

RESILIENCIA Y UMBRALES DE VULNERABILIDAD DE LA VEGETACIÓN EN DOS TERRITORIOS IBÉRICOS DE ALTA DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y FISIAGRÁFICA: DOÑANA Y SIERRA NEVADA.

MANZANO S., CARRIÓN J. S. , MUNUERA M., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ P., FERNÁNDEZ S., JIMÉNEZ-MORENO G., ANDERSON S., RAMOS-ROMÁN M.J., CAMUERA-BIDAURRETA J., JIMÉNEZ-ESPEJO F., GARCÍA-MURILLO P., MARTÍNEZ-RUIZ F., FIERRO E., PARDOS M., RODRÍGUEZ-VIDAL J., RUIZ-MUÑOZ F., CÁCERES L.M., ABAD M.

<i>Manzano Rodríguez, Saúl</i> ¹	<i>saul.manzano.rodriguez@gmail.com</i>
<i>Carrión García, José S.</i> ¹	<i>carrion@um.es</i>
<i>Munuera Giner, Manuel</i> ¹	<i>manuel.munuera@upct.es</i>
<i>González-Sampériz, Penélope</i> ²	<i>pgonzal@ipe.csic.es</i>
<i>Fernández Jiménez, Santiago</i> ¹	<i>santiago@um.es</i>
<i>Jiménez-Moreno, Gonzalo</i> ³	<i>gonzaloj@ugr.es</i>
<i>Anderson, R. Scott</i> ⁴	<i>scott.anderson@nau.edu</i>
<i>Ramos-Román, María José</i> ³	<i>mjrr@ugr.es</i>
<i>Camuera-Bidaurreta, Jon</i> ³	<i>jcamuera@ugr.es</i>
<i>Jiménez-Espejo, Francisco</i> ⁵	<i>fjjspejo@jamstec.go.jp</i>
<i>García-Murillo, Pablo</i> ⁶	<i>pgarcia@us.es</i>
<i>Martínez-Ruiz, Francisca</i> ⁷	<i>fmruiz@ugr.es</i>
<i>Fierro Enrique, Elena</i> ¹	<i>elena.fierro@um.es</i>
<i>Pardos Gené, Meritxell</i> ⁷	<i>mpardos@iact.ugr-csic.es</i>
<i>Rodríguez-Vidal, Joaquín</i> ⁸	<i>jrvidal@uhu.es</i>
<i>Ruiz-Muñoz, Francisco</i> ⁸	<i>ruizmu@uhu.es</i>
<i>Cáceres Puro, Luis Miguel</i> ⁸	<i>mcaceres@uhu.es</i>
<i>Abad de los Santos, Manuel</i> ⁹	<i>manuel.abad@uda.cl</i>

¹ Dept. de Biología Vegetal, Facultad de Biología. Universidad de Murcia. 3005 Murcia

² Instituto Pirenaico de Ecología. CSIC. Avda. Montañana 1005. 50059 Zaragoza.

³ Dept. de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Avd. Fuentenueva S/N. 18002 Granada

⁴ School of Earth Sciences and Environmental Sustainability, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ 86011, USA

⁵ Institute of Biogeosciences. Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC). Natsushima-cho 2-15, Yokosuka 237-0061, Japón.

⁶ Dept. Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Farmacia. C/ San Fernando s/n. 41012 Sevilla

⁷ Dept. de Mineralogía y Petrología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Avd. Fuentenueva S/N. 18002 Granada

⁸ Dept. de Geodinámica y Paleontología. Facultad de Ciencias Experimentales. Universidad de Huelva. 21071 Huelva

⁹ Dept. de Geología. Facultad de Ingeniería. Universidad de Atacama, Copiapó-Chile

RESUMEN

Este artículo aborda los resultados preliminares de la investigación paleoecológica llevada a cabo a través del proyecto *Resiliencia y umbrales de vulnerabilidad de la vegetación en dos territorios ibéricos de alta diversidad biológica y fisiográfica: Doñana y Sierra Nevada (261/2011 OAPN)*. La composición de los registros fosilíferos es muy diferente en ambos contextos geográficos, como lo son sus floras actuales. Ambas resultan de historias bióticas particulares condicionadas por la capacidad de respuesta de los distintos organismos frente a las contingencias locales y regionales ocurridas a lo largo del tiempo. No obstante, no se trata de lugares no relacionables que fueron elegidos al azar o por su carácter emblemático. Al contrario, fueron seleccionados por su potencial para servir como modelos en el estudio de las dinámicas vegetales, ya que se trata de sistemas ecológicos altamente singulares y diversos localizados en posiciones geográficas límite. Esto les hace ser particularmente sensibles a los cambios medioambientales (clima, acción antropogénica,...), haciendo de ellos enclaves interesantes como sistemas vigía en el proceso de monitorización de los efectos del cambio global a largo plazo. Las pautas de resiliencia y los umbrales ecológicos de los distintos taxones (especies, poblaciones y comunidades), las respuestas dadas frente al impacto reiterado de las perturbaciones, las alteraciones de la biodiversidad, los tiempos de sucesión, la posibilidad y capacidad de migración latitudinal y altitudinal, etc., son datos que una vez conocidos sugieren tendencias generales que pueden ser extrapolables a otros sistemas similares y que podrán contribuir a un mejor diseño de los planes de gestión y conservación.

Aunque se trata de resultados preliminares, hasta el momento se ha completado el cuadro cronológico del archivo sedimentario de los Parques Nacionales de Doñana y de Sierra Nevada, se ha conseguido un notable incremento de la resolución taxonómica respecto a registros anteriores y se ha conseguido una caracterización detallada de las floras, especialmente en el caso de Doñana.

Además de mostrar las dinámicas y sucesiones en la vegetación de los complejos dunares de Doñana, los resultados actuales evidencian el carácter autóctono del pino piñonero (*Pinus pinea*) en la zona y revelan las primeras evidencias palinológicas de la presencia antigua de pino albar (*Pinus sylvestris*), pino resinero (*Pinus pinaster*), nogal (*Juglans*) y castaño (*Castanea sativa*) en el suroeste ibérico, y aportan interesantes datos sobre la posible presencia de cedro (*Cedrus*). En el caso de Sierra Nevada, se muestra un Holoceno temprano cálido y húmedo seguido de un enfriamiento y aridificación que se extiende hasta nuestros días, y en ambos parques se ponen de manifiesto los efectos de la actividad humana sobre el paisaje.

Palabras clave: paleoecología, cambio global, biogeografía, cuaternario, vegetación, marismas, montañas, Mediterráneo, refugio.

SUMMARY

This paper summarizes the preliminary results derived from the OAPN project *Vegetation resilience and vulnerability in two highly diverse Iberian enclaves: Doñana and Sierra Nevada (261/2011 OAPN)*. Far from being randomly chosen, these contrasting geographical settings were selected due to their potential to serve as models for the study of vegetation dynamics. Their important positions within Iberia, their uniqueness, ecological diversity and complexity makes them especially interesting as critical locations for monitoring of environmental change. Patterns and processes related to resilience and vegetation response to recurrent perturbation regimes once explored in these systems can be extrapolated to analogous systems and thus contribute to the improvement of conservation practices and policies.

Our results complete the chronological frame for the sedimentary record of Doñana and Sierra Nevada National Parks. The taxonomical resolution of the fossil assemblages has been significantly improved, achieving a detailed record of fossil floras, especially in Doñana NP.

Our results reconstruct the environmental history of Doñana NP and support the indigenous distribution of stone pine (*Pinus pinea*) and the past presence of Scots pine (*Pinus sylvestris*), cluster pine (*Pinus pinaster*), walnut (*Juglans*) and sweet chestnut (*Castanea sativa*) in SW Iberia. Although present in the fossil assemblages, the occurrence of cedar (*Cedrus*) remains unresolved. In Sierra Nevada, the fossil assemblages evidence a transition from a humid and warm phase during the early Holocene towards a colder, arid phase that intertwines with anthropic activity in the explanation of the current vegetation landscapes of this southern mountain range.

Key words: palaeoecology, global change, biogeography, quaternary, vegetation, marshes, mountains, Mediterranean, refuge.

INTRODUCCIÓN

Las perspectivas actuales de cambio global han incorporado a la agenda conservacionista una serie de cuestiones de investigación que sólo pueden abordarse desde una perspectiva temporal amplia. Después de décadas de ausencia de diálogo entre conservacionistas y ecólogos del pasado, y de práctica cotidiana exclusivamente neontológica, las lógicas preocupaciones incorporadas desde el paradigma del Cambio Global actual y las pérdidas dramáticas de biodiversidad ya evidentes, hacen que se plantee la necesidad de conservar procesos ecológicos y evolutivos como estrategia para mantener aspectos estructurales de los ecosistemas en los que se han centrado tradicionalmente las actuaciones conservacionistas.

El registro fósil contiene archivos de información que pueden llegar a ser inestimables si se consigue la resolución adecuada (CARRIÓN & LEROY 2010). Estos archivos recogen, cualitativa y cuantitativamente, las reacciones de los seres vivos ante los cambios ambientales del pasado. Lejos de tratarse de series de datos puramente descriptivos, los datos del registro fósil proporcionan pruebas esenciales que afectan a predicciones y asunciones de procesos ecológicos directamente relevantes para las estrategias de gestión de la biodiversidad (VEGAS-VILARRUBIA *et al.* 2011). Con una tradición que al-

canza casi un siglo (ver CARRIÓN *et al.* 2015 para una recopilación), la acumulación de datos paleoambientales en la Península Ibérica a través de la exploración multidisciplinar y la integración de estudios para un área geográfica dada permite, no sólo la reconstrucción de narrativas paleoecológicas, sino el diseño de verdaderos experimentos en paleoecología (CARRIÓN 2002). Esta aproximación multiparamétrica posibilita refinar hipótesis y poner a punto teorías acerca de los patrones y procesos que explican el origen de los sistemas naturales de nuestros parques nacionales, su diversidad actual y los procesos que la mantienen. Es imperativo, por tanto, incorporar estos estudios en la agenda conservacionista, especialmente teniendo en cuenta que las utilidades específicas pasan por la determinación de las tasas y naturaleza de la respuesta de la biodiversidad, de los procesos climáticos responsables de umbrales ecológicos, de la identificación de la resiliencia de especies, poblaciones y comunidades, así como del manejo de los nuevos ecosistemas que se están generando (WILLIS *et al.* 2010).

Doñana y Sierra Nevada.

Dos laboratorios geobotánicos al aire libre

El Parque Nacional de Doñana reúne una de las mayores concentraciones de archivos paleoambientales del continente euroasiático en forma de sistemas lagunares y palustres. Por otro lado, es una de las zonas más emblemáticas entre las áreas

protegidas de Europa (SOUSA *et al.* 2009). Igualmente destaca por la originalidad geomorfológica de las lagunas peridunares, las cuales se han visto altamente afectadas por las actividades antropogénicas en el último siglo.

El Parque Nacional de Sierra Nevada es importante por otras razones. En primer lugar, se presenta como un conjunto idóneo para la investigación de los desplazamientos altitudinales de las especies y poblaciones vegetales ante los cambios climáticos. Su elevado nivel de endemismo lo convierte en un enclave crucial para el estudio, tanto de la sensibilidad biogeográfica de las especies en peligro de extinción, como de su comportamiento en el contexto de áreas de refugio glacial y reservorio en fases altitéricas como la que estamos viviendo durante el presente siglo (y como la que se ha sugerido para las próximas décadas y centurias).

En conjunto, ambos son territorios únicos para la preservación de especies, poblaciones y comunidades. Además, se trata de sistemas ecológicos extraordinariamente singulares y diversos que ocupan posiciones geográficas límite: Doñana por su posición litoral, y Sierra Nevada por sus contrastes altitudinales y complejidad orográfica. Ambos son sistemas modélicos altamente sensibles e igualmente interesantes como sistemas vigía para la monitorización de los efectos del cambio ambiental a largo plazo. Sin embargo, no se conoce del todo bien su historia biológica y, por tanto, no se puede comprender ni predecir su comportamiento a escalas temporales amplias.

Este trabajo resume los resultados principales obtenidos hasta ahora con el proyecto *Resiliencia y umbrales de vulnerabilidad de la vegetación en dos territorios de alta diversidad fisiográfica: Doñana y Sierra Nevada*, cuyo objetivo principal es proporcionar nuevas secuencias polínicas que mejoren en resolución temporal, espacial y taxonómica nuestro conocimiento sobre la historia de la vegetación cuaternaria en los Parques Nacionales de Doñana y Sierra Nevada y su entorno, con el fin de establecer los factores que han controlado y/o modulado los cambios de vegetación y biodiversidad

en ambos territorios. Se pretende así determinar los umbrales ecológicos, e investigar los tiempos de sucesión ecológica y migración o desplazamiento altitudinal y latitudinal, así como las posibilidades de extinción local o permanencia (adaptación, supervivencia en refugios) de taxones vegetales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han estudiado ocho localidades en el entorno de Doñana, tanto dentro del Parque Nacional como en la zona periférica (Figura 1). Los lucios de Mari López y de la Cancela de la Aulaga, así como las lagunas del Sopotón, Las Madres y Los Tollos, se muestrearon mediante un equipo de perforación mecánico para geotecnia. Por otra parte, el Acantilado del Asperillo fue muestreado manualmente y de forma directa sobre el perfil expuesto del acantilado. A estos registros se incorporaron los testigos S7 y S11, previamente obtenidos mediante equipo de perforación en el marco de un proyecto de investigación anterior (JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2015). En el ámbito del Parque Nacional de Sierra Nevada se obtuvieron registros mediante una sonda Livingstone en la laguna de la Mosca (2896 m s.n.m.) y en el Borreguil de la Caldera (2992 m s.n.m.), y mediante sondeo geotécnico mecanizado con recuperación de testigo continuo en la turbera de Padul (724 m s.n.m.), ubicada junto a la localidad del mismo nombre en las inmediaciones del PNSN. Los testigos de Padul fueron extraídos muy cerca del depocentro de dicha cuenca, en diciembre de 2012 (Padul-01 y Padul-02) y en septiembre de 2014 (Padul-03), recuperando secuencias sedimentarias de 59, 21 y 11 metros respectivamente.

En todos los casos, los testigos sedimentarios se almacenaron a 4°C para evitar su alteración. Posteriormente se procedió a la descripción sedimentológica y estratigráfica de las columnas y al submuestreo a intervalos de 2 cm, a excepción de la Laguna de la Mosca y el Borreguil de la Caldera que se submuestrearon a intervalos de 0,5 cm. En este proyecto se han datado mediante radiocarbono (14C) un total de 100 niveles sobre macro-

restos vegetales, microcarbones y sedimento total en los laboratorios de la Universidad de Poznan (Polonia), del ETH de Zurich (Suiza), de Accium Biosciences (Seattle, Washington) y de Beta Analytic (Miami, Florida). Las dataciones de ^{14}C se han calibrado utilizando el programa INT-CAL09 (REIMER *et al.* 2009).

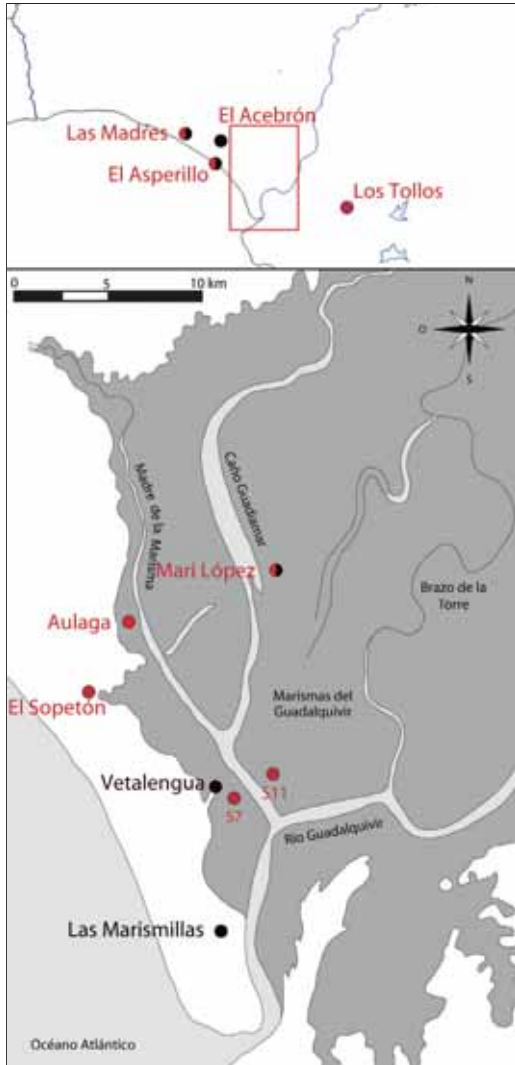


Figura 1. Puntos de muestreo (rojo) y estudios previos (negro) en el Parque Nacional de Doñana y su entorno.

Figure 1. Study sites (red) and previous works (black) in Doñana National Park and surroundings.

La extracción de granos de polen, esporas de criptógamas y otros microfósiles de origen animal o de afinidad biológica desconocida, así como las partículas de microcarbón se han llevado a cabo sobre muestras seleccionadas a intervalos regulares en los diferentes archivos sedimentarios siguiendo metodologías estandarizadas (FUENTES *et al.* 2006). Las muestras seleccionadas se trataron mediante KOH 5% en caliente y se filtraron para la extracción de macrorrestos vegetales. Adicionalmente el testigo de Mari López fue estudiado mediante fluorescencia de rayos X (FRX) por medio de AVATECH XRF II (Universidad de Barcelona) para conocer su contenido en elementos mayoritarios y se analizó el contenido en TIC y TOC (carbono inorgánico y orgánico respectivamente) y N, con un equipo LECO en el Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC de Zaragoza. Para los testigos del Lucio de la Cancela de la Aulaga y de la Laguna del Sopotón se analizó el contenido en materia orgánica y carbonatos a través de la pérdida en masa por ignición a 450°C y 950°C respectivamente (HAGHANI *et al.* 2015), la susceptibilidad magnética mediante un sensor Bartington MS2C y la granulometría mediante un analizador láser de partículas CILAS 1180 (Brunel University London).

RESULTADOS

Resolución temporal, espacial y taxonómica

El desarrollo de este proyecto ha permitido completar el cuadro cronológico del archivo sedimentario para el entorno de los Parques Nacionales de Doñana y Sierra Nevada gracias a un gran número de nuevas dataciones de radiocarbono (Tabla 1, Figura 2). Se han cubierto tanto los diversos contextos sedimentarios del entorno de las marismas del Guadalquivir como las diferentes orientaciones y rangos altitudinales del macizo de Sierra Nevada.

Se ha conseguido un aumento de la resolución taxonómica de los espectros palinológicos. Se ha incorporado una caracterización bastante detallada de la flora acuática a la paleoflora del Parque Nacional de Doñana: briofitos (*Riella*, *Ricciocharpos*, *Fossombronia*, *Anthoceros*, *Phaeoceros*), helechos (*Annogramma leptophylla*, *Ophioglossum lusitani-*

	Código de Muestra	Lab ID	Edad 14C (BP)
<i>Laguna de las Madres</i>	Sondeo 1 Muestra 6	Poz-60141	1870±30
	Sondeo 1 Muestra 12*	Poz-60142	1115±30
	Sondeo 1 Muestra 28*	Poz-60262	1085±30
	Sondeo 1 Muestra 47*	Poz-60145	1555±30
	Sondeo 3 Muestra 1*	Poz-60146	107.41±0.32 pMC
	Sondeo 3 Muestra 13*	Poz-60147	2050±30
	Sondeo 3 Muestra 30*	Poz-60148	15±30
	Sondeo 4 Muestra 7*	Poz-60149	102.37±0.32 pMC
	Sondeo 4 Muestra 17*	Poz-60150	25±30
<i>Lucio de Mari López</i>	PND-ML12-1A-1T 35-36*	Poz-54174	8500±60
	PND-ML12-1A-4T 15-16*	Poz-54173	6680±40
	PND-ML12-1A-7T 75-76*	Poz-54175	7060±40
	PND-ML12-1A-14T 30- 5*	CAMS 162964	7460±540
<i>El Asperillo</i>	A1 S1 L1 Sample 0	Poz 52097	22170±170
	A1 S1 L1 Sample 3	Poz 52098	18420±90
	A1 S2 L1 Sample 1b	Poz 52099	25960±150
	A1 S3 L2 Sample 1B	Poz 52101	6135±35
	A1 S4 Sample 1	Poz 52102	24960±150
	A2 Sample 13	Poz 52103	19250±90
	A2 Sample2	Poz 52104	21220±110
	A2 Sample 5	Poz 52105	20350±100
	A2 Sample 8	Poz 52106	20590±110
<i>Lucio de la Cancela de la Aulaga</i>	LuCA 36	ETH-57403	5702±34
	LuCA 43*	Poz-55362	8000±50
	LuCA 138*	Poz-55363	116±1.21 pMC
	LuCA 156*	ETH-57404	7699±38
	LuCA 203*	Poz-55364	7360±50
	LuCA 205	ETH-57405	7015±36
	LuCA 278*	Poz-55365	2950±30
	LuCA 281*	ETH-57406	12312±46
	LuCA 475*	ETH-57407	7364±37
LuCA 615	Poz-55367	7830±40	
LuCA 690	Poz-55368	9180±50	
<i>Borreguil de la Caldera</i>	BdIC 10	D-AMS 004385	388±24
	BdIC 17	D-AMS 004386	474±26
	BdIC 24	D-AMS 004387	1036±31
	BdIC 34	D-AMS 004388	2563±30
	BdIC 41	D-AMS 004389	4066±29
<i>Laguna de la Mosca</i>	LdIM 25	D-AMS 005126	1700±29
	LdIM 33	D-AMS 005127	2003±21
	LdIM 40.5	D-AMS 004807	906±28
	LdIM 44.5	D-AMS 005128	3747±30
	LdIM 51	D-AMS 005129	2375±34
	LdIM 66	D-AMS 005130	4153±31
	LdIM 77*	D-AMS 005131	29671±245
	LdIM 82	D-AMS 005132	6275±40
	LdIM 84	D-AMS 005133	5256±36
	LdIM 90.5	D-AMS 005134	6229±42
	LdIM 127.5	D-AMS 004379	6910±34
	LdIM 136	D-AMS 004380	6785±43
	LdIM 154	D-AMS 004381	6548±31
	LdIM 165	D-AMS 004382	6791±41
	LdIM 181	D-AMS 004383	7403±36
	LdIM 182	D-AMS 004384	7334±38

Tabla 1. Dataciones radiocarbónicas sin calibrar de los sondeos de la Laguna de las Madres, el Lucio de Mari López, el acantilado del Asperillo, el Lucio de la Cancela de la Aulaga, Padul, el Borreguil de la Caldera y la Laguna de la Mosca. Las muestras marcadas con un asterisco no se han considerado por constituir inversiones en la secuencia sedimentaria o carecer de coherencia cronoestratigráfica.

Table 1. Radiocarbon dates (AMS ¹⁴C, uncalibrated) of Laguna de las Madres, Lucio de Mari López, Asperillo, Lucio de la Cancela de la Aulaga, Padul, Borreguil de la Caldera and Laguna de la Mosca. Samples marked with an asterisk have been rejected because they show stratigraphic reversals or lack of stratigraphic coherence.

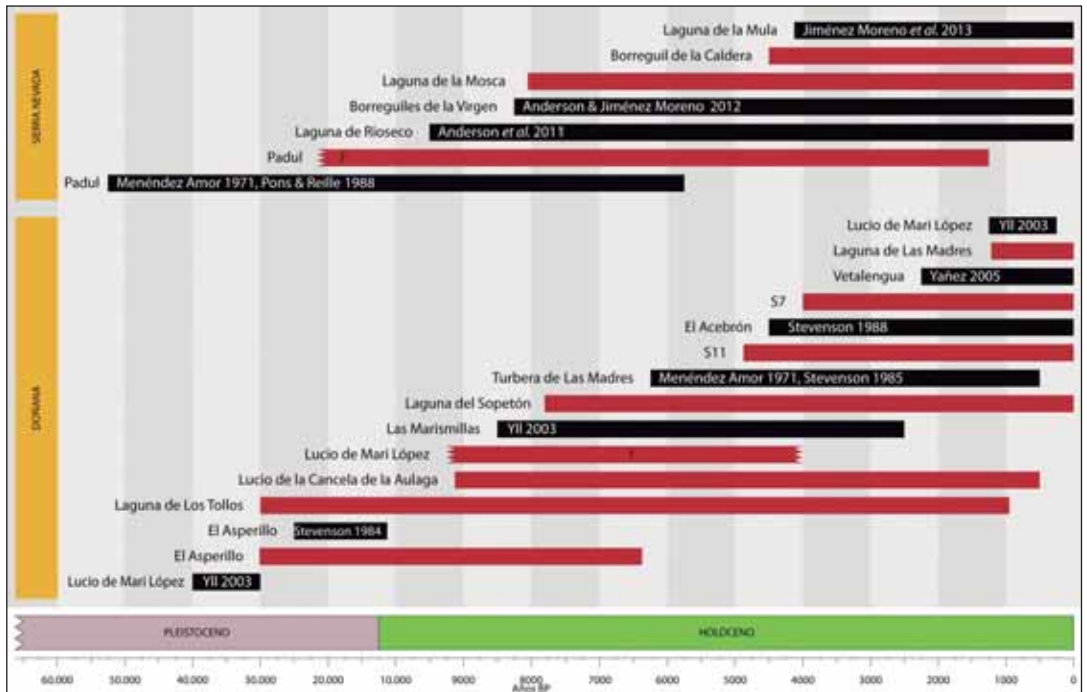


Figura 2. Control cronológico de las secuencias de los Parques Nacionales de Doñana y Sierra Nevada (rojo), en relación a estudios previos (negro).

Figure 2. Chronological frame for the sequences of Doñana and Sierra Nevada National Parks (red), and previous works (black).

cum) y espermatófitos terrestres de diferentes afinidades ecológicas (el mordisco de rana, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Zannichellia*, *Althenia*, *Callitriche*, los nenúfares amarillo y blanco *Nuphar*, *Nymphaea* y las lentejas de agua, Lemnaceae). El registro algal es especialmente rico, con 22 taxones en el Lucio de la Cancela de la Aulaga. En el caso del Parque Nacional de Sierra Nevada se ha hecho un esfuerzo en la discriminación del componente herbáceo, especialmente en Carophyllaceae (*Herniaria* y *Spergularia*).

Parque Nacional de Doñana

Acantilado del Asperillo

La secuencia palinológica del Asperillo se ha obtenido por la integración de distintos niveles poliníferos que afloran en distintos puntos a lo largo del acantilado. Ocho de las muestras tomadas resultaron estériles. Por el momento sólo

disponemos de datos preliminares para esta localidad. Cronológicamente esta secuencia se enmarca entre el final del último episodio glacial y el Tardiglacial si incluimos el trabajo previo de STEVENSON (1984), que también alcanza el comienzo del Holoceno. En nuestros datos, la principal característica es la dominancia de *Pinus* de tipo mediterráneo junto a Cupressaceae y aliso (*Alnus*), mientras que robles y encinas (*Quercus*) constituye un taxón secundario. Destaca la presencia, no obstante, de *Quercus* de tipo caducifolio y de alcornoque (*Quercus suber*), además de abedul (*Betula*), avellano (*Corylus*), *Castanea*, *Juglans* y tejo (*Taxus*). El estrato arbustivo está dominado por brezos (Ericaceae) y jaras (*Cistaceae*).

Lucio de la Cancela de la Aulaga

El análisis del testigo del Lucio de la Cancela de la Aulaga ha rendido una paleopalinoflora de 378

taxones entre polen y palinomorfos no polínicos. La secuencia abarca desde el Holoceno inicial (ca. 10000 cal. BP) hasta el Holoceno medio (ca. 6500 cal. BP) (Figura 3). Los resultados de concentración de materia orgánica, carbonatos y susceptibilidad magnética se muestran constantes a excepción de dos inflexiones en ca. 9000 años calibrados antes del presente (cal. BP.) y ca. 8000 cal. BP, momentos en los que, además, se detecta un aumento brusco de la tasa de sedimentación.

Los sistemas terrestres se caracterizan por la estabilidad estructural a lo largo del Holoceno basal. Las proporciones de árboles, arbustos y herbáceas se mantienen en torno al 45%, 10% y 45% respectivamente, a lo largo de todo el periodo de estudio. Los taxones dominantes en el estrato arbóreo son *Pinus mediterránea* y *Quercus perennifolia*. Sin embargo, se constata la presencia continua de *Quercus suber*. *Juniperus* está presente en toda la secuencia y se hace más patente a partir de ca. 9000 cal. BP, de la misma forma que las comunidades arbustivas (monte blanco y monte negro). El estrato herbáceo está dominado por gramíneas (Poaceae) y Cichorioideae. Cabe destacar la presencia de *Castanea sativa*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* t. (atribuible a pino salgareño, *Pinus nigra*), *Taxus*, *Cedrus*, *Betula* y *Corylus*.

Los sistemas acuáticos, por el contrario, se muestran más dinámicos (Figura 3). Se diferencia una primera fase dominada por *Isoetes* desde el comienzo de la secuencia hasta ca. 9000 cal. BP, en la cual la proporción relativa de cianobacterias se mantiene baja y la de dinoflagelados alcanza la máxima representación. Una segunda fase comprende desde ca. 9000 cal. BP hasta 8200 cal. BP. En esta segunda fase, si bien *Isoetes* es el macrófito dominante, sus porcentajes son menores, en favor de una mayor representación del componente algal que se caracteriza por un aumento progresivo de las cianobacterias. La tercera fase comprende desde 8200 cal. BP hasta 7800 cal. BP y en ella *Isoetes* se mantiene dominante, si bien se observa un aumento brusco de los crisófitos en detrimento de las cianobacterias, que se mantienen en valores mínimos hasta el final de esta zona. La última fase, desde 7800 cal. BP hasta el techo de la secuencia, se caracteriza por fases alternantes de distinta duración entre *Isoetes* frente a *Myriophyllum alterniflorum* t./Ranunculaceae.

Testigos S7 y S11

Los sondeos S7 y S11 (Figura 4) muestran 4040 y 4860 años de antigüedad en sus partes basales respectivamente. Ambos presentan resultados

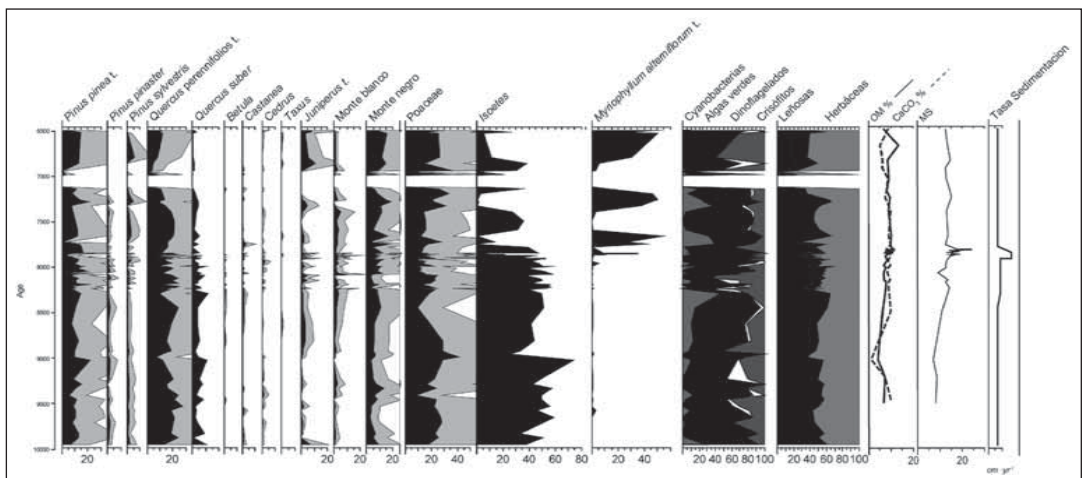


Figura 3. Diagrama polínico del Lucio de la Cancela de la Aulaga.
 Figure 3. Lucio de la Cancela de la Aulaga synthetic pollen diagram.

antiguos de la secuencia de *Pinus sylvestris* t. (atribuible tanto a *P. sylvestris* como a *P. nigra*), tendencia que se revierte a medida que avanza el Holoceno para dar paso a una mayor representación de Caryophyllaceae indiferenciadas (atribuible a *Arenaria tetraquetra*), *Spergularia*, *Herniaria* t., *Poaceae* y *Artemisia*. Es notable la presencia de *Quercus caducifolios* en toda la secuencia, así como de *Q. perennifolios* y de *Q. suber*, que aparece puntualmente en algunas muestras. *Olea* y *Pinus* sp. aumentan considerablemente en las últimas décadas.

El registro paleolimnológico es escaso y apenas aparecen Zygnemataceae y crisófitos. Puntualmente se ha detectado la presencia de Potamogetonaceae. *Sporormiella*, un hongo asociado a las heces de herbívoros, y quistes de tecamebas, aumentan considerablemente en el registro de Boreguil de la Caldera durante los últimos cientos de años.

Aunque los datos de polen todavía no están disponibles, la secuencia recuperada de Padul muestra varios cambios litológicos significativos entre turba o sedimentos muy orgánicos y arcillas/arenas inorgánicas, que por los datos de edad previamente obtenidos probablemente indiquen la presencia de varios ciclos climáticos (glaciales-interglaciales; Figura 5). Este estudio, sin embargo, se encuentra en su fase inicial y la cronoestrati-

grafía necesita ser ampliada considerablemente para poder establecer un modelo de edad sólido. Sin embargo, estudios previos indican que la secuencia sedimentaria de Padul podría contener un registro del último millón de años (FLORSCHÜTZ *et al.* 1971; PONS & REILLE 1988; NESTARES & TORRES 1998). Los datos de susceptibilidad magnética indican numerosos cambios en la sedimentación, y probablemente en el clima y el medioambiente, que sucedieron repetidamente durante el Holoceno (Figura 6).

DISCUSIÓN

Parque Nacional de Doñana

Evolución de los sistemas terrestres del Parque Nacional y su entorno

El paisaje del Pleistoceno Superior del entorno estuvo dominado por una matriz de pinar de pino piñonero que acogía una gran diversidad de arbustos mediterráneos refugiados en las zonas bajas y más térmicas, donde las condiciones glaciales habrían estado atemperadas por las características geomorfológicas del medio y la disponibilidad continuada de recursos hídricos. Muchos de los rasgos del registro polínico del Asperillo reflejan procesos de sucesión dunar y los cambios de vegetación asociados a los mismos,

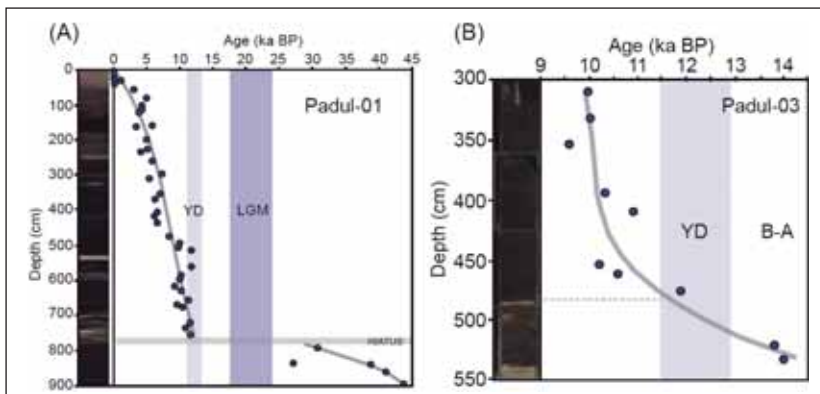


Figura 5. Dataciones y modelos de edad para la parte alta de los sondeos de Padul-01 (A) y Padul-03 (B).
 Figure 5. Radiocarbon datations and age-depth model for the upper part of Padul-01 (A) and Padul-03 (B).

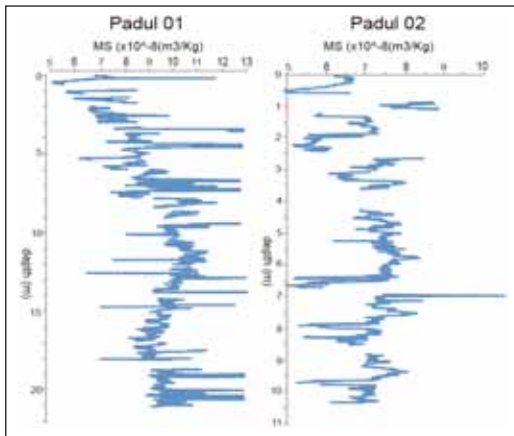


Figura 6. Susceptibilidad magnética (MS) de los sondeos Padul-01 y Padul-02.

Figure 6. Magnetic susceptibility (MS) of the cores Padul-01 y Padul-02.

como el paso desde formaciones dominadas por gramíneas y compuestas hacia pinares de *Pinus pinea* y sabina mora/enebro marítimo (*Juniperus phoenicea* / *J. oxycedrus*) en sistemas más estabilizados. Las fases de inundación suelen ir asociadas con máximos en *Myriophyllum*, y a veces *Salix* (CARRIÓN *et al.* 2013).

El comienzo del Holoceno (Lucio de la Cancela de la Aulaga, Figura 3) se caracteriza por una elevada presencia de *Q. suber*, *Q. perennifolios* t. y *Pinus mediterráneos* t., dando lugar probablemente a formaciones mixtas acompañadas de un sotobosque rico en especies de nanofanerófitos como el acebuche, la olivilla, el madroño, el lentisco o los brezos (*Olea*, *Phyllirea*, *Arbutus*, *Pistacia* y *Erica* respectivamente), pero de representación escasa. Este patrón parece común al conjunto de los territorios costeros del suroeste, muy especialmente a los ligados a medios arenosos como el manto eólico de Doñana (Yll *et al.* 2003) y territorios adyacentes (REED *et al.* 2001). La principal característica de estos sistemas a lo largo del periodo comprendido es la estabilidad, ya que las formaciones mixtas se mantienen en el tiempo sin cambios acentuados. No obstante, se observa un mayor desarrollo de las formaciones de *Juniperus* (adscribible tanto a la sabina mora, *Juniperus phoenicea subesp. turbinata* como al enebro marítimo *J. oxycedrus subesp. macrocarpa*) a partir de

ca. 9000 cal. BP, probablemente debido al desarrollo de los sistemas eólicos (RODRÍGUEZ RAMÍREZ 1998, YAÑEZ 2006).

El desarrollo de la vegetación holocena tiene sin embargo un punto de inflexión en el Holoceno medio, como muestran las secuencias S7 y S11 (Figura 4). Una disminución progresiva de los valores de *Isoetes*, así como el aumento paralelo de *Artemisia* y *Amaranthaceae* ponen de manifiesto una tendencia hacia la aridificación en el área que habría inducido una reducción de la cubierta forestal y de la lámina de agua de la marisma (CARRIÓN *et al.* 2010). Estos pulsos de aridez se concentran en ca. 4000, 3000-2500 y 1000 cal. BP, coincidiendo en tiempo y duración con eventos áridos bien establecidos para el Mediterráneo y el Atlántico Norte (JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2015).

Evolución de los sistemas acuáticos de la desembocadura del Guadalquivir

Si bien todos los contextos estudiados en el Parque Nacional de Doñana y su entorno corresponden a depósitos turbosos, lacustres o marismesños, este apartado se centra en la secuencia del Lucio de la Cancela de la Aulaga (Figura 3) por poseer el registro paleolimnológico más completo.

La base de la secuencia reconstruida a partir de los sedimentos recuperados en el actual Lucio de la Cancela de la Aulaga muestra que hacia ca. 10000 cal. BP el lugar se encontraba emergido, formando parte de un contexto marismesño salobre que se mantiene hasta un posible evento de alta energía datado en ca. 9000 cal. BP, evidenciado por una facies arenosa de escaso contenido en materia orgánica y carbonatos. A partir de este momento se observa una ruptura de la estabilidad relativa del componente algal, que pasa de estar dominado por crisófitos y dinoflagelados (de afinidad generalmente marina, JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2015), a estar dominado por algas verdes, fundamentalmente *Zygnemataceae*. Durante esta segunda fase se detecta también un aumento paulatino de las cianobacterias, cuyo desarrollo está muy condicionado por los aportes de fósforo de un antiguo río Guadalquivir cuyos aportes afectaban a la calidad de las aguas del

Lucio de la Cancela de la Aulaga, que probablemente se encontraba entonces en el seno de un estuario abierto. El evento 8.2 (8200 cal. BP) marca el inicio de una tercera fase paleolimnológica que se extiende durante aproximadamente 400 años y viene marcada por un aumento en las tasas de sedimentación y de la susceptibilidad magnética del sedimento, lo que sugiere que el aporte sedimentario proviene del continente. El reflejo sobre la estructura de las comunidades acuáticas es bastante patente, pues se recuperan altos valores de crisófitos cuya ecología se relaciona con cambios en el pH de las aguas, mientras que las cianobacterias, más relacionadas con el aporte de materia orgánica, desaparecen durante este periodo (DE M. HUZSAR & CARACO 1998). A partir de este momento y hasta el techo de la secuencia, se alternan fases dulceacuícolas dominadas por *Myriophyllum alterniflorum* t. y Ranunculaceae, que incluyen especies estrictamente de agua dulce, con fases salobres en las que dominan *Isoetes* y Amaranthaceae (cuyas especies en el área de estudio muestran afinidades por salinidades moderadas y altas, YLL *et al.* 2003). Estas fases de alternancia, que ocurren a escala de centurias, podrían responder tanto a controles en el clima como en el entorno morfosedimentario de la desembocadura del Guadalquivir.

Evidencias del carácter autóctono del pino piñonero (*Pinus pinea*)

Hay una gran controversia acerca del área de distribución natural del pino piñonero (*Pinus pinea*), con dos posturas clásicamente enfrentadas. Una de ellas considera que esta especie es autóctona en toda la cuenca mediterránea, mientras la otra restringe su naturalidad al Mediterráneo oriental y Asia Menor. En contexto peninsular, las interpretaciones más recientes consideran que *Pinus pinea* es una especie nativa, si bien su extensión estaría sobredimensionada por la acción antropogénica. La interpretación sinfitosociológica propone como vegetación potencial para los sistemas de dunas móviles del suroeste las asociaciones *Rhamno oleoidis-Juniperetum lyciae* y *Rhamno oleoidis-Juniperetum macrocarpae* (sabinas de J. phoenicea subesp. turbinata y enebrales de Juniperus oxycedrus subesp. macrocarpa), que ocuparían,

respectivamente, las zonas más resguardadas y las expuestas a la maresía, mientras que los alcornocales *psammófilos* de *Oleo sylvestris-Quercetum suberis* ocuparían los sistemas de dunas fósiles (fijas) (RIVAS MARTÍNEZ 1987 y 2011).

En los arenales del suroeste peninsular, *Pinus pinea* aparece formando dos comunidades bien diferenciadas, dependiendo de si aparece en los sistemas de dunas móviles o fijas. En los sistemas de dunas móviles, ocupa los espacios protegidos en las depresiones existentes entre los cordones dunares, cuyo avance engloba los pinos más añosos (los denominados “corrales”). La presencia de estos pinares entra en conflicto con las series de vegetación potencial de la sabina mora y del enebro marítimo. Cuando estos pinares aparecen sobre dunas inmóviles o fósiles-fijas, aparecen formando comunidades estables acompañados de especies psammófilas como la camarina (*Corema album*), el jaguarzo (*Halimium commutatum*) o el herguén (*Stauracanthus genistoides*), que entran en conflicto con la serie psammófila del alcornoque (RIVAS MARTÍNEZ 1987 y 2011).

El origen de las disputas sobre la interpretación, surge porque presuntamente el clímax teórico fue destruido por la acción humana, que después repobló con pinos para apresar las arenas y frenar el avance de las dunas hacia los núcleos de población del interior. Esta interpretación ha calado profundamente y se ha consolidado a lo largo del siglo XX (LÓPEZ ALBACETE 2009, BLANCO *et al.* 2005). Otros autores que emplean la metodología fitosociológica, no obstante, parece que aceptan la presencia de pino con un papel secundario en los sabinas costeros occidentales (PÉREZ LATORRE *et al.* 1999). Independientemente de ello, lo cierto es que la inferencia paleopalínológica evidencia la presencia continua de pinares de *P. pinea* en el entorno de Doñana a lo largo de los últimos 6000 años (YLL *et al.* 2003, LÓPEZ SÁEZ *et al.* 2002, STEVENSON & HARRISON 1992, STEVENSON & MOORE 1988, STEVENSON 1985, STEVENSON 1984, MENÉNDEZ-AMOR & FLORSCHÜTZ 1964), y el hallazgo de un elevado número de macrorrestos de distinta naturaleza, pone de manifiesto la naturalidad y el papel preponderante de estos pina-

res en la cubierta vegetal de las costas sudoccidentales ibéricas a lo largo del Holoceno y diversos periodos del Pleistoceno (MARTÍNEZ & MONTERO 2004). Se han encontrado piñas, brácteas y piñones en yacimientos en Gibraltar (cueva de Gorham), Cádiz (Puerto de Santa María), Málaga (cueva de Nerja) y Granada (cueva de los Murciélagos, Albuñol) con cronologías dispersas a lo largo del Pleistoceno Superior (49200 BP en la cueva de Gorham y 18420 BP en la cueva de Nerja), así como del Holoceno (7440 y 5400 BP en la cueva de los Murciélagos y 2700 BP en el Puerto de Santa María) (MARTÍNEZ & MONTERO 2004). Esto apoya la presencia local para el conjunto de localidades y cronologías mencionadas, lo que permite asegurar que la señal polínica de *Pinus mediterráneos t.* que aglutina la representación polínica de *P. pinea* y de pino carrasco (*P. halepensis*) se debe a la presencia de *P. pinea* en la región. En las nuevas secuencias aportadas en este proyecto, la señal no se extingue en ningún momento, aunque hacia épocas más recientes sí se evidencia un retroceso de las masas de pinar dentro del periodo histórico (deforestación para la obtención de madera).

Presencias esperadas e inesperadas. Primeras evidencias palinológicas de pinos del complejo *Pinus sylvestris t.*, *Pinus pinaster* y *Castanea sativa* en las secuencias polínicas del suroeste ibérico

La discriminación palinológica de las diferentes especies de pinos no es posible a nivel específico salvo en el caso de *P. pinaster*, que presenta una ornamentación verrucosa muy marcada en la cara proximal. El resto de los pinos ibéricos queda agrupado en dos tipos polínicos, uno que aglutina los pinos altimontanos, con tamaño del cuerpo del grano de polen menor de 50 micrómetros (*Pinus sylvestris t.*) y otro que reúne a *P. pinea* y *P. halepensis* (*Pinus mediterráneos t.*, *syn. P. pinea t.*) de tamaños mayores de 50 micrómetros. Aunque asequible, el esfuerzo de identificación por debajo del nivel de género en *Pinus* se ha generalizado sólo de manera reciente, por lo que muchas secuencias antiguas carecen de información infra-genérica. Esto se extiende para el conjunto de las secuencias polínicas del entorno de Doñana anteriores a las estudiadas en este proyecto.

La secuencias del Lucio de la Cancela de la Aulaga y del acantilado del Asperillo presentan evidencias palinológicas de *Pinus sylvestris t.* y de *Pinus pinaster* para el conjunto del suroeste ibérico. Se han encontrado fósiles de *P. nigra* y *P. pinaster* que datan de los episodios MIS 4 (74-60 ka) y MIS 3 (60-25 ka) en el acantilado del Asperillo, y que se consideran autóctonos en un contexto en el que el nivel mar se situaba entre 75 y 80 m por debajo de los niveles actuales. Estos fósiles son los más antiguos encontrados para ambas especies en la Península Ibérica. Se interpreta que *Pinus pinaster*, más extendido que en la actualidad, y *P. nigra*, habrían migrado desde las zonas costeras donde se refugiaron hacia zonas de mayor altitud como consecuencia de la recuperación climática Holocena. Esta regresión se prolonga a lo largo del Holoceno hasta épocas pre y protohistóricas (Calcolítico) e históricas (transición ibero-romana), en las que el registro arqueológico sugiere una extensión de las formaciones de *P. nigra* que habría sido mayor entonces de lo que es hoy en día (POSTIGO-MIJARRA *et al.* 2010a). La persistencia de estas masas en retroceso es el origen más plausible de las que procede la señal palinológica detectada en la secuencia del Lucio de la Cancela de la Aulaga, lo que supone un apoyo también para la adscripción de la curva de *Pinus sylvestris t.* a *Pinus nigra*.

Esta regresión paulatina a lo largo del Holoceno que se prolonga hasta épocas históricas es un patrón compartido por otros taxones como *Betula* y *Corylus*, taxones encontrados en los registros del acantilado del Asperillo y también en las fases iniciales del desarrollo de la secuencia del Lucio de la Cancela de la Aulaga. La presencia de estos taxones también es recogida por STEVENSON (1984) y FUENTES *et al.* (2006).

Aportamos también la primera evidencia fósil de *Castanea sp.* y *Juglans sp.* en el contexto de la cuenca baja del Guadalquivir y del suroeste ibérico, lo que parece sugerir la existencia de un refugio glacial meridional que es detectado en la secuencia del Asperillo y pudo estar ubicado en los sistemas montañosos gaditanos. Es plausible que esta primera detección de *Castanea* se corresponda con la presencia de rodales que se habrían expandido desde el presunto refugio suroccidental. La expansión habría alcanzado un máximo

durante el Óptimo Climático Holoceno (9000-5000 BP), momento en el que detectamos la presencia de *Castanea* también en la secuencia del Lucio de la Cancela de la Aulaga. A este periodo se asocia la máxima expansión de los taxones de óptimo templado-húmedo (REED *et al.* 2001).

La presencia de *Cedrus*, por el contrario, es más controvertida debido a cuestiones tafonómicas. Aunque se tienen pruebas fósiles de su presencia en la Península a lo largo del final del Terciario que se prolongan durante el Pleistoceno y llegan a adentrarse en el Holoceno, la evidencia se concentra en los Sistemas Béticos, área para el que la presencia significativa de polen de *Cedrus* en los registros polínicos y el aumento de sus proporciones relativas en relación con otros taxones arbóreos se considera consecuencia combinada del efecto negativo (deforestación) que sobre las formaciones arbóreas pueden haber tenido las masas de aire cálido provenientes del sur (África) y del transporte de pólenes desde las formaciones de *Cedrus* del Norte de África por los vientos asociados a dichas masas de aire (MAGRI & PARRA 2002). Esta hipótesis está ampliamente aceptada aunque no debe descartarse la posibilidad de que parte del registro corresponda a pequeños núcleos que habrían podido persistir acantonados en los sistemas montañosos del sur de la Península, habida cuenta de que el registro fósil de *Cedrus* se prolonga más allá de los periodos fríos y secos del Cuaternario (POSTIGO-MIJARRA *et al.* 2010b). La presencia de una leve señal polínica en la base de la secuencia del Lucio de la Cancela de la Aulaga, enmarcada cronológicamente en el Óptimo Climático Holoceno (9000-5000 BP), podría ser atribuida a la presencia de formaciones relictas, según la hipótesis de POSTIGO-MIJARRA *et al.* (2010b).

Parque Nacional de Sierra Nevada

Evolución de los sistemas terrestres del parque nacional y su entorno

Las numerosas dataciones disponibles, junto con las llevadas a cabo en este proyecto, muestran que la sedimentación en las pequeñas cuencas sedimentarias alpinas empezó a producirse después de la retirada de hielo durante la transición del Pleistoceno superior al Holoceno (hace aproxima-

damente 11700 cal BP). Los datos de polen provenientes de este proyecto (Laguna de la Mosca y Borreguil de la Caldera), junto con una serie de estudios paleoecológicos en diferentes lagunas y turberas de Sierra Nevada realizados en los últimos años (Laguna de Río Seco: ANDERSON *et al.* 2011; Borreguil de la Virgen: JIMÉNEZ-MORENO & ANDERSON 2012; Laguna de la Mula: JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2013), permiten tener información más precisa acerca de la evolución de la vegetación y el clima en los últimos milenios.

Holoceno temprano cálido y húmedo (10500 – 7000 años)

La abundancia de especies forestales (*Pinus*, *Quercus*, *Betula*) y taxones acuáticos (*Botryococcus*, *Pediastrum*) durante el Holoceno temprano en Sierra Nevada, indican las condiciones más cálidas y húmedas de las registradas durante los últimos 12000 años en esta región. Abundan los estudios, tanto regionales (PONS & REILLE 1989, BURJACHS *et al.* 1997, FLETCHER & SÁNCHEZ GOÑI 2008) como globales, que muestran un Holoceno temprano húmedo y cálido (JALUT *et al.* 2009, BRAYSHAW *et al.* 2011). Un Holoceno temprano de fuerte estacionalidad / continentalidad, con veranos muy cálidos, sería consecuencia del máximo de insolación en verano que se alcanza en este momento. El máximo de humedad podría venir asociado al aumento del contraste de temperatura tierra / mar en la región mediterránea, lo que favorecería también el aumento de precipitaciones (TUENTER *et al.* 2003, MEIJER & TUENTER 2007).

Enfriamiento y aridificación durante el Holoceno medio y tardío (7000 años – actualidad)

En los registros polínicos de Sierra Nevada se observa un proceso progresivo de deforestación y disminución de las especies acuáticas en el depósito sedimentario de los humedales. Esta tendencia, que empieza a partir de alrededor de 7000 años y se intensifica a partir de los 5000 años BP, podría ser explicada por un progresivo enfriamiento climático y, sobre todo, por un aumento en la aridez. Este proceso de desertificación ha sido observado en otros registros polínicos de esta región (p.e., Sierras de Cazorla y Segura-Alcaraz: CARRIÓN 2002, CA-

RRIÓN *et al.* 2001 y 2004; Mar de Alborán: FLETCHER *et al.* 2010), y a partir de muchos otros indicadores paleoclimáticos para toda la región mediterránea (espeleotemas, niveles de lagos, aportes fluviales y eólicos, etc). Este cambio climático (disminución de la temperatura y aumento en la aridez), se asocia habitualmente a las consecuencias producidas por la disminución en la insolación de verano (CACHO *et al.* 2002; RENSSSEN *et al.* 2003).

Variaciones climáticas a escala milenaria

La tendencia hacia un incremento en la aridez está caracterizada en los registros de polen de Sierra Nevada por cambios cíclicos de escala más corta. Se pueden reconocer grandes sequías alrededor de 6500, 5200, 4000-3500 y 1500 años BP. Algunas de estas sequías no son sólo de carácter regional, sino globalmente identificadas (ver resumen en JIMÉNEZ-MORENO & ANDERSON 2012). Un ejemplo, muy bien documentado, es la sequía que caracteriza la época medieval (MORENO *et al.* 2012), claramente registrada en la secuencia del Borreguil de la Caldera (Figura 7) y la Laguna de la Mula (JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2013). Además, entre periodos áridos hay otros relativamente más húmedos, como el observado en el Borreguil de la Caldera, con un máximo en especies arbóreas coincidiendo con el máximo de humedad de la época romana (Figura 7). Estas variaciones climáticas pueden estar relacionadas, entre otros forzamientos, con cambios cíclicos en la frecuencia e intensidad del fenómeno de la Oscilación del Atlántico

Norte (NAO en inglés); los periodos áridos se deberían a fases más largas de NAO + y los periodos más húmedos a fases más intensas de NAO -. Estos últimos producirían un aumento de la precipitación en la región mediterránea, que repercutiría directamente en la disponibilidad hídrica de los lagos y la vegetación del entorno (TROUET *et al.* 2009).

Impacto del hombre en la vegetación: pastoreo y agricultura

Múltiples evidencias muestran que a partir de los 3000 años BP y hasta la actualidad, se intensifica notablemente la actividad del hombre en Sierra Nevada. A partir de este momento se produce un aumento de la frecuencia de incendios en la región (JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2013), son manifiestas las evidencias de pastoreo y de minería (GARCÍA-ALIX *et al.* 2013) y, más recientemente, se registra el cultivo del olivo a gran escala en altitudes más bajas, así como notables procesos de reforestación. La abundancia de tecamebas (Protozoa, Rhizopoda) en el Borreguil de la Caldera durante los últimos *ca.* 300 años, indicaría eutrofización de estos humedales (JIMÉNEZ-MORENO & ANDERSON 2012).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación para este proyecto del Organismo Autónomo Parques Nacionales a través de la subvención 261 / 2011 OAPN

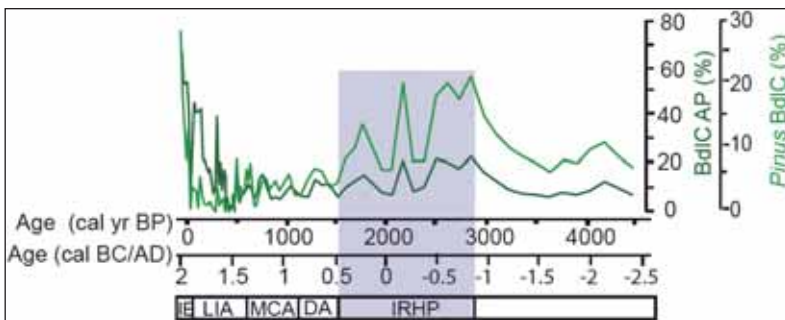


Figura 7. Polen arbóreo (AP) y *Pinus sp.* del sondeo de Borreguil de la Caldera (BdIC). La zona sombreada corresponde al periodo húmedo Ibero-Romano

Figure 7. Arboreal pollen (AP) and *Pinus sp.* from Borreguil de la Caldera (BdIC). Shading corresponds with the Ibero-Roman humid period.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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 (13-14): 1615–1629.
- BLANCO, E. C., COSTA, M. T., MORLA, C. J. & SAINZ, H. 2005. Los bosques Ibéricos. Una Interpretación geobotánica. 4ª Edición. Barcelona: Ed. Planeta.
- BRAYSHAW, D. J., RAMBEAU, C. M. C. & SMITH, S. J. 2011. Changes in Mediterranean climate during the Holocene: insights from global and regional climate modeling. *The Holocene* 21: 15–31.
- BURJACHS, F., GIRALT, S., ROCA, J. R., SERET, G. & JULIÀ, R. 1997. Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. In: Ibáñez, J. J., Valero, B. L., Machado, C. (Eds.), *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Geofoma Editores, Logroño: 379–394.
- CACHO, I., GRIMALT, J. O. & CANALS, M. 2002. Response of the Western Mediterranean Sea to rapid climatic variability during the last 50,000 years: a molecular biomarker approach. *Journal of Marine Systems* 33–34: 253–272.
- CARRIÓN, J. S., FERNÁNDEZ, S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., GIL-ROMERA, G., BADAL, E., CARRIÓN-MARCO, Y., LÓPEZ-MERINO, L., LÓPEZ SÁEZ, L., FIERRO, E. & BURJACHS, F. 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palinology*. 162 (3): 458-475.
- CARRIÓN, J. S. (coord.). 2013. Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno-Cuaternario. Ministerio de Economía y Competitividad, Fundación Séneca, Universidad de Murcia.
- CARRIÓN, J. S., FERNÁNDEZ, S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., LÓPEZ-MERINO, L., PEÑA, L., BURJACHS, F., LÓPEZ-SÁEZ, J. A., GARCÍA-ANTÓN, M., CARRIÓN MARCO, Y., UZQUIANO, P., POSTIGO, J. M., BARRÓN, E., ALLUÉ, E., BADAL, E., DUPRÉ, M., FIERRO, E., MANZANO, S., MUNUERA, M., RUBIALES, J. M., GARCÍA AMORENA, I., JIMÉNEZ MORENO, G., GIL ROMERA, G., LEROY, S., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. S., MONTOYA, E., FLETCHER, W., YLL, E., VIEIRA, M., RODRÍGUEZ-ARIZA, M. O., ANDERSON, S., PEÑALBA, C., GIL GARCÍA, M. J., PÉREZ SANZ, A., ALBERT, R. M., DÍEZ, M. J., MORALES, C., GÓMEZ MANZANEQUE, F., PARRA, I., RUIZ ZAPATA, B., RIERA, S., ZAPATA, L., EJARQUE, A., VEGAS, T., RULL, V., SCOTT, L., ANDRADE, A., PÉREZ DÍAZ, S., ABEL SCHAAD, D., MORENO, E., HERNÁNDEZ-MATEO, L., OCHANDO, J., PÉREZ NAVARRO, M. A., SÁNCHEZ BAENA, J. J., RIQUELME, J. A., IGLESIAS, R., FRANCO, F., CHAÍN, C., FIGUEIRAL, I., GRAU, E., MATOS, M., JIMÉNEZ ESPEJO, F., ARRIBAS, A., GARRIDO, G., FINLAYSON, G., FINLAYSON, C., RUIZ, M., PÉREZ JORDÁ, G. & MIRAS Y. 2015. Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid.
- 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. & LEROY, S. 2010. Iberian floras through time: land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palinology* 162: 227-230.
- FLETCHER, W. J. & SANCHEZ GOÑI, M. F. 2008. Orbital- and sub-orbital-scale climate impacts on vegetation of the western Mediterranean basin over the last 48,000 yr. *Quaternary Research* 70: 451–464.
- FLETCHER, W. J. & SANCHEZ GOÑI, M. F., PEYRON, O. & DORMOY, I. 2010. Abrupt climate changes of the last deglaciation detected in a Western Mediterranean forest record. *Climates of the Past* 6: 245–264.
- FLORSCHÜTZ, F., MENÉNDEZ-AMOR, J. & WIJMSTRA, T. A. 1971. Palinology and a thick Quaternary succession in southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 10: 233-264.

- FUENTES, N., CARRION, J. S., FERNÁNDEZ, S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., NOCETE, F. & LIZCANO, R. 2006. Análisis polínico del yacimiento arqueológico de La Junta (Puebla de Guzmán, Huelva). *Anales de Biología* 28: 73-83.
- GARCÍA-ALIX, A., JIMENEZ-ESPEJO, F. J., LOZANO, J. A., JIMÉNEZ-MORENO, G., MARTINEZ-RUIZ, F., GARCÍA SANJUÁN, L., ARANDA JIMÉNEZ, G., GARCÍA ALFONSO, E., RUIZ-PUERTAS, G. & ANDERSON, R. S. 2013. Anthropogenic impact and lead pollution throughout the Holocene in Southern Iberia. *Science of the Total Environment* 449: 451-460.
- HAGHANI, S., LEROY, S. A. G., KHDIR, S., KABIRI, K., NADERI BENI, A. & KATEK LAHIJANI, H. A. 2015. An early 'Little Ice Age' brackish waterinvasion along the south coast of the Caspian Sea (sediment of Langarud wetland) and its wider impacts on environment and people. *The Holocene* 1-14.
- DE M. HUZSAR, V. L. & CARACO, N. F. 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. 40 (4): 679-696.
- JALUT, G., DEDOUBAT, J. J., FONTUGNE, M. & OTTO, T. 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: climate forcing and human impact. *Quaternary International* 200: 4-18.
- JIMÉNEZ-MORENO, G. & ANDERSON, R. S. 2012. Holocene vegetation and climate change recorded in alpine bog sediments from the Borreguiles de la Virgen, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Research* 77: 44-53.
- 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 (2013): 110-122.
- JIMÉNEZ-MORENO, G., RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A., PÉREZ-ASENSIO, J. N., CARRIÓN, J. S., LÓPEZ-SÁEZ, J. A., VILLARÍAS-ROBLES, J. J. R., CELESTINO-PÉREZ, S., CERRILLO-CUENCA, E., LEÓN, A. & CONTRERAS, C. 2015. Impact of late-Holocene aridification trend, climate variability and geodynamic control on the environment from a coastal area in SW Spain. *The Holocene*, 25(4), 607- 617.
- LÓPEZ ALBACETE I. 2009 *Vegetación del manto eólico de Doñana. 2 Volúmenes. Tesis doctoral. Universidad de Huelva.*
- MAGRI, D. & PARRA, I. 2002. Late Quaternary western Mediterranean pollen records from African winds. *Earth and Planetary Science Letters* 200: 401-408.
- MARTÍNEZ, F. & MONTERO, G. 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of South western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology* 175: 1-18.
- MEIJER, P. T. H. & TUENTER, E. 2007. The effect of precession-induced changes in the Mediterranean freshwater budget on circulation at shallow and intermediate depth. *Journal of Marine Systems* 68: 349-365.
- MENÉNDEZ AMOR, J. & FLORSCHULTZ, F. 1973. Resultados del análisis paleobotánico de una capa de turba en las cercanías de Huelva (Andalucía). *Estudios Geológicos* 20: 183-186.
- MORENO, A., PÉREZ, A., FRIGOLA, J., NIETO-MORENO, V., RODRIGO-GÁMIZ, M., MARTRAT, B., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., MORELLÓN, M., MARTÍN-PUERTAS, C., CORELLA, J. P., BELMONTE, A., SANCHO, C., CACHO, I., HERRERA, G., CANALS, M., GRIMALT, J. O., JIMÉNEZ-ESPEJO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, F., VEGAS-VILLARRÚBIA, T. & VALERO-GARCÉS, B. L. 2012. The Medieval Climate Anomaly in the Iberian Peninsula reconstructed from marine and lake records. *Quaternary Science Reviews* 42: 16-32.
- NESTARES, T. & TORRES, T. 1998. Un nuevo sondeo de investigación paleoambiental del Pleistoceno y Holoceno en la turbera de Padul (Granada, Andalucía). *Geogaceta* 23: 99-102.
- PÉREZ LATORRE, A. V., GALÁN DE MERA, A. & CABEZUDO, B. 1999. Propuesta de aproximación sintaxonómica sobre las comunidades de gimnospermas de la provincia Bética (España). *Acta Botánica Malacitana* 24: 257-262.
- PONS, A. & REILLE, M. 1988. The Holocene- and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 243-263.

- POSTIGO-MIJARRA, J. M., GÓMEZ MANZANEQUE, F., MORLA, C. & ZAZO, C. 2010a. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the lower Guadalquivir Basin (Doñana Natural Park, Southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295: 332-343.
- POSTIGO-MIJARRA, J. M., MORLA, C., BARRÓN, E., MORALES-MOLINO, C. & GARCÍA, S. 2010b. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Paleobotany and Palynology* 162: 416-426.
- REED, J. M., STEVENSON, A. C. & JUGGINS, S. 2001. A multi-proxy record of Holocene climatic change in southwestern Spain: the Laguna de Medina, Cádiz. *The Holocene* 11: 707-719.
- REIMER, P. J., BAILLIE, M. G. L., BARD, E., BAYLISS, A., BECK, J. W., BLACKWELL, P. G., BRONK RAMSEY, C., BUCK, C. E., BURR, G. S., EDWARDS, R. L., FRIEDRICH, M., GROOTES, P. M., GUILDERSON, T. P., HAJDAS, I., HEATON, T. J., HOGG, A. G., HUGHEN, K. A., KAISER, K. F., KROMER, B., MCCORMAC, F. G., MANNING, S. W., REIMER, R. W., RICHARDS, D. A., SOUTHON, J. R., TALAMO, S., TURNEY, C. S. M., VAN DER PLICHT, J., & WEYHENMEYER, C. E. 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 51(4), 1111-1150.
- RENSEN, H., BROVKIN, V., FICHEFET, T. & GOOSSE, H. 2003. Holocene climate instability during the termination of the African Humid Period. *Geophysical Research Letters* 30: 1184
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 2011. Mapa de series, geoserries y geopermaseries de vegetación de España (Memoria del mapa de vegetación potencial de España). *Itinera geobotánica* 18 (Tomos 1 y 2).
- RODRÍGUEZ RAMÍREZ, A. 1998. Geomorfología del Parque Nacional de Doñana y su entorno. Colección Técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente.
- SOUSA, A., GARCÍA MURILLO, P. J., MORALES GONZÁLEZ, J. & GARCÍA BARRÓN, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the coastal lagoons in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66: 1508-1514.
- STEVENSON, A. C. 1984. Studies on the vegetational history of S.W. Spain. III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11: 527-551.
- STEVENSON, A. C. 1985. Studies in the vegetational history of SW Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12: 293-314.
- STEVENSON, A. C. & HARRISON, R. J. 1992. Ancient forests in Spain. A model for land-use and dry forest management in S.W. Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58: 227-247.
- STEVENSON, A. C. & MOORE, P. D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV: Palynological investigations at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15: 339-361 .
- TROUET, V., ESPER, J., GRAHAM, N. E., BAKER, A., SCOURSE, J. D., FRANK, D. C. 2009. Persistent positive north Atlantic oscillation mode dominated the Medieval climate anomaly. *Science* 324: 78-80.
- TUENTER, E., WEBER, S. L., HILGEN, F. J. & LOURENS, L. J. 2003. The response of the African summer monsoon to remote and local forcing due to precession and obliquity. *Global and Planetary Change* 36: 219-235.
- VEGAS-VILARRÚBIA, T., RULL, V., MONTTOYA, E. & SAFONT, E. 2011. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics. *Quaternary Science Reviews* 30: 2361-2388.
- WILLIS, K. J., BAILEY, R. M., BHAGWAT, S. A. & BIRKS, H. J. B. 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 583-591.
- YÁÑEZ, C., RODRÍGUEZ, A. & CARRIÓN, J. S. 2006. Cambios en la vegetación de la franja litoral de las marismas de Doñana durante el Holoceno reciente. *Anales de Biología* 28: 85-94.

YLL, E. I., ZAZO, C., GOY, J. L., PÉREZ-OBÍOL, R., PANTALEÓN-CANO, J., CIVIS, J., DABRIO, C., GÓNZALEZ, A., BORJA, F., SOLER, V., LARIO, J., LUQUE, L., SIERRO, F., GÓNZALEZ-HERNÁNDEZ, F. M., LEZINE, A. M., DENÈFLE, M. & ROURE, J. M. 2003. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. En Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region (Ruiz-Zapata B, ed.) Alcalá de Henares: Publicaciones de la Universidad de Alcalá, pp. 201-213.