

Las contribuciones de la palinología a la reconstrucción del paisaje vegetal ibérico

M. García Antón, F. Martínez Atienza y H. Sainz Ollero

Arbor CLXI, 635-636 (Noviembre-Diciembre 1998), 365-381 pp.

Desde hace medio siglo el análisis polínico de sedimentos fósiles viene consolidándose como una de las principales disciplinas que facilitan información acerca de la evolución de los paisajes vegetales a lo largo del tiempo. La utilidad de esta metodología se fundamenta en su carácter cuantitativo. El reconocimiento y recuento de un elevado número de granos de polen y la consideración de las correspondientes variaciones de los porcentajes en relación a las tasas reconocidas de polinización de las distintas especies permite apreciar las fluctuaciones que ha sufrido la vegetación a lo largo del tiempo. Dichas variaciones resultan habitualmente correlacionables con los cambios climáticos, pero en los tiempos recientes responden también a las modificaciones producidas por las actividades humanas, lo cual no es siempre fácilmente separable.

En el presente artículo vamos a abordar temas relacionados con la metodología paleopolínica, una breve historia sobre los análisis polínicos realizados en España, para finalmente concluir con una interpretación geobotánica deducida a partir de los resultados procedentes de dichos análisis, centrándonos fundamentalmente en las últimas fases del Cuaternario.

Introducción

La palinología es la ciencia que estudia los granos de polen y esporas que producen las plantas. Su campo de estudio es muy amplio pues

aborda desde temas que pueden encuadrarse en una palinología básica como son la morfología, caracteres físicos y químicos de los pólenes, etc. hasta aspectos más aplicados como son los relacionados con la taxonomía, con el estudio de mieles (Melitopalínología), con la distribución y frecuencias polínicas en la atmósfera (Aeropalínología), o con la reconstrucción de la vegetación pasada a partir del polen fósil contenido en los sedimentos (Paleopalínología), disciplina sobre la que nos vamos a centrar.

La Paleopalínología forma parte de la Paleobotánica que también incluye el estudio de macrorrestos vegetales como son los fragmentos de maderas, o bien frutos y semillas (Paleocarpología). Si las maderas están carbonizadas a la disciplina que las estudia se le denomina Antracología. La información procedente de los macrorrestos, cuando están asociados al mismo yacimiento, complementan los análisis polínicos y afinan el nivel de determinación en muchos casos. No obstante, el estudio del polen fósil permite una mejor aproximación a la reconstrucción de la vegetación pasada que las otras disciplinas paleobotánicas, ya que del análisis de muestras continuas a lo largo de una secuencia sedimentaria se obtiene una información detallada y progresiva acerca de los cambios de la vegetación que se han producido a lo largo del tiempo. Además, de las variaciones observadas en la secuencia, se pueden inferir cambios climáticos o en tiempos recientes (Holoceno) acciones antrópicas sobre el medio. En este sentido, la presencia de macrorrestos vegetales en los yacimientos arqueológicos proporciona información valiosa acerca de las especies vegetales utilizadas por el hombre procedentes del entorno más o menos próximo a los asentamientos humanos o de plantas cultivadas de uso alimentario que pueden aparecer almacenadas en los mismos.

En los últimos años, el análisis polínico también se apoya en los resultados que puedan extraerse de la Aeropalínología. Esta ciencia, cuya aplicación más conocida es el estudio de alergias mediante el establecimiento de calendarios de polinización, también permite la elaboración de modelos de deposición y de análogos que facilitan la interpretación de los resultados procedentes de los pólenes fosiles.

Paleopalínología

El análisis polínico es un método no sólo cualitativo que consiste en identificar los taxones a través de sus granos de polen, sino también cuantitativo, ya que es necesario contar un número elevado de ellos

por cada muestra estudiada de la secuencia para que sea estadísticamente fiable y así poder llegar a establecer diagramas polínicos. Éstos reúnen toda la información polínica referente al yacimiento y de su estudio detallado, a partir de los conocimientos geobotánicos del palinólogo, pueden extraerse resultados como:

- la composición de la vegetación en un tiempo determinado
- la evolución de la vegetación a lo largo del tiempo
- el seguimiento de determinados táxones: extinciones o recuperaciones de táxones (por ejemplo tras una glaciación) a partir de áreas donde han permanecido refugiados (vías de migración, líneas de isopolen)

- cambios climáticos deducidos a partir de la composición de la vegetación, dada la estrecha relación existente entre las plantas y el medio. Incluso se pueden realizar curvas de temperatura y humedad contrastadas con la información procedente de otros campos, por ejemplo con las curvas isotópicas del $O^{16/18}$, la presencia de determinadas especies de foraminíferos según cambien las condiciones de frío a cálido, etc.

- la acción antrópica sobre el medio, a veces difícil de distinguir de los factores climáticos, detectada a partir de deforestaciones: incendios (presencia de partículas de carbón), talas (aprovechamiento forestal de la madera para construcciones), formación de pastizales (uso ganadero), presencia de cereales o plantas arvenses asociadas a cultivos.

Este método está basado en dos hechos fundamentales. En primer lugar, en el excedente de polen que producen las plantas en el momento de la polinización. Este polen se deposita y sedimenta año tras año junto con el resto de materia mineral y/u orgánica. En el transcurso del tiempo acaban fosilizándose, constituyéndose así un registro polínico de la vegetación circundante. Si los pólenes se han conservado bien, pueden extraerse de estos sedimentos y ser analizados.

En segundo lugar, en dos características propias del grano de polen. Una de ellas es la gran resistencia de la exina (capa más externa del grano de polen) que permite una buena fosilización en condiciones adecuadas. Está formada por esporopolenina, una de las sustancias naturales más resistentes que se conocen, capaz de resistir altas temperaturas (300°C) o la acción de ácidos concentrados (FH 70%). Entre los pocos agentes que pueden alterarla están los medios oxidantes y la acción de determinados microorganismos.

La otra característica importante del grano de polen es la gran diversidad morfológica y estructural de la exina que permite identificar a las plantas que produjeron esos granos de polen, a distintos niveles taxonómicos (familia, género, e incluso especie).

El método utilizado para la realización de análisis polínicos puede resumirse en una serie de pasos que van desde la obtención de muestras en el campo hasta su preparación y examen en el laboratorio y finalmente la realización de diagramas polínicos.

1. Elección del yacimiento a muestrear. Todo tipo de sedimento es susceptible de contener polen fosilizado, no obstante existen unos determinados tipos de depósitos que por sus condiciones físicas y sobre todo químicas permiten una mejor conservación (medios ácidos, anaeróbicos). Entre ellos se encuentran las turberas, los sedimentos lacustres, los paleosuelos, etc. Otro tipo de depósitos como son los relacionados con yacimientos arqueológicos o paleontológicos, ya sean rellenos sedimentarios de cuevas o asentamientos al aire libre, presentan normalmente mayores problemas de conservación polínica ya que suelen estar expuestos a procesos oxidativos, que provocan en muchos casos la esterilidad polínica de los sedimentos.

2. Toma de muestras. Puede realizarse directamente y de forma secuencial sobre los cortes estratigráficos expuestos, previa limpieza del perfil para evitar la contaminación, o bien mediante la utilización de sondas (manuales o hidráulicas) que permiten obtener testigos continuos del depósito.

3. Extracción de polen de los sedimentos mediante tratamientos físicos y químicos (ataque del sedimento con ácidos y bases hasta aislar el polen).

4. Preparación y montaje de muestras para la identificación y recuento polínico al microscopio.

5. Elaboración de diagramas polínicos. El diagrama polínico de porcentajes es el normalmente utilizado. En él se representan, en abscisas, los porcentajes de los distintos táxones de cada muestra y en ordenadas la profundidad, dataciones, estratigrafía. La representación de los datos polínicos de cada muestra ordenados en profundidad nos muestra la distinta representatividad en el paisaje de cada taxón o del conjunto de ellos a lo largo del tiempo. Lleva asociado igualmente un diagrama global que acumula el polen arbóreo (AP), y el no arbóreo (NAP) del que a veces puede separarse el componente herbáceo del arbustivo, indicándonos situaciones de bosque más o menos denso, abierto, etc.

Normalmente en este diagrama cada taxón está representado en una columna, pero también pueden representarse de forma acumulativa, o no tener representados todos los táxones, sólo los que interesen resaltar.

Se pueden realizar otros dos tipos de diagramas que son complementarios con el de porcentajes:

— Diagrama de concentraciones polínicas absolutas, realizados a partir de los datos de concentración polínica total y los valores absolutos de cada taxón. Informa sobre la aportación polínica de cada taxón por cm^3 (o en gr) de sedimento.

— Diagrama de tasas de sedimentación polínica absoluta. Para ello es necesario disponer de varias dataciones y poder calcular la tasa de sedimentación (crecimiento en cm/año). Para su representación también se utilizan los valores absolutos de cada taxón. Informa sobre la tasa de sedimentación polínica en granos de polen/ $\text{cm}^2/\text{año}$.

Estos dos últimos tipos de diagramas ayudan a corregir los posibles errores de interpretación que puedan derivarse de falsos efectos estadísticos en los diagramas de porcentajes.

El análisis polínico de muestras fósiles tiene también sus limitaciones. Algunas pueden deducirse de esta breve exposición metodológica. Entre ellos mencionamos el distinto nivel de identificación polínica: en algunos casos es posible la determinación a nivel específico (sobre todo en yacimientos recientes) pero en la mayoría sólo es posible a nivel genérico o de familia. Otro de los límites es el referente a la distinta producción polínica y agente externo que interviene en la polinización: hay plantas que son grandes productoras de polen relacionadas con la dispersión por el viento (especies anemófilas) y otras poco productoras cuyo polen es transportado por animales, generalmente insectos (especies entomófilas). Ello provoca una representación polínica diferencial en los diagramas y es el palinólogo quien pondera los resultados. El problema de su representación se ha intentado corregir de forma estadística en muchas ocasiones. Actualmente se está creando un banco de datos que recoge información de lluvia polínica actual sobre distintos tipos de vegetación y como quedan representados en un espectro polínico, estableciéndose así lo que se denominan análogos que permiten comparar los resultados.

Aproximación histórica de los análisis polínicos en España

En 1945, F. Bellot y E. Vieitez publican los «Primeros resultados del análisis polínico de las turberas galaicas» iniciando así el empleo del análisis polínico para determinar el tipo de vegetación presente en los sedimentos holocenos peninsulares. Desde ese momento hasta la actualidad se han publicado más de 300 artículos (Martínez Atienza, en prensa), en diferentes formatos, que hacen referencia a la flora y

vegetación, y su evolución, de los últimos 10.000 años de la historia geológica peninsular.

En la década de los 50 se publican ocho nuevos trabajos de los cuales más de la mitad corresponden a J. Menéndez Amor, pionera y una de las más prolíficas autoras de la materia. Ya desde el principio comienzan a diversificarse los lugares capaces de albergar sedimentos susceptibles de ser analizados polínicamente. Así se obtienen muestras en áreas de alta montaña (Menéndez Amor, 1957; Welten, 1956), lagos (Menéndez Amor y Ortega Sada, 1958), marismas (Jonker, 1952), turberas (Menéndez Amor, 1950 y 1954) y en yacimientos arqueológicos (Donner y Kurten, 1958).

Durante la siguiente década, años 60, la producción bibliográfica aumenta discretamente hasta los 20 artículos publicados. La distribución de los yacimientos estudiados se amplía considerablemente apareciendo trabajos relativos a Galicia, Cordillera Cantábrica y Pirineos, Valencia y Baleares, Sistema Ibérico, Submeseta sur y Andalucía, la mayoría de ellos tratados por J. Menéndez Amor y sus colaboradores, F. Florschütz principalmente. En los años 1962 y 1964, se inicia el estudio de la turbera de Padul (Menéndez Amor & Florschütz) uno de los puntos de referencia principales, no sólo para el Holoceno, de la región meridional del continente europeo.

Finalmente, aparecen las primeras Tesis de Licenciatura en las que se emplea la Paleopalinología de sedimentos holocenos (Aguilar, 1963; Leguey, 1964 y Fernández Díaz, 1966) todas ellas defendidas en la Facultad de CC. Geológicas de la Universidad Complutense bajo la dirección de J. Menéndez Amor.

En los años 70 se mantiene la cantidad de trabajos realizados, aparecen 22 nuevas referencias bibliográficas, 6 de ellas relativas al estudio de sedimentos extraídos de yacimientos arqueológicos. Se lee la primera Tesis Doctoral, referida a sedimentos holocenos gallegos, «*Contribución a la cronología de suelos por análisis de polen*», defendida por M.V. Jato en el año 1974 en la Universidad de Santiago de Compostela, y se publican los primeros intentos de poner al día la información paleobotánica disponible. Así, Pla Ballester recoge en 1972 los conocimientos relativos al área valenciana para determinar el comienzo de la agricultura en la zona, posteriormente, en el año 1977, Aparicio hará lo propio para el estado de la cuestión en el mismo ámbito geográfico y ya en 1978, P. López reúne los «*Resultados polínicos del Holoceno en la Península Ibérica*».

En los últimos veinte años asistimos al gran «boom» de la Paleopalinología holocena ibérica, en los años 80 se publican 110 referencias

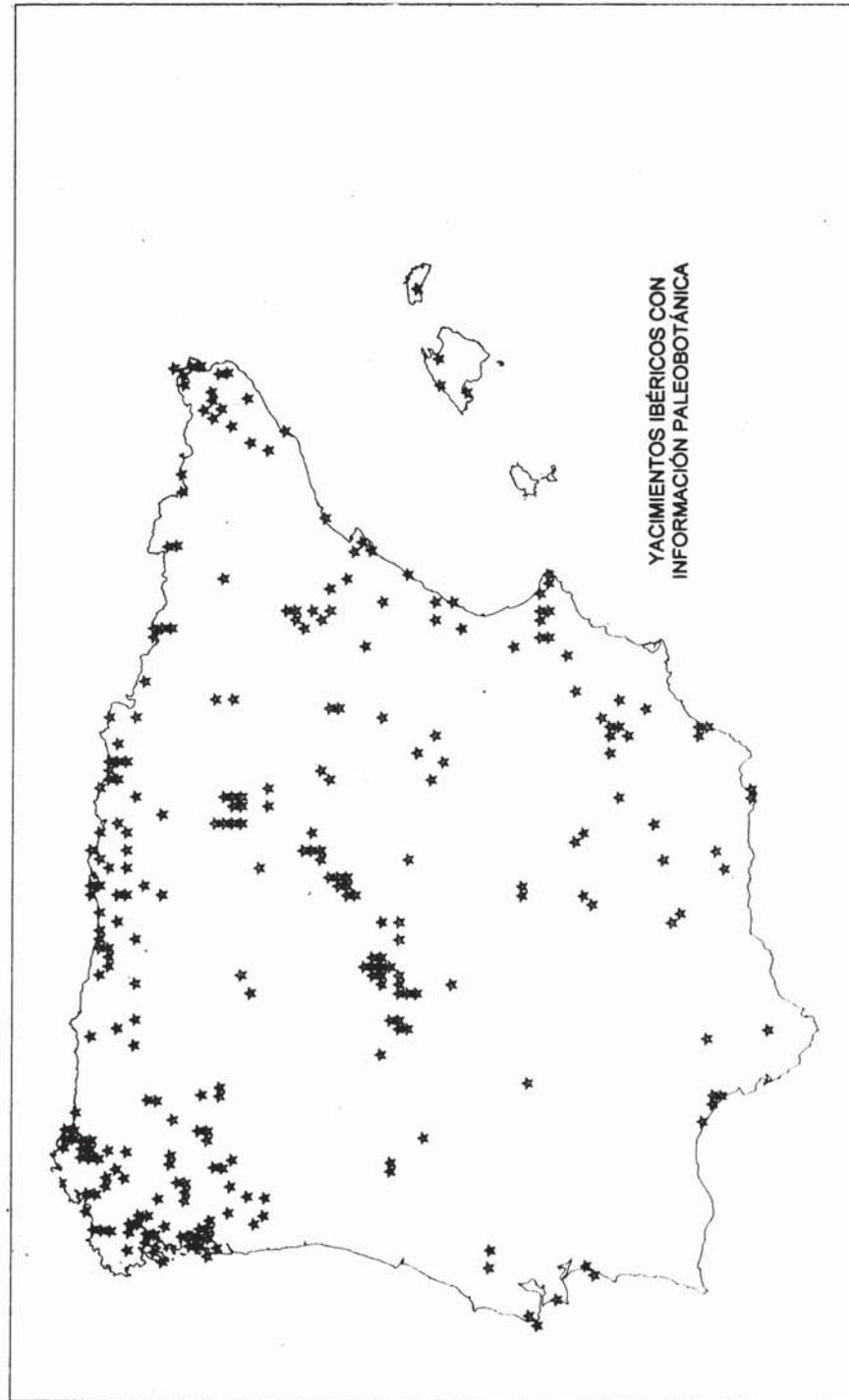
de las cuales 44 corresponden a estudios realizados en sedimentos recogidos de yacimientos arqueológicos, y en los noventa se han publicado hasta el momento 163 nuevos artículos, 34 de ellos relativos a yacimientos arqueológicos. Se realizan 8 Tesis de Licenciatura y 11 Tesis Doctorales que cubren la mayor parte de la mitad norte de la Península, siendo Galicia el área más estudiada junto al oriente ibérico, Valencia y Cataluña, la mitad septentrional del Sistema Ibérico y la práctica totalidad del Sistema Central.

La expresión cuantitativa de las 325, al menos, referencias bibliográficas disponibles para el Holoceno peninsular se traduce en información acerca de la flora y vegetación de 355 yacimientos. La naturaleza de los lugares estudiados es muy diversa. Salas, en 1995, reconoce: abrigos con presencia humana arqueológica, cuevas, castros, depósitos sedimentarios (baja concentración de materia orgánica), depósitos glaciares, lagos, estuarios, paleosuelos, turberas (alta concentración de materia orgánica), tobas, arquitecturas megalíticas y yacimientos arqueológicos al aire libre. De todos ellos, 114 corresponden a depósitos en los que la sedimentación está intervenida por la acción humana, reunidos bajo el epígrafe general de arqueológicos, el resto, 241, corresponden a secuencias obtenidas de medios «naturales».

Para el establecimiento de una secuencia evolutiva eficaz es necesario disponer de una cronología independiente que permita asignar una edad absoluta a los sedimentos estudiados. Ésta es, todavía, una asignatura pendiente dentro del contexto global ibérico, exceptuando unas pocas secuencias de referencia tales como Padul, Sanabria y Sanguijuelas, Las Lamas, Quintanar de la Sierra, el Pla del Estany. Así de los 114 yacimientos arqueológicos se encuentran datadas 47 secuencias frente a 67 sin datación. Entre los depósitos no arqueológicos la proporción alcanza casi el 50%, 111 datados frente a 130 sin datar.

La figura 1 reproduce un mapa de la Península Ibérica en el que se manifiesta cual es la distribución geográfica de los lugares que cuentan con información paleobotánica, principalmente polínica. Como se puede observar las áreas más estudiadas corresponden a zonas en las que las condiciones geográficas permiten el funcionamiento de medios adecuados a la conservación de material polínico: región eurosiberiana, Galicia, Cornisa Cantábrica, Pirineos y Cataluña, y regiones montañosas, Sistemas Ibérico y Central junto a las regiones donde se dispusieron los primeros asentamientos humanos, Oriente y Sur ibéricos principalmente.

FIGURA 1



Reconstrucción del paisaje vegetal ibérico

De los bosques subtropicales a las estepas terciarias

A finales de la era Terciaria, hace unos seis millones de años, en el periodo Messiniense del Mioceno, biogeógrafos, geólogos o paleontólogos (Bocquet, Widler y Kiefer, 1978) coinciden en señalar un proceso de gran importancia que condicionó la evolución «reciente» del paisaje mediterráneo. Se trata de la desecación del Mar Mediterráneo, también conocida como «crisis de salinidad» debido a las gruesas capas de sal que se depositaron, y que se relaciona con el final de la orogenia alpina y el corte de la comunicación entre el Atlántico y el Mediterráneo como consecuencia del choque de las placas ibérica y africana. (Hsü, 1972).

La desecación de este mar interior provocó una marcada aridificación del entorno de la cuenca que vino a sumarse al progresivo enfriamiento del planeta y permitió una expansión notable de plantas halófilas esteparias.

Sólo disponemos de datos fragmentarios de este periodo en la Península Ibérica (Solé de Porta y Porta, 1984) pero de ellos se deduce una elevada diversidad paisajística. Junto a bosques subtropicales, compuestos mayoritariamente por árboles perennifolios pertenecientes a familias que actualmente sólo encontramos en las zonas intertropicales más cálidas (Bombacáceas, Sapindáceas, Sapotáceas, Palmáceas, Magnoliáceas, etc.), existen testimonios de formaciones subesteparias salpicadas por coníferas xerófilas (*Tetraclinis*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Pinus*) y laurisilvas de montaña asociadas al piso de las nieblas. Éstas son similares a las que aún persisten en las islas canarias con táxones de los géneros *Laurus*, *Persea*, *Ocotea*, *Myrica*, *Prunus*, *Viburnum*.

En las riberas del Mediterráneo se detecta polen de plantas integrantes de manglares (principalmente *Avicennia*) y de bosques pantanosos sublitorales (*Taxodium*, *Nyssa* y diversas palmáceas), y en las montañas de bosques mixtos planocaducifolios que ya ocupaban un lugar relevante en el paisaje. Junto a hayas, carpes, olmos, robles, nogales o alisos se detecta polen de *Liquidambar*, *Zelkova*, *Pterocarya* o *Sequoia*, géneros que desaparecieron en el Cuaternario como consecuencia de la evolución climática. Este tipo de bosques resulta análogo de los que existen en la actualidad en el entorno del mar Caspio, en los Apalaches o en la cuenca del Yang-tse, territorios que registraron una baja incidencia de las glaciaciones.

Sobre el Plioceno existen datos más concretos, sobre todo relativos a la zona catalana, gracias a los estudios llevados a cabo por Suc (1980) y Valle (1983). Hasta hace tres millones de años se reconocen en esta zona densas formaciones forestales en las que se detectan táxones subtropicales y templados. Actualmente se piensa que debía existir una cierta zonación altitudinal y que el hábito caducifolio se adquirió más como adaptación a la oscuridad del largo invierno ártico que como respuesta a las bajas temperaturas, dada la suavidad característica del clima terciario. Sería pues una preadaptación que posteriormente se reveló muy eficaz a medida que el clima fue volviéndose más frío y riguroso.

Los bosques tienen una gran diversidad y junto a táxones premediterráneos de los géneros *Quercus*, *Liquidambar*, *Zelkova*, *Pterocarya*, *Arbutus*, *Celtis* o *Viburnum* se conservan coníferas primitivas (*Sequoia*, *Taxodium*) y se presentan frondosas caducifolias templadas (*Fagus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Fraxinus*, etc.). El clima de la Tierra va sufriendo en este periodo un enfriamiento acelerado que parece estar relacionado con el cambio de la circulación de las corrientes marinas. Al interrumpirse la conexión tropical de los océanos, como consecuencia del cierre del estrecho de Panamá, las temperaturas de los mares descienden rápidamente. Las corrientes meridanas llevan aguas ecuatoriales hasta los polos y se instala la actual circulación de vientos responsable de la aparición de climas de tipo mediterráneo (Suc, 1984). Éstos, nuevos en el planeta y caracterizados por un ritmo estacional seco en verano, se localizan en las fachadas occidentales de los continentes e impulsan de modo convergente la evolución de la flora de los territorios afectados.

Los estudios polínicos, aún cuando evidencian la presencia en las costas mediterráneas ibéricas de manglares y bosques tropicales con especies inexistentes en la actualidad como *Bombax*, *Cathaya*, *Alchornea*, *Engelhardtia*, ponen de manifiesto también la expansión en determinados momentos de las especies templadas planocaducifolias y táxones típicamente mediterráneos como *Quercus* esclerófilos, *Ceratonia*, *Olea*, *Celtis*, *Phyllirea*, *Arbutus*, etc.

En las localidades interiores de la Península Ibérica se reconocen paisajes abiertos, substeparios, en los que junto a matorrales mediterráneos (Cistáceas, Labiadas, Compuestas, Leguminosas, Quenopodiáceas, etc.) se presentan rodales de coníferas xerófilas (*Pinus*, *Ephedra*, *Tetraclinis*, *Juniperus*). Este tipo de formaciones vegetales cobrará una gran importancia en las épocas más recientes debido a las fases climáticas frías y secas que se suceden en el Cuaternario. También se

ven favorecidas por la influencia creciente del hombre que maneja el fuego para facilitar la caza o el cultivo rompiendo la continuidad de los bosques climáticos. Por sus menores exigencias ecológicas y su carácter heliófilo y pionero la vegetación esteparia tolera mejor las alteraciones ambientales.

La alternancia frondosa-conífera y las estepas en el Cuaternario

La oscilación climática, con fases marcadamente frías y a menudo muy secas, alternando con otras más templadas y húmedas, caracteriza los últimos dos millones de años. Este periodo coincide también con la generalización de la acción antrópica sobre el medio a medida que se produce la expansión de las poblaciones humanas y las civilizaciones.

Los estudios polínicos pusieron de manifiesto una serie de fases climáticas contrastadas, detectables por cambios drásticos en la estructura y composición de los paisajes vegetales a lo largo de este periodo. Posteriormente los estudios isotópicos, aplicados a columnas de foraminíferos, diatomeas o hielos polares han confirmado esa alternancia estableciendo una escala de referencia de temperaturas y cifrando en una veintena las oscilaciones (glaciar-interglaciar) con una duración aproximada de unos cien mil años.

En la Península Ibérica, como en el resto del planeta, se conoce con mucho mayor detalle la evolución del paisaje a partir de la última glaciación que en todas las anteriores. Los datos relativos al Pleistoceno inferior y medio son fragmentarios y sólo permiten comprobar globalmente la alternancia climática y paisajística, la dialéctica que se establece entre frondosas y coníferas (Costa y col., 1990), el gradual empobrecimiento florístico de las comunidades en especies megatermas o subtropicales y la expansión de especies microtermas, boreo-alpinas, durante los periodos glaciares. Estas últimas persisten en cierta medida durante los interglaciares aprovechando las zonas de montaña. Algunas áreas de la Península, en especial las próximas al litoral atlántico y del golfo de León, parecen haber gozado de climas relativamente mas estables desde el punto de vista térmico e hídrico, por lo que se han comportado como refugios para algunos táxones relícticos. *Rhododendron ponticum*, *Prunus lusitanica*, *Platanus hispanica* o *Laurus nobilis* son algunas de estas plantas que lograron persistir en nuestro país, así como un nutrido grupo de helechos subtropicales y macaronésicos. Entre estos últimos merecen citarse por su rareza *Psilotum nudum* o *Pellaea calomelanos* dado que sus parientes mas próximos se encuentran a grandes distancias en el centro de África o en el Caribe.

Aunque la información disponible es limitada se reconocen en la evolución de nuestros paisajes a lo largo del Cuaternario algunas pautas coincidentes con otros países del entorno que han dejado incluso sus huellas indelebles en los paisajes actuales. El principal proceso que caracteriza la evolución reciente de los paisajes ibéricos es la alternancia cíclica de bosques subestépico de coníferas, dominantes en los periodos mas fríos y secos, con otros integrados por frondosas caducifolias, marcescentes o perennifolio-esclerófilas que alcanzan su mayor éxito en los interglaciares.

Durante las fases climáticas más desfavorables amplias zonas de la Península permanecían deforestadas. Los estudios polínicos han puesto de manifiesto varios tipos de comunidades arbustivas, mas o menos raras, que pueden correlacionarse con los distintos climas y la orografía.

En las zonas de alta montaña (Cordillera Cantábrica, Pirineos y algo en los sistemas Central e Ibérico) se reconocen formaciones similares a la tundra con enebros rastreros, Ericáceas, *Empetrum nigrum*, *Dryas octopetala* y otras especies boreo-alpinas capaces de vivir en las proximidades de los glaciares. En la fachada atlántica, húmeda y fría, predominan en estas épocas landas y herbazales atlánticos en los que son importantes las Ericáceas, especialmente la brechina (*Calluna vulgaris*), las Gramíneas, las Ciperáceas y ciertas compuestas herbáceas (Cichoroideas). El resto del territorio desarbolado estaría cubierto, según los análisis polínicos realizados, por estepas mediterráneas con una alta proporción de táxones leñosos y herbáceas cespitosas. Entre las especies más constantes destacan algunas compuestas, sobre todo *Artemisia*, *Centaurea* y otros géneros del grupo de las ligulifloras, Quenopodiáceas, *Ephedra*, *Helianthemum* y otras Cistáceas, Labiadas, Ranunculáceas, etc. En el cuadrante sureste los estudios muestran una mayor riqueza de táxones mediterráneos xerotérmicos, a menudo iberonorteafricanos.

Aún cuando las zonas desarboladas alcanzaron gran importancia en las fases mas frías del Cuaternario los estudios correspondientes a zonas bajas ponen sistemáticamente de manifiesto la existencia de zonas refugio para los árboles y otras especies no muy resistentes. Los cañones calcáreos y los valles angostos, en la periferia de los macizos montañosos, así como las sierras del cuadrante suroccidental (Montes de Toledo, Villuercas, Aracena, Monchique, Sierra Morena) parecen haber sido los principales territorios en que se conservó la diversidad que caracteriza a nuestra flora.

El diagrama de Padul en Granada (Pons y Reille, 1988), el más completo de cuantos se han analizado en la Península Ibérica, muestra

cómo en el último e intenso periodo glaciario (Würmiense) gran parte del entorno de Sierra Nevada estaba cubierto por pinares, existiendo en las proximidades del macizo enclaves refugio para encinas, quejigos y alcornoques, por lo que la recuperación postglaciario de los bosques se adelantó casi en 3000 años con respecto a otras localidades europeas o del norte ibérico.

La expansión de los bosques templados planocaducifolios y mediterráneo esclerófilos en el Holoceno

Aunque debido a la gran diversidad ambiental de la Península Ibérica se mantienen aún importantes interrogantes acerca de la historia del paisaje de las zonas menos estudiadas como Extremadura, las mesetas o el valle del Guadalquivir, en los últimos años se han reunido gran cantidad de datos relativos al Tardiglaciario y Holoceno, los periodos que van del final de la última glaciación (hace unos 13.000 años) hasta la actualidad. No obstante la historia de la vegetación mediterránea se conoce bastante peor que la de su homóloga atlántica por dos motivos prioritarios:

- es mucho más diversa y compleja
- en los biotopos mediterráneos están, por regla general, peor representados los yacimientos susceptibles de ser analizados palinológicamente (turberas, lagunas, zonas higroturbosas).

En la Iberia húmeda, afectada por la influencia del Cantábrico y el Atlántico, la evolución del paisaje tardiglaciario y holoceno se corresponde bastante bien con el modelo centroeuropeo.

Los herbazales y landas atlánticas, salpicadas por sauces, abedules y pinos, que predominan en los pisos colino y montano del norte peninsular van siendo sustituidos por abedulares y pinares que luego ceden ante el empuje de los robledales y bosques mixtos. Los robledales, inicialmente constituidos sólo por *Quercus* y *Corylus* se van enriqueciendo con otras especies, sobre todo en los fondos de valle húmedos donde la edafogénesis es más rápida. Se extienden entonces olmos, tilos, alisos, fresnos, arces, tejos, acebos, constituyendo bosques mixtos planocaducifolios. Actualmente queda muy poco de estas formaciones pues al ocupar los mejores suelos han sido transformados en prados de siega o huertas.

En las zonas más bajas próximas al litoral, donde en el Paleolítico se concentraban las actividades y el hábitat humano, persisten con carácter relictivo a lo largo de la última glaciación y hasta nuestros días intrincadas formaciones mediterráneas en las que se presentan

encinas, madroños, olivillas, aladiernos, laureles y acebuches con un rico cortejo de lianas (madreselvas, hiedra, nueza, zarzaparrilla).

En las zonas de montaña los pinares eurosiberianos (*Pinus sylvestris* y en menor medida *P. uncinata*) y los abedulares persisten durante buena parte del Holoceno representando las primeras bandas de vegetación arbolada a medida que el límite del bosque va ascendiendo en respuesta a la mejoría climática. Los pinares predominan en las vertientes meridionales de los Pirineos y la Cordillera Cantábrica donde el clima es submediterráneo continental mientras que el abedul, a menudo mezclado con serbales y acebos, se mantiene en la cara norte y las umbrías más húmedas.

En los últimos tres mil años la superficie ocupada por estos dos tipos de bosques resulta muy reducida como consecuencia de la expansión de los hayedos en el piso montano y la práctica del fuego para obtener pastos. En la actualidad los pinares eurosiberianos continúan siendo importantes en las zonas más continentales del Pirineo y se presentan en enclaves aislados de la cara sur de la Cordillera Cantábrica como en Xerés, Lillo, Guardo o en la comarca de La Losa (García Antón y col., 1997).

Una característica propia del paisaje pirenaico es la expansión temprana, hacia el oeste, hace unos 8.000 años, de los abetos desde posibles refugios en el prepirineo catalán y su posterior mezcla con los hayedos.

La expansión reciente del haya en las montañas ibéricas ha dado lugar a cierta controversia. Inicialmente se relacionó con la dispersión este-oeste a partir de los Balcanes, detectada en Europa (Huntley y Birks, 1983) pero posteriormente se ha comprobado también la existencia de refugios en la Península Ibérica (Costa y col., 1990; Martínez Atienza y Morla, 1992).

Por otra parte, existen evidencias palinológicas acerca del carácter autóctono del castaño, el nogal y el plátano, como especies integrantes de los bosques mixtos y las riberas de la franja transicional entre la Iberia seca y húmeda (García Antón y col., 1990). No obstante su utilización generalizada como árboles frutales o de sombra y la selección genética de variedades impide, o al menos dificulta seriamente en la actualidad, el apreciar dicha naturalidad.

En la Iberia mediterránea la evolución de la vegetación está presidida por otros protagonistas. Por parte de las coníferas, las especies dominantes son el pino salgareño, el negral, el carrasco y el piñonero, así como enebros y sabinas arbóreos. Entre las frondosas también son más especies, destacan los quejigos (*Quercus pubescens*, *Q. faginea*, y en algunas áreas el relictual *Q. canariensis*), el rebollo (*Q. pyrenaica*),

las encinas (*Q. ilex* subsp. *ilex* y subsp. *ballota*) el alcornoque (*Q. suber*) y la coscoja (*Q. coccifera*). La mayor parte de los diagramas polínicos de la parte mediterránea muestran la coexistencia en el Holoceno de estos dos tipos de vegetación. La extraordinaria diversidad ecológica de la Iberia mediterránea, la importancia de la orografía, y el fuerte condicionamiento geomorfológico, explican la presencia en mosaico de formaciones de *Quercus*, marcescentes o perennifolios, con coníferas del género *Pinus* y en menor medida *Juniperus*. Las coníferas juegan habitualmente el papel de elementos pioneros y austeros, ocupando los sustratos más rocosos y pobres (por ejemplo las arenas) mientras que los *Quercus* predominan en las estaciones más favorables desde un punto de vista climático y/o edáfico. A menudo las coníferas juegan también un papel de etapas de sustitución de los bosques de frondosas cuando éstos sufren algún tipo de alteración por causas naturales o antrópicas.

Los bosques subesclerófilos de robles marcescentes constituyen el máximo evolutivo, «la climax», en las condiciones óptimas, pero han sufrido una importante reducción de su área como consecuencia de las actividades de los distintos grupos humanos asentados en el territorio.

Una serie de indicadores paleobotánicos de la acción antrópica quedan registrados en los diagramas polínicos (reducción del polen arbóreo, incremento de plantas ruderales y arvenses como *Plantago*, *Rumex*, *Centaurea*, Gramíneas y Quenopodiáceas, aumento de carbones y especies frutales como *Olea*, *Castanea*, *Juglans*, etc.) desde hace unos 8.000 años, poniendo de manifiesto el proceso más relevante que ha moldeado el paisaje ibérico en los últimos años. El efecto de la antropización sobre los paisajes se manifiesta a través de modificaciones en la estructura y la composición de los bosques originales. Habitualmente se busca una simplificación de los ecosistemas conduciéndoles hacia las etapas iniciales de la sucesión, más fácilmente explotables, por medio de una selección de las especies más interesantes («frutalización», González Bernáldez, 1992) o las estructuras más favorables (adhesamiento, pradicultura, montes de carboneo, etc.).

Bibliografía

- AGUILAR LARA, C.A. (1963): *Estudio palinológico de la turbera de Buelna-La Franca (Asturias)*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. (Inédita).

- ALIA, M., MENÉNDEZ AMOR, J. y VIDAL, C. (1957): *Livret-guide de l'excursion C₃ y C₄ Guadarrama-Massif de Peñalara et variation El Escorial-Manzanares el Real*. Vº Cong. Int. INQUA:28-34.
- APARICIO PÉREZ, J. (1977): La flora pre-romana valenciana: estado de la cuestión y nuevos métodos para su investigación. En: H. Laville & M. Renault-Miskovsky (Eds.): *Approche écologique de l'Homme fossile. Supp. AFEQ.*, 17:277-291.
- BELLOT RODRÍGUEZ, F. y VIEITEZ CORTIZO, E. (1945): Primeros resultados del análisis polínico de las turberas galaicas. *Anales Inst. Edafol.*, 4:281-307.
- BOCQUET, G., WIDLER, B. y KIEFER, H. (1978): The Messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea*, 33:269-287.
- COSTA, M., GARCÍA ANTÓN, M., MORLA, C., y SAINZ, H. (1990): La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología. Fuera de serie*, 1:31-58.
- DONNER, J.J. y KURTEN, B. (1958): The floral and faunal sucession of "Cueva del Toll", Spain. *Eiszeitalter & Gegenwart*, 9:72-82.
- FERNÁNDEZ DÍAZ, M.A. (1966): *Estudio polínico de la turbera de los Balsares (Alicante)*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geológicas, Univ. Complutense de Madrid. (Inédita).
- GARCÍA ANTÓN, M., MORLA, C. y SAINZ, H. (1990): Consideraciones sobre la presencia de algunos vegetales relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (sec. Biol.)*, 86(1-4):95-105.
- GARCÍA ANTÓN, M., FRANCO MÚGICA, F., MALDONADO, J., MORLA, C. y SAINZ, H. (1997): New data concerning the evolution of the vegetation in Lillo pinewood (León, Spain): *Journal of Biogeography*, 24:929-934.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. (1992): La frutalización del paisaje mediterráneo. En: *Paisaje mediterráneo*. Ed. Electa, Milán.
- HSÜ, K.J. (1972): When the Mediterranean dried up. *Sci. Amer*, 227:44-48.
- HUNTLEY, B. y BIRKS, H.J.B. (1983): *An Atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13.000 years ago*. Cambridge University Press. Cambridge, 667 pp.
- JATO RODRÍGUEZ, M.V. (1974): *Contribución a la cronología de suelos por análisis de polen*. Tesis Doctoral. Univ. de Santiago de Compostela. (Inédita).
- JONKER, F.P. (1952): Analyse pollinique d'une tourbière dans le delta de l'Ebre. *Collect. Bot.*, 3(2):179-182. Barcelona.
- LEGUEY JIMÉNEZ, S. (1964): *Estudio de la turbera de Gumiel de Hizán*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geológicas, Univ. Complutense de Madrid. (Inédita).
- LÓPEZ GARCÍA, P. (1978): Resultados polínicos del Holoceno en la Península Ibérica. *Trab. Prehist.*, 35:9-44.
- MARTÍNEZ ATIENZA, F. (en prensa): Bibliografía (1945-1998) polínica del Holoceno ibérico. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (sec. Biol.)*.
- MARTÍNEZ ATIENZA, F. y MORLA, C. (1992): Aproximación a la paleocorología holocena de *Fagus* en la Península Ibérica a través de datos paleopolínicos. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 1(1):135-145.
- MENÉNDEZ AMOR, J. y ORTEGA SADA, M.L. (1958): Determinación de las especies de *Pinus* que en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora) vivieron a lo largo del Tardiglaciario y el Holoceno. *Las Ciencias*, 23(4):606-626.
- MENÉNDEZ AMOR, J. y FLORSCHÜTZ, F. (1962): Un aspect de la végétation en Espagne méridionale durant la dernière glaciation et l'Holocène. *Geol. Mijnb.*, 41:131-134.

- MENÉNDEZ AMOR, J. y FLORSCHÜTZ, F. (1964): Results of the preliminary palynological investigation of samples from a 50 m boring in Southern Spain. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 62:251-255.
- PONS, A. y REILLE, M. (1988): The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66:243-263.
- PLA BALLESTER, E. (1972): Aportaciones al conocimiento de la agricultura antigua en la región de Valencia. *Riv. Std. Liguri*, 35(1-3):319-354.
- SALAS, L. (1995): Los estudios polínicos en España utilizados en la reconstrucción climática de los últimos 10,000 años. *Cuad. Lab. Xeol. Laxe*, 20:67-98.
- SOLÉ DE PORTA, N. y J. DE PORTA (1984): Etat actuel des connaissances palynologiques du Tertiaire de l'Espagne. *Revue de Paleobiologie*. Vol. spécial: 209-219.
- SUC, J.P. (1980): *Contribution a la connaissance du Pliocène et du Pleistocène inferieur des regions méditerranées d'Europe occidentale par lanalyse palynologique des dépôts du languedoc-Roussillon et de la Catalogne*. Thèse Doc. Montpellier.
- SUC, J.P. (1984): Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307:429-432.
- VALLE, F. (1983): *Estudio palinológico del Plioceno del NE de España*. Tesis Doc. Univ. Salamanca. (Inédita).
- WELTEN, M. von (1956): Pollenniederschlagstypen aus höhern Lagen Spaniens und ihre subrezenten Veränderungen. In: W. Lüdi (Ed.) *Die planzenwelt Spaniens. Ergebnisse der 10. Internationalen Pflanzengeographischen exkursion (IPE) durch Spanien, 1953. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel*, 31(1):199-216. Zurich.