (en prensa). Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*.

Carrión, J.S. y 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: 209-36.

Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A., Chaín, C. y López, A. (en prensa). Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in southeastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography*.

Comes, H.P. y Kadereit, J.W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Sciences* 3: 432-438.

Davis, M.B., Woods, K.D., Webb, S.L. y Futyma, R.P. 1986. Dispersal versus climate: Expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region. *Vegetatio* 67: 93-103.

Dupré, M., Carrión, J.S., Fumanal, M.P., La Roca, N., Martínez, J. y Usera, J. 1998. Evolution and palaeoenvironmental conditions of an interfan area in eastern Spain (Navarrés, Valencia). *Italian Journal of Quaternary Sciences* 11: 97-105.

Franco, F., García-Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. y Sainz, H. 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish northern Meseta. *The Holocene* 11: 343-358.

Huntley, B. 1990. European post-glacial forests: compositional changes in response to climatic change. *Journal of Vegetation Science* 1: 507-518.

Jalut, G., Esteban, A., Bonnet, L., Gauquelin, T. y Fontugne, M. 2000. Holocene climatic changes in the western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 255-290.

Lindbladh, M., Bradshaw, R. y Holmqvist, B.H. 2000. Pattern and process in south Swedish forests during the last 3000 years, sensed at stand and regional scales. *Journal of Ecology* 88: 113-128.

López-Sáez, J.A. y López-García, P. 1999. Rasgos paleoambientales de la transición Tardiglacial-Holoceno (16-7,5 ka BP) en el Mediterráneo ibérico, de Levante a Andalucía. *Geoarqueología i Quaternari litoral*: 1:139-152.

Magri, D. 1999. Late Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (central Italy). Review of Palaeobotany and Palynology 106: 171-208.

Mota, J., Cabello, J., Cueto, M., Gómez, F., Giménez, E. y Peñas, J. 1997: *Datos sobre la vegetación del sureste de Almería (Desiertos de Tabernas, Karst en Yesos de Sorbas y Cabo de Gata)*, Servicio Publicaciones Universidad de Almería, Almería, España.

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.

Peñalba, M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815-32.

Peterson, K.L. 1998. Climate, limiting factors and environmental change in high-altitude forests of western North America. En *Climatic variability and extremes: the impacts on forests* (eds. Beniston, M. y Innes, J.L.), pp 191-208. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.

Pons, A. y Reille, M. 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 35: 145-214.

Prentice, I.C. y Webb, T. III. 1998. BIOME 6000: reconstructing global mid-Holocene vegetation patterns from palaeoecological records. *Journal of Biogeography* 25: 997-1005.

Ritchie, J.C. 1995. Current trends in studies of long-term plant community dynamics. *New Phytologist* 130: 469-494.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ed. Omega, Barcelona, España.

Willis, K.J. y Whittaker, R.J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.