

CONDICIONANTES DE LA RESPUESTA VEGETAL AL CAMBIO CLIMÁTICO. UNA PERSPECTIVA PALEOBIOLÓGICA

José S. CARRIÓN

RESUMEN. *Condicionantes de la respuesta vegetal al cambio climático. Una perspectiva paleobiológica.* Este artículo proporciona una revisión de las pautas y procesos de cambio vegetal en relación con el cambio climático, así como sobre la cuestión del equilibrio clima-vegetación y sus condicionantes, desde una perspectiva paleobiológica basada fundamentalmente en secuencias polínicas. En la escala evolutiva, la mayor parte de los eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica se describen adecuadamente como respuestas tipo umbral bióticamente condicionadas. Se constata una gran resistencia a la invasión de las comunidades establecidas, siendo de mayor relevancia la historia biológica de los grupos que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis. El nexo entre la biología evolutiva y la biogeografía lo proporcionan los estudios paleoecológicos a escala orbital. Durante los ciclos climáticos del Cuaternario, hubo dispersión de poblaciones, extinciones locales y desagregación de comunidades. A esta escala, el clima ejerce un control a largo plazo sobre el cortejo florístico disponible, dentro de las limitaciones que impone la historia evolutiva regional. Hay que destacar el carácter no lineal de las respuestas de la vegetación en cada una de las tres frecuencias de control astronómico. Ante los cambios climáticos acaecidos desde la última glaciación, la vegetación ibérica se ha mostrado a menudo inerte durante milenios y a veces reactiva en la escala de centurias o incluso décadas. Las respuestas abruptas pueden condicionarse a factores no climáticos, muy a menudo cambios en el régimen de fuegos. La cuestión del equilibrio es, simplemente, un problema de escala. En este sentido, el control del cambio vegetal se deslizaría sutilmente desde lo climático a lo biótico conforme disminuimos la escala temporal y/o espacial. A la hora de interpretar los cambios en la composición, estructura y distribución de comunidades vegetales, las oscilaciones climáticas abruptas representan accidentes históricos que, eventualmente, pueden llegar a ser más relevantes que las tendencias climáticas a largo plazo.

Palabras clave. Paleoecología, palinología, biogeografía histórica, vegetación, cambio climático, España

ABSTRACT. *Vegetation response to climatic change. A palaeobiological perspective.* This paper reviews the patterns and processes of vegetation change in response to climatic factors, and the question of climate-vegetation equilibrium from a palaeoecological perspective. At an evolutionary temporal scale, processes such as migration, species extinction, and reorganization of the ecological structure are adequately described by biotically-conditioned threshold responses. Established communities exhibit great resistance to invasion, being pre-adaptive traits of higher importance than the direction of climate change in determining the dominant group after each environmental crisis. Palaeoecological studies at the orbital scale provide a link between evolutionary and ecological processes. The Quaternary climate variation induced dispersion of plant populations, local extinctions and disaggregation of plant communities.

Esta investigación ha sido realizada en el marco del Proyecto ARDACHO (BOS2000-0149).

Climate exerted control on long-term species pool within the constraints imposed by regional evolutionary history. Vegetation responses to astronomic forces were characteristically non linear. Iberian plant communities have often behaved inertial to climate changes occurring since the last glacial maximum. Sometimes, however, they have been very sensitive, providing century- to decadal-scale responses. Abrupt vegetation changes may be related with non-climatic factors, principally changes in the fire regime. The question of climate-vegetation equilibrium is a scale problem, where the control of vegetation changes would shift from climatic to biotic controls as the temporal and spatial scales are shortened. While interpreting compositional, structural and distributional changes in plant communities, abrupt climatic changes may represent historical accidents eventually more relevant than long-term climatic trends.

Key words. Palaeoecology, palynology, historical biogeography, vegetation, climatic change, Spain

INTRODUCCIÓN

Uno de los paradigmas que han alcanzado mayor envergadura en la literatura geobiológica del último siglo se vertebra en torno a la premisa de que la vegetación está en equilibrio con el clima (Webb, 1986). Sin duda, nuestra concepción de la dinámica de los procesos naturales no ha sido nunca ajena a la idea de un equilibrio latente, pero resulta curioso que mientras la definición de los componentes de esa premisa ha sufrido numerosos cambios, la resistencia a la penetración de otras corrientes interpretativas haya sido tan extraordinaria. Específicamente, ésta subyace a los conceptos de clímax y vegetación potencial, a buena parte de los fundamentos de la sistemática de suelos y a una amplia cohorte de proyectos e iniciativas relacionadas con la reconstrucción y simulación de cambios climáticos (Eddy, 1992; Carrión, 1998). Este artículo pretende revisar la cuestión de la respuesta vegetal al cambio climático desde la perspectiva de la evidencia fósil, mayoritariamente en forma de secuencias polínicas, las cuales representan nuestra fuente de información más valiosa a la hora de constatar que la distribución y abundancia de las especies vegetales han estado cambiando constantemente.

La cuestión de si la vegetación está en equilibrio con el clima ha suscitado intensas polémicas en paleoecología (Ritchie, 1986), básicamente porque requiere un cúmulo de

supuestos y admite demasiadas respuestas. Por encima de todo, se trata de un problema de escala, tanto temporal como espacial. Definida la escala, asumir una situación de equilibrio significa ser capaz de demostrar que, tras cada cambio climático, la vegetación ha respondido con la rapidez suficiente como para adelantarse a la siguiente oscilación climática. En teoría, si el desfase en la respuesta vegetal es comparable o superior al período de oscilación climática, podríamos sostener que la vegetación no está en equilibrio con el clima en el marco geográfico-temporal considerado. En este punto, surgen tres problemas esenciales. En primer lugar, el cambio climático es un proceso extraordinariamente complejo: las variables climáticas cambian continuamente y, además, pueden no hacerlo de forma simultánea (Bradley, 1999). La implicación es que hay un nivel de incertidumbre inherente a la naturaleza del cambio, con independencia de los parámetros climáticos utilizados o de la resolución de la estimación de su rango temporal (tab. 1). En segundo lugar, la dinámica vegetal es, a su vez, polifacética e insuficientemente comprendida; de hecho, incluye respuestas a factores no climáticos (Bennett & Willis, 1995). Es igualmente crucial la discriminación entre respuesta individual, poblacional o de comunidades. Sabemos que las plantas responden al clima por ajustes en los procesos de crecimiento y las tasas de reproducción, que las poblaciones vegetales lo

Archivo	Intervalo mínimo de muestreo	Rango temporal	Parámetros
Registros históricos	día/año	10 ³	T, P, B, V, M, L, S
Anillos de crecimiento	año/estación	10 ⁴	T, P, B, V, M, S
Sedimentos lacustres	1-20 años	10 ⁴ -10 ⁶	T, B, M, P, V, C _w
Corales	1 año	10 ⁴	C _w , L, T, P
Testigos hielo	1 año	5 x 10 ⁵	T, P, Ca, B, V, M, S
Polen	20 años	10 ⁵	T, P, B
Espeleotemas	100 años	5 x 10 ⁵	C _w , T, P
Paleosuelos	100 años	10 ⁶	T, P, B
Loess	100 años	10 ⁶	P, B, M
Rasgos geomorfológicos	100 años	10 ⁶	T, P, V, L, P
Sedimentos marinos	(100)- 500 años	10 ⁷	T, C _w , B, M, L, P

Tabla 1. Características de las fuentes de evidencia paleoclimática (Bradley, 1999). T= temperatura; P= precipitación, humedad o balance hídrico; C= composición química del aire (C_a) o del agua (C_w); B= biomasa; V= erupciones volcánicas; M= variaciones en el campo magnético; L= nivel del mar; S= actividad solar.

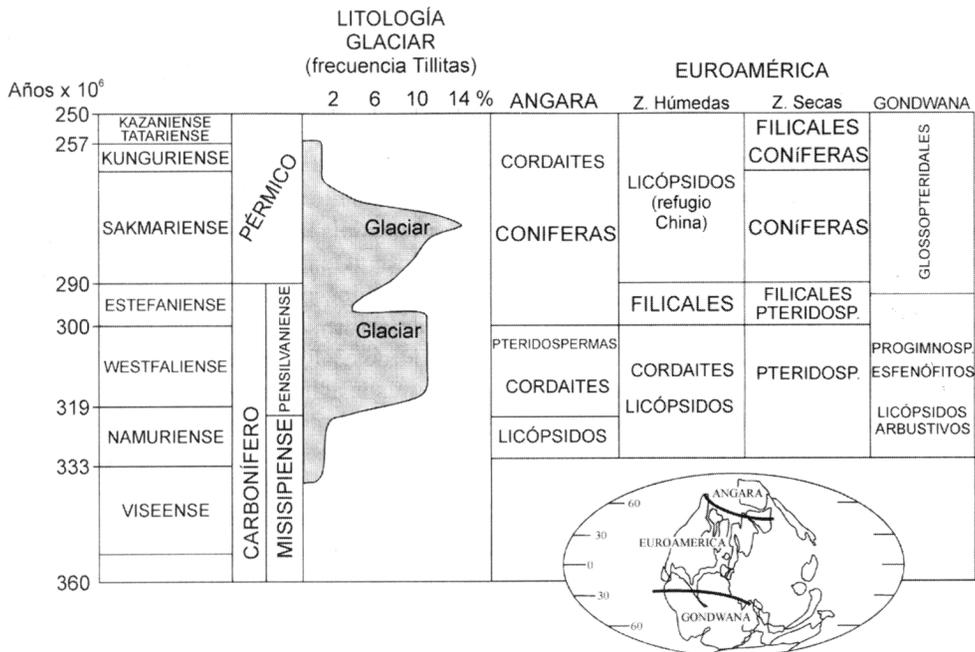


Figura 1. Relaciones entre los procesos de glaciación/ recalentamiento global y los cambios en la vegetación del Paleozoico Superior. Modificado de Gastaldo *et al.* (1996). Los límites entre las biofasas tienen lugar entre uno y diez mil años, mientras que la mayor parte de las etapas cubren varios millones de años. Obsérvese la falta de coherencia estratigráfica en los tiempos de respuesta vegetal a nivel de los diferentes subcontinentes.

hacen por cambios en su abundancia, composición genética y distribución geográfica, y que las comunidades responden sobre todo mediante cambios en su estructura y composición florística (Prentice, 1986). Finalmente, los datos polínicos, la evidencia más consistente de cambio vegetal, no dejan de proporcionar un registro fragmentario (Wright *et al.*, 1993). Esto significa que hay regiones y períodos en los que el problema es sencillamente inabordable.

La paleoecología, como toda disciplina de carácter histórico, se mueve en un terreno que no se deja abordar por la experimentación. No podemos contrastar las hipótesis, de carácter necesariamente retródictivo, más que de forma deductiva, apoyándonos en la correlación de fuentes de información tan dispares como el registro biótico o geoquímico incorporado a una roca sedimentaria y la documentación historiográfica (tab. 1). La rutina paleoecológica, a diferencia de lo que ocurre en la reconstrucción filogenética, no persigue hipótesis "parsimoniosas". Basta con que las tafocenosis muestren rasgos concordantes con el bagaje de conocimientos actuales sobre climatología y ecología de poblaciones y comunidades (principio del uniformismo).

Respuestas en la escala de los procesos evolutivos

Con anterioridad al Cuaternario, el Paleozoico final ofrece la mejor oportunidad para estudiar la respuesta de la vegetación terrestre a fluctuaciones climáticas de tipo glaciario-interglaciario. Los depósitos de origen lacustre, fluvial y deltaico proporcionan una resolución estratigráfica más que aceptable para este período, durante el cual tuvo lugar el declive de magníficas formaciones forestales de licópsidos y esfenófitos, con su reemplazamiento por bosques de plantas con semillas (Burnham, 1993). A lo largo de unos 75 millones de años, en concreto durante el Westfaliense y el Sakmariense, hay evidencias

litológicas (principalmente tillitas) de dos glaciaciones globales que, como durante el Cuaternario, coincidieron con fases áridas en algunos territorios tropicales (Crowley, 1994) (fig. 1). El comienzo del Carbonífero se caracteriza por una radiación importante de plantas vasculares, incluyendo licópsidos, esfenófitos, helechos, pteridospermas y cordaitales. A finales del Carbonífero se constata una notable segregación de nichos ecológicos, de modo que los licópsidos rizomórficos ocupan principalmente las zonas pantanosas, los helechos arborescentes la mayor parte de los ecosistemas sometidos a algún tipo de perturbación extrínseca, las pteridospermas y los cordaitales los suelos bien drenados y los biotopos más áridos, y los esfenófitos una amplia gama de ambientes de transición. A finales del Pérmico, dicha compartimentación de nichos había dado paso a un escenario donde los espermatófitos dominaban ya la mayor parte de los hábitats descritos (Niklas *et al.*, 1983; DiMichele & Bateman, 1996).

Las glaciaciones westfaliense y sakmariense provocaron una importante modificación a largo plazo en la composición de las floras paleozoicas a nivel de los tres dominios biogeográficos existentes: Angara, Euroamérica y Gondwana (fig. 1). El significado ecológico del cambio fue idéntico, a pesar de las diferencias florísticas, y supuso promover la dominancia de especies oportunistas o con ciclos vitales similares a los de los espermatófitos actuales. Las glaciaciones representaron situaciones de intensa alteración del contexto físico-químico y parece coherente la expansión de aquellas especies que, precompetitivamente, habían desarrollado estrategias vitales y adaptaciones estructurales para sobrevivir en ambientes edáfica y climáticamente inhóspitos. Sin embargo, hubo importantes diferencias en las trayectorias descritas y en la secuencia de eventos. El paisaje vegetal de Angara se modificó sensiblemente

con el advenimiento de la glaciación westfaliense. Los bosques de licópsidos rizomórficos dieron lugar rápidamente a formaciones abiertas de pteridospermas y cordaitales. La mayor riqueza florística de la flora de Gondwana permitió que el espectro taxonómico de los grupos dominantes no cambiara perceptiblemente durante esta primera fase glaciaria. Las floras tropicales apenas experimentaron variación: los licópsidos (vg. *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Diaphorodendron*) y *Cordaites* siguieron caracterizando el paisaje de Euroamérica en los ecosistemas más húmedos, mientras que diversos órdenes de pteridospermas mantuvieron su dominancia en contexto árido. La glaciación sakmariense provocó la expansión de las coníferas en Angara y en los biotopos áridos de Euroamérica, así como el advenimiento de la flora glosopteridácea de Gondwana, mientras que se mantuvieron algunos enclaves relictos de licópsidos en Euroamérica oriental. En cualquier caso, ni los macrofósiles ni el polen muestran tampoco coherencia bioestratigráfica en su respuesta a esta segunda crisis climática. En cuanto al recalentamiento global que tuvo lugar durante el Estefaniense, la reacción casi inmediata de las floras de Angara y Euroamérica contrasta con la inercia de la flora de Gondwana. De hecho, el declive de los esfenófitos, los licópsidos arbustivos, las pteridospermas y las progimnospermas en este subcontinente se produjo con un desfase de 9 millones de años en relación con la invasión de Angara por las coníferas (fig. 1).

La secuencia vegetal descrita cubre etapas de millones de años. Sin embargo, los episodios de cambio apenas cubren varios miles de años. De hecho, la mayor parte de los eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica que han tenido lugar durante el Carbonífero y el Pérmico como consecuencia de cambios climáticos se describen adecuadamente como

respuestas tipo umbral en las que no siempre es el cambio climático el último factor determinante (DiMichele & Philips, 1995). Parece que algunos tipos de ecosistemas fueron capaces de absorber el estrés que supusieron los cambios climáticos hasta límites insospechados. La respuesta de muchas floras pensilvanienses al advenimiento y la conclusión de fases glaciares estuvo bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión. En otras palabras, las características adaptativas de los grupos fueron tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis. Por ejemplo, en los grupos cuyos taxa tenían ecologías similares, la extinción fue un fenómeno más habitual que en aquellos que ofertaron mayor variabilidad adaptativa. Finalmente, resulta curioso que la gama de variabilidad morfológica que comprenden las especies dominantes de la vegetación terrestre se haya ido reduciendo desde el Paleozoico (Kenrick & Crane, 1997). De hecho, desde el Cretácico, ésta quedó casi totalmente limitada al proyecto angiospérmico y a un reducido grupo de coníferas que hoy día dominan buena parte de los bosques boreales.

Respuesta a escala orbital

La Tierra está sujeta a cambios climáticos cíclicos debido a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar. Hay tres frecuencias de periodicidad en el cambio: 23.000 años (precesión de los equinoccios), 41.000 años (oscilación del eje) y 100.000 años (excentricidad de la órbita) (Bradley, 1999). La historia glacial del Cuaternario se describe habitualmente a través de cambios en la excentricidad de la órbita e inclinación del eje de rotación, los cuales a su vez han modificado la intensidad y la distribución, tanto latitudinal como estacional, de la radiación solar que incide sobre la Tierra. Para considerar

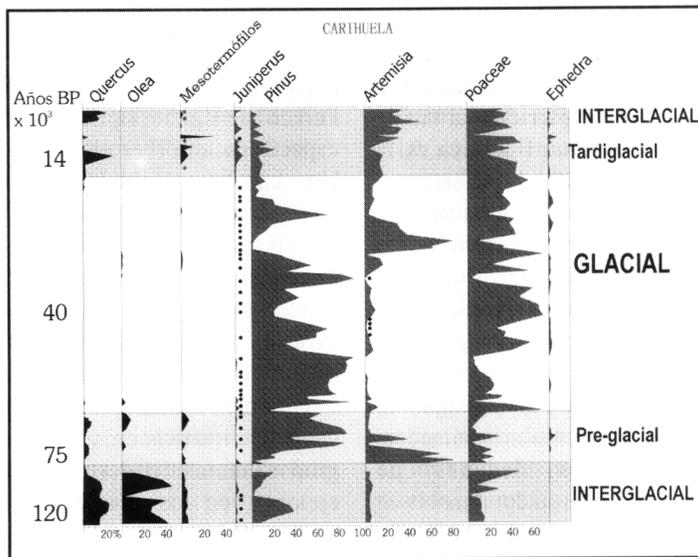


Figura 2. Diagrama polínico sintético de la Cueva de la Carihuela (Granada). La influencia del cambio climático a escala orbital se manifiesta en la alternancia de fases glaciares e interglaciares (basado en Carrión *et al.* 1998).

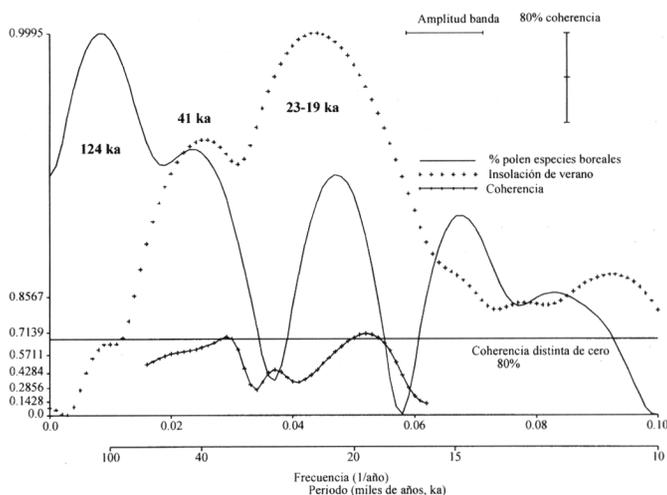


Figura 3. Interpretación paleoclimática de la secuencia del cráter de Pula maar, del Plioceno final de Hungría central (Willis *et al.*, 1999). Comparación entre los espectros polínicos de elementos boreales (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Alnus* y *Betula*) con estimaciones de la insolación estival correspondientes a Julio, 47°N para el período 2,7-3,3 millones de años BP, de acuerdo con Laskar *et al.* (1993). Los datos polínicos resultan de la interpolación a intervalos de 3000 años y su subsecuente transformación logarítmica ($\log(x+1)$). Las densidades espectrales (varianza/frecuencia) se han normalizado y representado en escalas logarítmicas. Obsérvese como los dos registros son coherentes en las periodidades de 19-23.000 años y 41.000 años, a pesar de que la variación polínica es más acentuada en la periodicidad orbital de los 124.000 años.

la respuesta vegetal a estos cambios, hemos de tener en cuenta que los tiempos de supervivencia de los organismos vegetales están muy por debajo de aquellos en los que se miden los fenómenos orbitales. En términos prácticos, ello significa que las plantas individuales no estarían preparadas para tolerar la variación climática y que, por lo tanto, es previsible que la misma tenga un enorme impacto sobre individuos y poblaciones. No es de extrañar que la variación orbital haya provocado importantes cambios en la distribución de especies vegetales durante el Cuaternario, incluyendo extinciones a nivel regional. En el continente europeo, las últimas glaciaciones ocasionaron migraciones importantes, la retracción de zonas de vegetación y el acantonamiento de las especies forestales en zonas de refugio.

Los diagramas polínicos del norte de Europa apenas muestran elementos arbustivos durante los estadios cuaternarios, mientras éstos aparecen y desaparecen en las palinozonas coetáneas de los territorios del sur de Europa (Bennett *et al.*, 1991). El diagrama de Carihuela, en Granada, puede ilustrar la influencia de la excentricidad de la órbita sobre la vegetación de una zona continental a una altitud aproximada de 1000 m sobre el nivel del mar: predominio de *Pinus*, *Artemisia*, gramíneas y *Ephedra* durante los pleniglaciares y desarrollo de *Quercus*, *Olea*, caducifolios y elementos del bosque esclerófilo mediterráneo durante las fases de mejoría termopluviométrica (fig. 2) (Carión *et al.*, 1998). Algunos registros peninsulares, situados en el contexto litoral o intramontano, muestran la presencia continua de elementos meso-termófilos y suponen evidencias incuestionables de refugio local (Burjachs & Julià, 1994; Carión *et al.*, 1995; Pantaleón-Cano, 1997).

En contraste con los tiempos de pervivencia individual, la duración temporal media de las especies supera con creces a la del cambio orbital y cabe preguntarse si la

alternancia de fases glaciares e interglaciares ha provocado cambios microevolutivos, además de los puramente biogeográficos o si, eventualmente, ha intervenido en la aparición de nuevas especies por aislamiento geográfico. Estudios sobre ritmitas del Pérmico y buena parte del Mesozoico han venido a demostrar que el determinismo orbital no es un fenómeno exclusivo del Cuaternario y que la historia precenozoica de la Tierra ha estado caracterizada por una alternancia similar de fases glaciares e interglaciares (Bennett, 1990). En este sentido, la originalidad del Cuaternario resultaría más de diferencias en la resolución estratigráfica y temporal que de rasgos paleoclimáticos particulares, pues parece claro que la ecología y la evolución encuentran en la paleoecología cuaternaria un modelo extrapolable que hace los efectos de mediador para los procesos de ambas disciplinas (fig. 11). Según Bennett (1997), la ecología y la evolución se imbricarían a través de cuatro niveles temporales y procesuales. En un primer nivel, habría pequeños cambios acumulativos en el tiempo ecológico. El segundo nivel incluiría la aparición de cambios por disrupción de comunidades (por ejemplo, durante una fase glacial) y su pérdida por reagrupación (por ejemplo, con el advenimiento de los interglaciares). El tercer nivel comprendería fenómenos de especiación en poblaciones aisladas, debido a los cambios duraderos en el segundo nivel. Finalmente, habría pérdidas por extinción de especies, cuya recurrencia se ha estimado, por término medio, en unos 26 millones de años. Se han descrito pautas diferenciales de variación genética poblacional sobre material reciente de un amplio número de especies vegetales y animales (Hewitt, 2000). Dichas pautas aparecen ligadas al aislamiento en refugios glaciares en las penínsulas ibérica, itálica y balcánica (Willis & Whittaker, 2000). El aislamiento habría dejado una impronta sobre la diversidad actual, pero desconocemos si estas diferencias indican

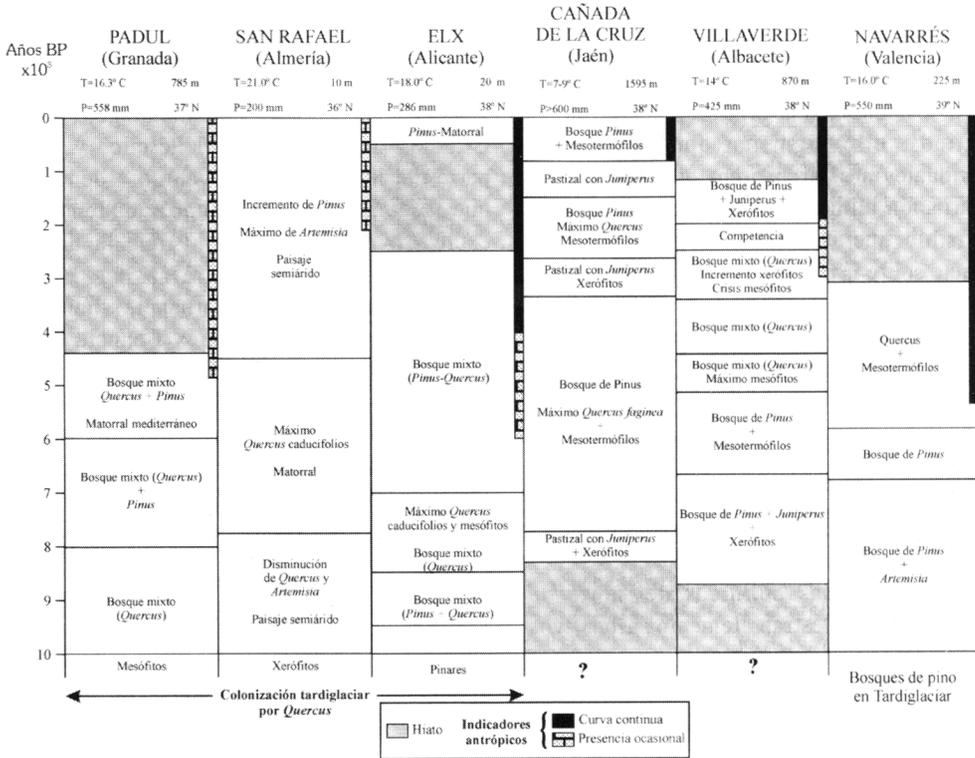


Figura 4. Comparación bioestratigráfica de las secuencias de Padul (Pons & Reille, 1988), San Rafael (Pantaleón-Cano, 1997), Elx (Burjachs *et al.*, 1997), Cañada de la Cruz (Carrión *et al.*, en revisión), Villaverde (Carrión *et al.*, en prensa) y Navarrés (Carrión & van Geel, 1999). Nótese el carácter asincrónico de los máximos de caducifolios, elementos mediterráneos, Pinus e indicadores de acción antrópica.

el comienzo del proceso de especiación (o sea, la conexión entre los niveles 2 y 3 del modelo de Bennett, 1997).

El análisis de la secuencia de Pula Maar, en Hungría (Willis *et al.*, 1999), ha detallado en alta resolución la respuesta de la vegetación terrestre al enfriamiento global que tuvo lugar durante el Plioceno final (fig. 3). La respuesta polínica aparece dirigida efectivamente por cambios orbitales en ciclos de 23.000-19.000 años, 41.000 años y 124.000 años. Dicha respuesta carece, no obstante, de linealidad, porque las variaciones polínicas se acoplan mejor a los ciclos de 23.000-19.000 años y 41.000 años, aún cuando hay evidencias

independientes que demuestran que las variaciones regionales en la insolación durante este período fueron insignificantes (Willis *et al.*, 1999). En otras palabras, los cambios climáticos de menor magnitud provocaron los cambios de vegetación más acentuados.

Polémicas en la interpretación paleoclimática de datos polínicos desde el último glaciario

Hipótesis de control climático de la vegetación

Representando gráficamente los porcentajes relativos de polen a escala regional y continental en intervalos de mil años durante

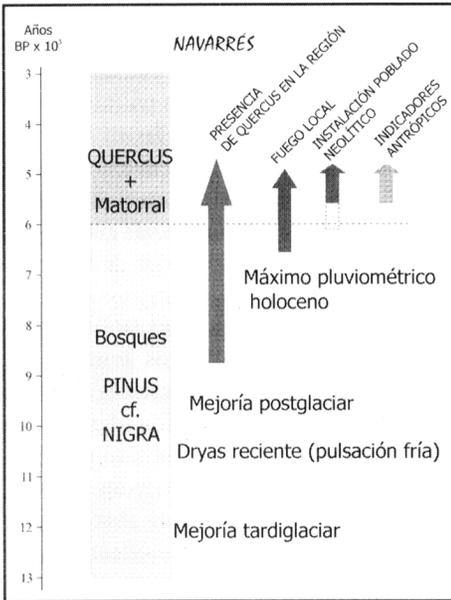


Figura 5. Pautas y procesos inferidos en la secuencia polínica de Navarrés, Valencia (Carrión & van Geel, 1999).

los últimos 20.000 años, se han obtenido pautas de variación en la distribución de especies arbóreas en Norteamérica y el norte de Europa que reflejan supuestamente fenómenos de cambio climático (Wright *et al.*, 1993). En la actualidad, la mayoría de los métodos de reconstrucción paleoclimática basados en datos polínicos asumen formalmente que las pautas de vegetación a escala continental observadas en intervalos de 500 a 1000 años a lo largo del Cuaternario reciente han estado en equilibrio con los cambios climáticos que las provocaron, o sea, que cualquier posible retraso en la respuesta de la vegetación sería despreciable a esta resolución temporal (Guiot *et al.*, 1993; Kutzbach *et al.*, 1998). Sucintamente, los fundamentos conceptuales serían: (a) que la vegetación es un sistema dinámico que responde continuamente a variaciones en sus parámetros causadas directa o indirectamente

por el clima; (b) que la variación climática es compleja, pero se puede analizar en sus componentes, cuyas frecuencias se relacionan con cambios vegetales; (c) que si hablamos de parámetros climáticos que cambian con lentitud, el modelo del equilibrio representa una aproximación aceptable; y (4) que si una unidad de vegetación está en equilibrio con un clima dado y el clima cambia, la vegetación se ajustará al nuevo clima a través de una sucesión hacia el nuevo equilibrio. Los cambios climáticos producirían así nuevos vectores de sucesión (equilibrio metaestable).

El objetivo central es el establecimiento de relaciones empíricas entre observaciones y simulaciones derivadas de modelos de circulación atmosférica. Ello se hace a través de técnicas inversas o directas. En el primer caso, los datos geológicos y biológicos se transforman en climáticos o bioclimáticos, y luego se comparan con los parámetros inferidos a través de funciones de transferencia, respuestas de superficie o mediante el método de los análogos (Kohfeld & Harrison, 2000). En las técnicas directas, los modelos se usan para predecir la respuesta de indicadores paleoambientales (vegetación, hidrología, polvo) al clima simulado. La respuesta predicha puede ser entonces comparada con las "paleobservaciones". Un ejemplo es el conocido modelo BIOME (Prentice & Webb, 1998) que simula la distribución de los biomas en función de temperaturas y precipitaciones. Con un nivel discriminante mejorado, ha surgido el proyecto CiMBIO (*Circum-Mediterranean Biomes initiative*), consorcio internacional formado por ecólogos, paleoecólogos, paleoclimatólogos y analistas de simulación informática, cuyo objetivo es comprender los cambios de vegetación del Cuaternario reciente en la cuenca mediterránea a la luz de las relaciones con el clima.

Aparte de los aspectos que comentaremos a continuación, hemos de resaltar que la aplicación de funciones de transferencia a los

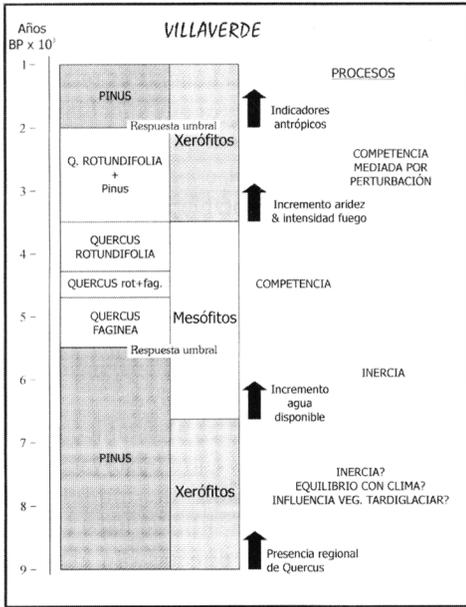


Figura 6. Pautas y procesos inferidos en la secuencia polínica de Villaverde, Albacete (Carrión *et al.* en prensa).

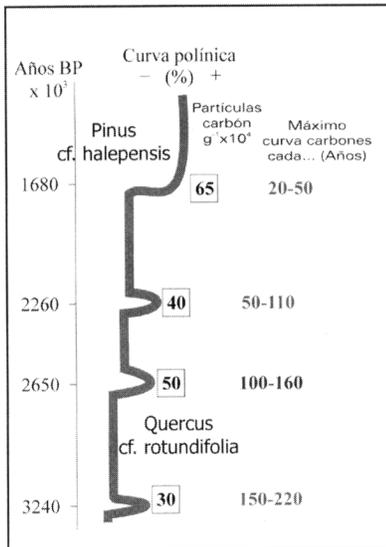


Figura 7. Relaciones entre *Pinus* y *Quercus* e incidencia del fuego en la secuencia de Villaverde (Albacete) para el intervalo aproximado de 3500-1000 años BP (Carrión *et al.*, en prensa).

datos polínicos resulta sólo de utilidad en regiones donde existe un bagaje palinológico importante y, por ello, se dispone de un buen número de estaciones de lluvia polínica. De lo contrario, los sesgos del registro polínico (especialmente la infrarrepresentación de taxa entomófilos y aquellos derivados de particularidades tafonómicas) pueden representar limitaciones difíciles de superar.

Importancia de los mecanismos de dispersión

Los diagramas polínicos muestran a menudo la existencia de importantes desfases entre el clima y la vegetación durante las primeras fases de colonización tardiglacial y postglacial. En un elegante estudio sobre la expansión postglacial de *Fagus grandifolia* y *Tsuga canadensis* en la región norteamericana de los Grandes Lagos, Davis *et al.* (1986) mostraron que estas dos especies habían estado ausentes durante varios miles de años de zonas donde el clima y el suelo les habrían resultado favorables mucho antes. Estos hechos podrían llevar a la idea de que, al menos durante estos primeros milenios, habrían existido numerosas situaciones de “desequilibrio”. Davis *et al.* (1986) cuestionaron así las reconstrucciones paleoclimáticas que asumían condiciones de equilibrio entre la distribución vegetal y el clima.

Es innegable la existencia de factores que aceleran, detienen, retrasan o modifican la respuesta vegetal al cambio climático, en este caso la velocidad de migración y la posición de los refugios glaciares. En otros, intervienen la diversidad topográfica y edáfica, diversos factores antropogénicos como las talas, los incendios provocados y el pastoreo, las características del ciclo biológico o la histéresis (Ritchie, 1986; Bennett & Willis, 1995). Lo que la mayor parte de las hipótesis de control climático de la vegetación sostienen es que, definida la escala espacial y temporal, una aproximación de equilibrio dinámico es aceptable porque los desfases, una vez

calibrados cronológicamente, pueden ser imbricados en el salto temporal del “paleomuestreo”. Una premisa coherente que resulta coherente, siempre que la vegetación responda linealmente al clima en la escala de milenios, cosa que a veces no ocurre, como hemos comentado anteriormente.

Otro fenómeno emergente en los palinogramas que cubren esta escala temporal es su incongruencia con los modelos que predicen el desarrollo y la expansión de las poblaciones vegetales como respuesta al cambio astronómico. Durante la deglaciación, las poblaciones arbóreas se desplazaron mucho más rápidamente de lo que predicen dichos modelos (Bennett, 1998), lo cual implica que el transporte accidental a larga distancia debe haber sido más relevante que el que resulta del potencial adaptativo. En otras palabras, los procesos accidentales (huracanes, dispersión por pájaros y grandes mamíferos) superan en eficacia dispersiva a los valores medios de dispersión calculados en experimentos de campo. El ejemplo más dramático viene del bosque templado, donde buena parte de las especies adaptadas a la dispersión por el viento migraron con una rapidez inusitada debido a la dispersión por pájaros (Wilkinson, 1997). No deja de resultar una paradoja en estas situaciones que los extremos del modelo de dispersión tengan más importancia que los valores medios. En un contexto en el que se evalúa la respuesta vegetal al cambio climático, la intervención de factores accidentales introduce un marcado componente de contingencia que, metafóricamente, homologa la historia de la vegetación con el sentido del cambio evolutivo.

El caso del sureste ibérico: influencia de factores no climáticos

Por su carácter de ecotono bioclimático, diversidad fisiográfica e historia biológica compleja, el sureste de España proporciona un contexto excelente para discutir hipótesis

paleoecológicas. Hasta hace poco tiempo carecíamos de información crítica sobre la historia de la vegetación en la zona, pero durante los últimos años se ha producido una proliferación de publicaciones, incluyendo diagramas polínicos y otras bioestratigrafías para el Cuaternario reciente. La secuencia de Padul (Pons & Reille, 1988) ya no es la única referencia válida para estimar las relaciones entre el clima y la vegetación durante este período. Muy al contrario, mientras el comportamiento de las curvas polínicas en Padul coincide a grandes rasgos con el de las largas secuencias de la Europa atlántica meridional (Huntley, 1990), la mayor parte de los diagramas procedentes del sureste ibérico muestran pautas bien diferentes (Carrión *et al.*, 2000). Lo más característico de estos registros es que las inferencias paleoclimáticas que derivan de los datos polínicos son globalmente inconsistentes con los rasgos bioclimáticos actuales y su correlación resulta impracticable (fig. 4). Resulta llamativa, por ejemplo, la falta de correlación en las fases de máximo desarrollo de los bosques de caducifolios entre Padul (Pons & Reille, 1988), San Rafael, Antas y Roquetas de Mar (Pantaleón-Cano, 1997), Elx y Salines (Burjachs *et al.*, 1997), Cañada de la Cruz (Carrión *et al.*, enviado), Villaverde (Carrión *et al.*, en prensa) y Navarrés (Carrión & van Geel, 1999). La misma falta de correlación es aparente entre los Pirineos (Pérez-Obiol & Julià, 1994), la costa mediterránea septentrional (Yll & Pérez-Obiol, 1992; Riera, 1993) y las posiciones más atlánticas o mediterráneo continentales (Peñalba *et al.* 1997; Sánchez-Goñi & Hannon, 1999; Ramil-Rego *et al.*, 1998; Valero-Garcés *et al.*, 2000).

La importancia de la inercia de los bosques que se instalaron durante la última glaciación resulta muy aparente en la secuencia de la Canal de Navarrés, Valencia (fig. 5) (Carrión & van Geel, 1999). En amplios sectores del sistema ibérico meridional, *Pinus nigra* perduró

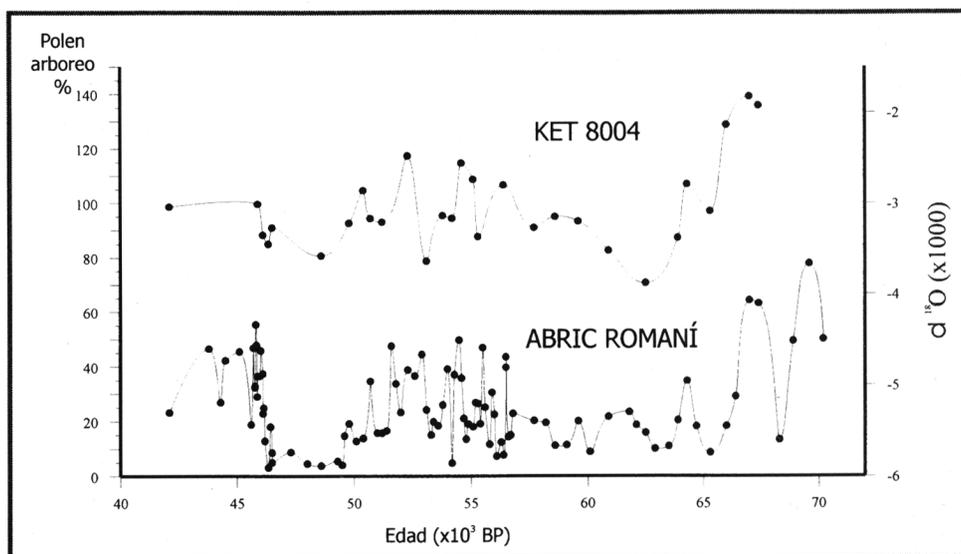


Figura 8. Comparación entre las frecuencias polínicas de especies arbóreas en Abric Romaní (Barcelona) y la curva isotópica KET 8004 (Burjachs & Julià, 1994).

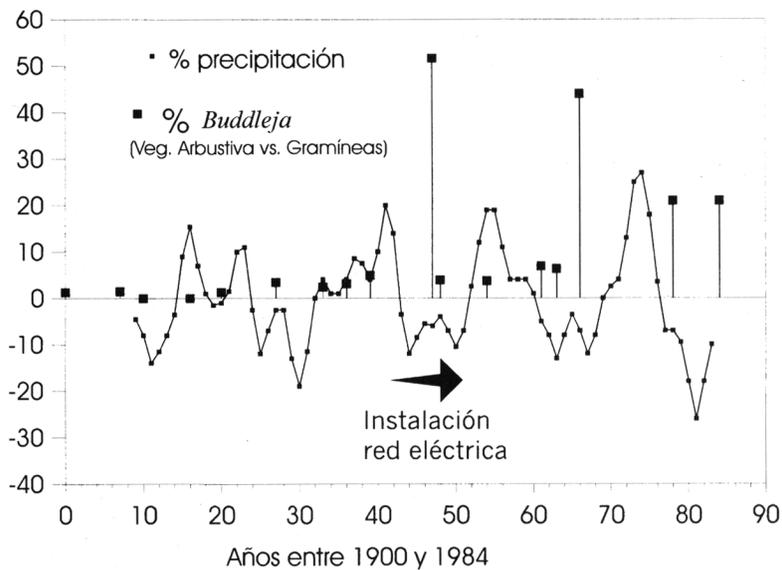


Figura 9. Comparación entre las frecuencias polínicas de *Buddleja* (representativas de la vegetación arbustiva) y Poaceae en la secuencia de Rooiberg II, Sudáfrica Central (Carrión *et al.*, 1999).

hasta hace aproximadamente unos 6000 años. Ni las mejorías climáticas tardiglaciaria y postglaciaria, ni el máximo pluviométrico del Holoceno, ni la pulsación fría del Dryas reciente, alteraron la composición del bosque original. Si la causa de la permanencia vegetal es la resistencia a la invasión de las comunidades establecidas, habríamos superado el lapso crítico de mil años, a partir del cual los retrasos en la respuesta ya no podrían ser despreciables en la elaboración de mapas paleoclimáticos a partir de curvas isopolínicas (Prentice & Webb, 1998) y nos encontraríamos en una evidente situación de “desequilibrio”. La secuencia de Navarrés muestra también como mientras los bosques locales de pinos habían permanecido inalterados durante milenios, hay un proceso brusco de reemplazamiento por formaciones dominadas por *Quercus* perennifolios en torno a 5900 años BP. Según las estimaciones realizadas (Carrión & van Geel, 1999), el proceso acontece en menos de cien años y como respuesta al incremento en la virulencia del fuego, cuadro que resulta coetáneo con la instalación de un poblado neolítico en las cercanías de la turbera.

La secuencia de la laguna de los Ojos de Villaverde, en el sureste de Albacete, coincide con Navarrés en demostrar la importancia de los factores ecológicos a la hora de modular la respuesta vegetal al cambio climático, la cual tiene lugar en décadas a lo largo de dos episodios críticos de la secuencia (Carrión *et al.*, en prensa). Éstos se corresponden con la instalación de bosques de *Quercus* caducifolios alrededor de 6700 años BP y con la expansión de *Pinus* en tiempos históricos (fig. 6). El reemplazamiento progresivo de *Quercus* cf. *faginea* por *Q.* cf. *rotundifolia* es un proceso lento, donde los fenómenos de competencia interespecífica resultan manifiestos sin que aparezca con claridad la intervención humana. Más bien al contrario, la estratigrafía de los mesófitos y xerófitos sugiere que dicha sustitución fue la consecuencia a largo plazo

de una aridificación global que comenzó hace aproximadamente 4500 años y que viene documentada de forma independiente por otras secuencias polínicas españolas y norteafricanas (Pantaleón-Cano, 1997; Yll *et al.*, 1997; Cheddadi *et al.*, 1998), por la cronología de *badlands* (Wise *et al.*, 1982) y por los registros de variación de niveles lacustres y valores isotópicos de oxígeno en el Sahara, Sahel y África tropical (Gasse, 2000).

Es de lamentar, por otra parte, que la mayor parte de los análisis polínicos no se cotejen con recuentos de partículas carbonosas. En algunos casos se ha podido demostrar que el fuego es un condicionante primordial de la respuesta vegetal, con independencia de que su virulencia y recurrencia estén o no determinadas por el régimen climático. La secuencia de Villaverde, entre aproximadamente 3500 y 1000 años BP, ilustra de forma dramática este fenómeno (fig. 7). Partiendo de una situación inicial en la que *Quercus* cf. *rotundifolia* es el elemento forestal dominante, se producen tres máximos en las frecuencias polínicas de *Pinus* cf. *halepensis* a 3240, 2650 y 2260 años BP. Estos eventos coinciden con incrementos en la recurrencia del fuego, pero suponen en los tres casos una respuesta elástica de la vegetación. Sin embargo, con un máximo estimado cada 20-50 años en la frecuencia de microcarbones, la respuesta es irreversible y tiene lugar un cambio abrupto en la estructura ecológica. Hay que resaltar que estas observaciones paleoecológicas concuerdan con modelos que, basados en datos experimentales, predicen la estructura y composición de las formaciones mediterráneas en respuesta al régimen de fuegos (Pausas, 1999).

Respuestas abruptas y cambios abruptos

Siguiendo la idea de que el clima actual está cambiando muy rápidamente, las investigaciones sobre cambios climáticos abruptos han proliferado durante la última

década (Lamb *et al.*, 1995; Hassan, 1997; Gasse, 2000). Cabe preguntarse a qué velocidad podría haber reaccionado la vegetación a estos cambios climáticos, si es que lo ha hecho de alguna manera. El problema, sin embargo, es que en muchos casos los cambios abruptos de vegetación constituyen la única evidencia de cambio climático rápido. En este sentido se ha afirmado, por ejemplo, que los límites meridionales del bosque boreal de Norteamérica y de Europa variaron abruptamente durante el Tardiglacial como respuesta a eventos climáticos rápidos (centurias) asociados al proceso de deglaciación (Peterson, 2000). En el caso del Dryas reciente, la inconsistencia en la interpretación de muchos indicadores paleoclimáticos (tab. 1) ha llevado a suponer que se trataba de un fenómeno global (Wright *et al.*, 1993), a pesar de que las evidencias en el Hemisferio Sur distan mucho de ser concluyentes (Bennett *et al.*, 2000). Algo similar ha sucedido con las anomalías climáticas comúnmente denominadas “Óptimo Cálido Medieval” y “Pequeña Edad del Hielo” (Bradley, 1999). En otros casos disponemos de datos paleoclimáticos independientes sobre el mismo testigo sedimentario, como curvas de oxígeno isotópico, contenido en materia orgánica, pautas bioestratigráficas de restos de coleópteros, larvas de quironómidos, cladóceros, diatomeas, macrófitos, etc (Birks & Amman, 2000).

Los cambios climáticos abruptos no son exclusivos de las fases de instalación de las condiciones glaciares ni de los episodios de deglaciación. A través del estudio de testigos de hielo bajo los auspicios del Proyecto GRIP (*Greenland Ice Core Project*) se han identificado 24 interestadios dentro del último período glacial, los cuales supusieron incrementos en la temperatura media anual de hasta 7 °C en apenas unas cuantas décadas (Williams *et al.*, 1998). Otros registros sedimentarios de regiones muy distantes de

Groenlandia sugieren que estos interestadios tuvieron un carácter global (Schulz *et al.*, 1998). En la secuencia polínica del Abric Romaní, Barcelona (Burjachs & Julià, 1994), se pueden apreciar algunas de estas oscilaciones abruptas y su contrapartida en la variación del oxígeno isotópico en el contexto mediterráneo (fig. 8). Ya durante el último milenio, se han podido constatar cambios abruptos en la vegetación forestal del sur de Escandinavia, en particular la transformación de bosques de *Fagus* en formaciones dominadas por *Picea* (Bradshaw *et al.*, 2000). Dichos cambios tienen relación evidente con una tendencia climática a largo plazo, pero aparecen condicionados localmente por la acción antrópica.

Pocos registros polínicos posibilitan una resolución temporal interanual, como sucede con la secuencia de Rooiberg, Sudáfrica central (Carrión *et al.*, 1999). Se trata de un depósito estratificado de origen coprolítico producido en un abrigo rocoso por una colonia de *Procyon capensis*, el hiracoideo denominado como damán del Cabo. El potencial analítico de estos depósitos biogénicos se ha establecido con garantías en diversas investigaciones sobre material actual (Scott & Cooremans, 1992). La secuencia polínica de Rooiberg muestra los cambios abruptos que han tenido lugar durante el siglo XX en la vegetación local de un área montañosa de carácter continental (fig. 9). Dichos cambios suponen la alternancia de fases dominadas por gramíneas con episodios de invasión por fanerófitos, principalmente *Buddleja salviifolia*, *Leucosidea sericea*, *Clusia pulchella* y *Maytenus heterophylla*. La correlación inversa entre las frecuencias polínicas de *Buddleja* y Poaceae refleja *grosso modo* la dinámica observada y se puede contrastar con la variación de parámetros climáticos como el índice pluviométrico de Tyson (1986), aplicable al sur del continente africano. Esta representación permite observar un control climático inmediato de las expansiones de arbustos durante la segunda

mitad del siglo. Las primeras centurias, sin embargo, no muestran relación aparente entre la variación pluviométrica y las frecuencias de especies leñosas, probablemente debido a que la influencia humana en forma de talas fue mayor durante este período, debido a la necesidad de combustible vegetal en ausencia de una infraestructura eléctrica en los pueblos adyacentes.

Para que un registro polínico sea capaz de registrar respuestas inmediatas al cambio climático, es preciso que las especies implicadas se encuentren dentro del área de captación polínica durante la mayor parte de la secuencia. Esto evita el retraso que implican las pautas migratorias a larga distancia. Este sería el caso de Roosberg, donde el área de captación para una buena parte del contingente polínico no excede de los 1000 m² (Carrión *et al.*, 1999). Obviamente, los depósitos deben presentar características estratigráficas que permitan la investigación a resolución temporal muy alta -es decir, años o décadas. La mayor parte de los diagramas polínicos en la Península Ibérica muestran cambios graduales o pautas de vegetación relativamente estables durante el Holoceno (Carrión *et al.*, 2000). La secuencia de la Cañada de la Cruz, en el límite forestal de la Sierra de Segura (Jaén) es la única secuencia peninsular donde se ha podido demostrar la existencia reiterada de variaciones abruptas en las curvas polínicas del Holoceno sin que éstas puedan ser asociadas con hiatos sedimentarios (Carrión *et al.* en revisión) (fig. 10). Resulta significativa la correlación entre las variaciones de Poaceae, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Juniperus* y *Ephedra nebrodensis*, la cual sugiere condiciones frías y áridas para las fases en las que estos taxa se incrementan (es decir, entre 8320-7770, 3350-2630 y 1525-790 años BP, respectivamente). Cuando estos tipos polínicos descienden, se produce el aumento concomitante de *Quercus*, *Pinus pinaster*, *Fraxinus*, *Acer*, *Erica arborea*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Arbutus*, *Ulmus*, *Pistacia*, *Cistus*,

Phillyrea, *Ephedra fragilis* y *Olea*, lo cual sugiere condiciones climáticas más favorables. En la misma secuencia, hay evidencias paleolimnológicas que apoyan esta hipótesis. Las fases frías estarían caracterizadas por *Closterium* y el Tipo esporal 128 (Carrión & van Geel, 1999), es decir, indican un contexto lacustre oligomesotrófico, con temperaturas bajas y veranos cortos, además de cierta denudación marginal. Las fases cálidas vienen caracterizadas por zigósporas y aplanósporas de Zygnemataceae, diversos tipos de esporas de hongos saprófitos y polen de *Polygonum* indicadores de una mayor eutrofización y colonización temporal del lago, dentro de un ambiente forestal y con menor erosión en la cuenca sedimentaria. Una mayor abundancia de *Polygonum* estaría también en consonancia con un alargamiento del período estival.

La cronología de la secuencia de la Cañada de la Cruz sugiere que los cambios descritos de vegetación pueden ocurrir en centurias o incluso décadas, como consecuencia de cambios climáticos (fig. 10). Como quiera que los límites altitudinales para las especies arbóreas en alta montaña están controlados por las temperaturas de primavera e invierno (Peterson, 1998), la hipótesis de control climático presenta un fuerte valor explicativo en el caso de la Cañada de la Cruz. Además, como la laguna se sitúa en el ecotono forestal, no es preciso suponer cambios climáticos pronunciados para explicar las variaciones que se observan en la vegetación local. Estos cambios habrían inducido también desplazamientos altitudinales de los pisos de vegetación y, así, las fases de pinar en el oromediterráneo coincidirían con las expansiones de bosques de robles y encinas en los pisos supra y mesomediterráneo. Queda abierta la posibilidad de que los cambios bruscos en las frecuencias polínicas se deban a variaciones de la vegetación local, determinadas en último lugar por la acción del pastoreo. La presión ganadera en alta montaña

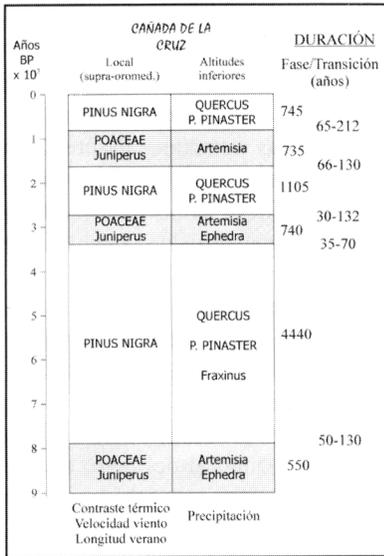


Figura 10. Pautas de cambio vegetal en la secuencia polínica de la Cañada de la Cruz, Sierra de Segura, Jaén (Carrión *et al.*, en revisión). Tiempos de duración de las etapas y transiciones en el registro polínico.

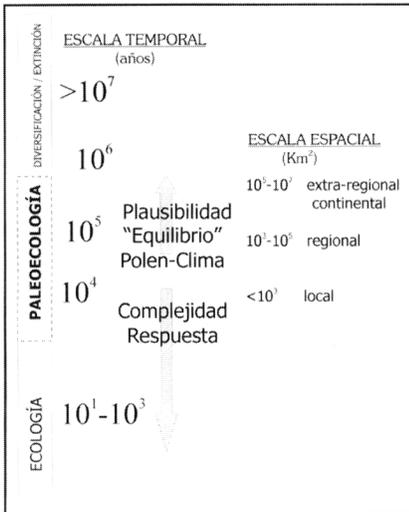


Figura 11. La paleoecología establece un nexo conceptual entre la ecología y las ciencias evolutivas. La plausibilidad de los modelos basados en el paradigma del equilibrio entre el clima y la vegetación dependen de la escala temporal y espacial considerada.

no tiene por qué proporcionar indicadores polínicos, aparte de la extensión de las comunidades herbáceas a expensas del bosque original (ramoneo de retoños de árboles o deforestación provocada para la obtención de pastos).

Reflexión final

Las secuencias de Navarrés y Villaverde contienen elementos suficientes para cuestionar si las metodologías de reconstrucción paleoclimática basadas en datos polínicos y diseñadas en latitudes templadas tendrán algún día éxito en el contexto mediterráneo. El norte de Europa quedó despoblado de vegetación arbórea durante la última glaciación y los procesos subsecuentes de expansión de poblaciones dependieron enormemente de las características fisiográficas de cada territorio y del potencial de dispersión de las especies (Birks, 1986; Bennett, 1998). En el sur de Europa, sin embargo, las poblaciones permanecieron relativamente estacionarias y la deglaciación produjo más bien un incremento de la complejidad en las relaciones interespecíficas de competencia y, quizá, el reagrupamiento de poblaciones que habían interrumpido su flujo genético durante el último máximo glacial (Hewitt, 2000). En este contexto, los factores bióticos y el estado inicial del sistema podrían haber tenido más relevancia que los propios condicionantes climáticos o del sustrato.

En el estado actual de conocimientos sobre la dinámica del clima, los modelos paleoecológicos basados en el paradigma del equilibrio entre el clima y la vegetación son difíciles de evaluar. Claramente, necesitamos evidencias independientes de cambio climático y una cronología más precisa, incluso para las secuencias disponibles. Mientras tanto, podemos aproximarnos a la cuestión intentando mejorar la definición de la escala de las

observaciones. Las interpretaciones de las pautas de variación polínica como evidencia de diferentes tolerancias climáticas o como reflejo de diferentes estrategias de dispersión y competencia, no tienen por qué ser mutuamente incompatibles. En cierto sentido, el control del cambio vegetal se deslizaría sutilmente desde lo climático a lo biótico conforme disminuimos la escala temporal y/o espacial (fig. 11).

En el marco del Cuaternario, el clima ejerce un control a largo plazo sobre el cortejo florístico disponible, dentro de las limitaciones que impone la historia evolutiva regional y continental. Resulta mucho más difícil de demostrar que el clima sea, como se ha asumido demasiado a menudo, el determinante primordial de los cambios de vegetación observados en la escala de milenios y, por lo tanto, merece la pena cuestionarse el interés de la elaboración de mapas de paleovegetación ilustrando la variación de parámetros climáticos sobre la base exclusiva de series palinoestratigráficas. Las propias secuencias polínicas proporcionan elementos de apoyo suficientes para sostener que los desfases en la respuesta de la vegetación al clima, como consecuencia de condicionantes bióticos, pueden superar el lapso crítico de mil años. Curiosamente, las respuestas de la vegetación pueden producirse en centurias y décadas como reacciones de tipo umbral a la intervención de factores no climáticos.

Cabe finalmente mencionar que algunos de los cambios abruptos observados en secuencias como Villaverde o la Cañada de la Cruz coinciden con cambios climáticos abruptos de carácter supuestamente global. En concreto, los cambios a 7700 y 3700 años BP concuerdan con variaciones hidrológicas en sistemas lacustres de África y Asia (Gasse, 2000) y con oscilaciones de indicadores geoquímicos en espeleotemas del norte de Europa (Lauritzen, 1996). A la hora de interpretar los cambios en la composición,

estructura y distribución de las comunidades vegetales, quizá las oscilaciones climáticas abruptas, como la alteración por el fuego, el pastoreo, las plagas o la llegada de un nuevo competidor, representen contingencias o accidentes históricos, que eventualmente pueden llegar a ser más relevantes que las tendencias climáticas a largo plazo.

AGRADECIMIENTOS. Kathy Willis cedió el fichero correspondiente a la figura 3 y Quico Burjachs el de la figura 8. Juan Guerra revisó un primer esbozo del artículo. Agradecemos igualmente la colaboración de Cristina Navarro y Manuel Munuera en el trabajo gráfico.

REFERENCIAS

- BENNETT, K.D. & K.J. WILLIS -1995- The role of ecological factors in controlling vegetation dynamics on long temporal scales. *Giorn. Bot. Ital.* 129: 243-254.
- BENNETT, K.D. -1990- Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology* 16: 11-21.
- BENNETT, K.D. -1997- *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENNETT, K.D. -1998- The power of movement in plants. *Tree* 13: 339-340.
- BENNETT, K.D., S.G. HABERLE & S.H. LUMLEY -2000- The last glacial-Holocene transition in southern Chile. *Science* 290: 325-328.
- BENNETT, K.D., P.C. TZEDAKIS & K.J. WILLIS -1991- Quaternary refugia of north European trees. *J. Biogeogr.* 18: 103-15.
- BIRKS, H.H. & B. AMMANN -2000- Two terrestrial records of rapid climatic change during the glacial-Holocene transition (14,000-9,000 calendar years B.P.) from Europe. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 97: 1390-1394.
- BIRKS, H.J.B. -1986- Late Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. In: B.E. Berglund (ed) *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*, pp. 3-65. Wiley, Chichester.

- BRADLEY, R. S. -1999- *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. International Geophysics Series, Vol. 64. Academic Press, San Diego.
- BRADSHAW, R., M. LINDBLADH, B.H. HOLMQVIST, & S. COWLING -2000- Shift from deciduous to coniferous forest in Southern Scandinavia driven by climate change and land-use interactions. *Pages Newsletter* 8: 29-32.
- BURJACHS, F. & R. JULIÀ -1994- Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quat. Res.* 42: 308-315.
- BURJACHS, F., S. GIRALT, J.R. ROCA, G. SERET & R. JULIÀ -1997- Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. En: J.J. IBÁÑEZ, B.L. VALERO y C. MACHADO (eds.) *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*, pp. 379-394. Geoforma Editores, Logroño.
- BURNHAM, R.J. -1993- Time resolution in terrestrial macrofloras: guidelines from modern accumulations. In: S.M. KIDWELL & A.K. BEHRENSMEYER (eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Short Courses in Paleontology* 6: 57-78.
- CARRIÓN, J.S. & B. VAN GEEL -1999- Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 106: 209-236.
- CARRIÓN, J.S. -1998- Spain: paleoclimatology of the last 18,000 years. *PAGES Newsletter* 6: 8.
- CARRIÓN, J.S., A. ANDRADE, K.D. BENNETT, M. MUNUERA & C. NAVARRO -2001- (en prensa). Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene pollen sequence from south-central Spain. *The Holocene*, vol. esp., *Environmental history of Mediterranean-type ecosystems*, (N. ROBERTS, ed.).
- CARRIÓN, J.S., M. MUNUERA, M. DUPRÉ & A. ANDRADE (en revisión). Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology*.
- CARRIÓN, J.S., M. DUPRÉ, M.P. FUMANAL & R. MONTES -1995- A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *J. Arch. Sc.* 22: 355-367.
- CARRIÓN, J.S., M. MUNUERA, C. NAVARRO & F. SÁEZ -2000- Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 115-142.
- CARRIÓN, J.S., M. MUNUERA & C. NAVARRO -1998- Paleoenvironmental reconstructions of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carihuela Cave (Granada, Spain). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99: 317-340.
- CARRIÓN, J.S., L. SCOTT & J.C. VOGEL -1999- Twentieth-century changes in montane vegetation in the eastern Free State, South Africa, derived from palynology of hyrax dung middens. *J. Quat. Sc.* 14: 1-16.
- CHEDDADI, R., H.F. LAMB, J. GUIOT & S. VAN DER KAARS -1998- Holocene climatic change in Morocco: a quantitative reconstruction from pollen data. *Climate Dynamics* 14: 883-90.
- CiMBIO. Circum-Mediterranean BIOMes initiative. <http://www.bgc-jena.mpg.de/bgc>
- CROWLEY, T.J. -1994- Pangean climates. In: G.D. KLEIN (ed.), *Pangea: paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith, and breakup of a supercontinent*. Geological Society of America Special Paper 288: 25-39.
- DAVIS, M.B., K.D. WOODS, S.L. WEBB & R.P. FUTYMA -1986- Dispersal versus climate: Expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region. *Vegetatio* 67: 93-103.
- DIMICHELE, W. & T.I. PHILIPS -1995- Climate change, plant extinctions and vegetational recovery during the Middle-Late Pennsylvanian transition: the case of tropical peat-forming environments in North America. In: M.G. HART (ed.), *Biotic recovery from mass extinction events*, pp. 201-221. Geological Society Special Publication, No. 102.
- DIMICHELE, W.A. & R.M. BATEMAN -1996- Plant palaeoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 90: 223-47.
- EDDY, J.A. -1992- *The PAGES Project. Proposed implementation plans for research activities*. International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP), Stockholm.

- GASSE, F. -2000- Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quat. Sc. Rev.* 19: 189-211.
- GASTALDO, R.A., W. DIMICHELE & H.W. PFEFFERKORN -1996- Out of the Icehouse into the greenhouse: a Late Paleozoic analog for modern global vegetational change. *GSA Today* 6: 1-7.
- GUIOT, J., S.P. HARRISON & I.C. PRENTICE -1993- Reconstruction of Holocene precipitation patterns in Europe using pollen and lake-level data. *Quat. Res.* 40: 139-149.
- HASSAN, F. -1997- Holocene palaeoclimates of Africa. *Afr. Arch. Rev.* 14: 213-30.
- HEWITT, G. -2000- The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HUNTLEY, B. -1990- European post-glacial forests: compositional changes in response to climatic change. *J. Veget. Sc.* 1: 507-518.
- KENRICK, P. & R. CRANE -1997- The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33-39.
- KOHFELD, K.E. & S.P. HARRISON -2000- How well can we simulate past climates? Evaluating the models using global palaeoenvironmental datasets. *Quat. Sc. Rev.* 19: 321-346.
- KUTZBACH, J., R. GALLIMORE, S. HARRISON, B. BEHLING, R. SELIN & F. LAARIF -1998- Climate and biome simulations for the past 21,000 years. *Quat. Sc. Rev.* 17: 473-506.
- LAMB, H.F., F. GASSE, A. BENKADDOUR, N. EL HAMOUTI, S. VAN DER KAARS, W.T. PERKINS, N.J. PEARCE & C.N. ROBERTS -1995- Relation between century-scale Holocene arid intervals in tropical and temperate zones. *Nature* 373, 134-37.
- LASKAR, J., F. JOUTER & F. BOUDIN -1993- Orbital, precessional, and insolation quantities for the Earth from 20 Myr to 10 Myr. *Astron. Astrophys.* 270: 522-533.
- LAURITZEN, S.E. -1996- Calibration of speleothem stable isotope against historical records: a Holocene temperature curve for north Norway? In: S.E. LAURITZEN (ed.) *Climatic Change: the karst record*, pp. 78-80. Karst Waters Institute Special Publication n° 2, Charles Town, West Virginia.
- NIKLAS, K.J., B.H. TIFFNEY & A. KNOLL -1983- Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- PANTALEÓN-CANO, J. -1997- *Estudi palinològic de sediments litorals de la província d'Almeria. Transformacions del paisatge vegetal dins un territori semiàrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona.
- PAUSAS, J. -1999- Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *J. Veget. Sc.* 10: 717-22.
- PEÑALBA, M.C., M. ARNOLD, J. GUIOT, J. C. DUPLESSY & J.-L. DE BEAULIEU -1997- Termination of the last glaciation in the Iberian Peninsula inferred from the pollen sequence of Quintanar de la Sierra. *Quat. Res.* 48: 205-214.
- PÉREZ-OBIOL, R. & R. JULIÀ -1994- Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000-yr pollen record from lake Banyoles. *Quat. Res.* 41: 91-98.
- PETEET, D. 2000. Sensitivity and rapidity of vegetational response to abrupt climate change. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 15: 1359-1361.
- PETERSON, K. L. -1998- Climate, limiting factors and environmental change in high-altitude forests of western North America. In: M. BENISTON y J.L. INNES (eds.) *Climatic variability and extremes: the impacts on forests*, pp 191-208. Springer-Verlag, Heidelberg.
- PONS, A. & M. REILLE -1988- The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 35: 145-214.
- PRENTICE, I.C. & T. WEBB, III -1998- BIOME 6000: reconstructing global mid-Holocene vegetation patterns from palaeoecological records. *J. Biogeogr.* 25: 997-1005.
- PRENTICE, I.C. -1986- Vegetation responses to past climatic variation. *Vegetatio* 67: 131-41.
- RAMIL-REGO, P., C. MUÑOZ-SOBRINO, M. RODRÍGUEZ-GUTIÁN & L. GÓMEZ-ORELLANA -1998- Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecol.* 138: 41-62.
- RIERA, S. -1993- Changements de la composition forestière dans la plaine de Barcelone pendant l'Holocène (littoral méditerranéen de la Péninsule Iberique). *Palynosciences* 2: 133-146.
- RITCHIE, J.C. -1986- Climate change and vegetation response. *Vegetatio* 67: 65-74.
- SÁNCHEZ-GOÑI, M.F. & G.E. HANNON -1999- High-altitude vegetational pattern on the Iberian

- Mountain Chain (north-central Spain) during the Holocene. *Holocene* 9: 39-57.
- SCHULZ, A., V. VON RAD & H. ERLLENKEUSER -1998- Correlation between Arabian Sea and Greenland climatic oscillations of the past 110,000 years. *Nature* 393: 54-57.
- SCOTT, L. & B. COOREMANS -1992- Pollen in recent *Procavia* (hyrax), *Petromus* (dassie rat) and bird dung in South Africa. *J. Biogeogr.* 19: 205-215.
- TYSON, P.D. -1986- *Climate change and variability in southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town.
- VALERO-GARCÉS, B., P. GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, A. DELGADO-HUERTAS, A. NAVAS, J. MACHÍN & K. KELTS -2000- Lateglacial and Late Holocene environmental and vegetational change in Salada Mediana, central Ebro Basin, Spain. *Quat. Int.* 73/74: 29-46.
- WEBB, T. III. -1986- Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary pollen data. *Vegetatio* 67: 75-91.
- WILKINSON, D.M. -1997- Plant colonization: are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *J. Biogeogr.* 24: 61-65.
- WILLIAMS, D., D. DUNKERLEY, P. DEDECKKER, P. KERSHAW & M. CHAPPELL -1998- *Quaternary environments*. Arnold, London.
- WILLIS, K.J. & R.J. WHITTAKER -2000- The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- WILLIS, K.J., A. KLECZKOWSKI & S.J. CROWHURST -1999- 124,000-year periodicity in terrestrial vegetation change during the late Pliocene epoch. *Nature* 397: 685-688.
- WISE, S.M., J.B. THORNES & G. GILMAN -1982- How old are the badlands? A case-study from south-east Spain. In R. BRYAN y A. Yair (eds.) *Badland geomorphology and piping*, pp. 259-278. Geobooks, Norwich.
- WRIGHT, H.E., JR, J.E. KUTZBACH, T. WEBB, III, W.F. RUDDIMAN, F.A. STREET-PERROTT & P.J. BARTLEIN -1993- *Global climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- YLL, E.I. y R. PÉREZ-OBÍOL -1992- Instalación de los bosques deducida a partir del análisis polínico de un sondeo marino del Delta del Ebro (Tarragona, España). *Orsis* 7: 21-30.
- YLL, E.I., R. PÉREZ-OBÍOL, J. PANTALEÓN-CANO & J.M. ROURE -1997- Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands). *Quat. Res.* 48: 339-347.

Aceptado para su publicación en junio de 2001

Dirección del autor. Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia. Teléfono y fax: 968-364995. Email: carrion@um.es