

ANA MARÍA BLÁZQUEZ MORILLA*

PRINCIPALES VARIACIONES BIOGEOGRÁFICAS DURANTE EL CUATERNARIO: EL EJEMPLO IBÉRICO

RESUMEN

En este trabajo se recogen las principales variaciones fitogeográficas y zoogeográficas producidas como consecuencia de los períodos glaciares e interglaciares más conocidos del Cuaternario en el contexto del continente Europeo y, especialmente, de la Península Ibérica, a través de los datos procedentes de yacimientos arqueológicos y paleontológicos. En el contexto europeo, los ciclos periódicos glaciares e interglaciares revierten en migraciones de dirección N-S, con procesos de desaparición asociados, que ponen de manifiesto la estrecha interrelación de los subsistemas terrestres.

PALABRAS CLAVE: Biogeografía, ciclos glaciares/interglaciares, Cuaternario, Península Ibérica.

ABSTRACT

MAIN BIOGEOGRAPHICAL VARIATIONS DURING THE QUATERNARY: THE IBERIAN EXAMPLE

In this work the main phytogeographical and zoogeographical variations, produced as a result of the best known glacial and interglacial periods of the Quaternary, are discussed in the context of the European continent and, especially, of the Iberian Peninsula, through the data from archaeological and palaeontological sites. In the European context, the periodic glacial and interglacial cycles result in N-S oriented migrations, with associated extinctions, that show the close connections between the terrestrial subsystems.

KEY WORDS: Biogeography, glacial/interglacial cycles, Quaternary, Iberian Peninsula

INTRODUCCIÓN

Este trabajo pretende sintetizar las principales variaciones de la distribución geográfica de algunos grupos de flora y fauna como consecuencia de la alternancia de períodos glaciares e interglaciares del Cuaternario en el contexto del continente Europeo y, especialmente, de la Península Ibérica, a través de los datos procedentes de yacimientos arqueológicos y paleontológicos.

* Doctora en Geografía. ana.m.blazquez@uv.es

Fecha de recepción: septiembre 2006. Fecha de aceptación: diciembre 2006.

Los principales factores que controlan la distribución de los seres vivos son de orden climático, dependiente tanto de la latitud como de la altitud; ecológico, como la competencia entre especies y por último, etológico, como la capacidad de dispersión o diseminación de los propios organismos.

La base para explicar gran parte de la distribución actual de los seres vivos la constituyen los distintos factores y mecanismos que gobernaron su disposición a lo largo de la escala geológica. En este contexto, las principales causas globales que inciden directamente en la distribución geográfica de la fauna y de la flora están directamente relacionadas sobre todo con la tectónica de placas y con los cambios climáticos acaecidos desde finales del Plioceno hasta la actualidad.

La revolución que supone a finales de los sesenta la aceptación de la idea movilista con la irrupción de la tectónica de placas comienza a dar sentido a muchos de los interrogantes y problemas biogeográficos planteados hasta entonces entre la escuela dispersalista y la vicariante. La llamada escuela dispersalista, cuyos máximos exponentes fueron Simpson y Darlington, postulaba que la aparición de especies en un área determinada es el resultado de la expansión esporádica del área de distribución de un taxón a través de una barrera que actuaría como filtro. Este hecho está fundamentado en ejemplos contrastados como la formación del Istmo de Panamá, la emersión del Estrecho de Bering o el mecanismo de las balsas o islas flotantes, es decir, antiguos puentes intercontinentales que explican las similitudes entre las biotas de diferentes continentes sin otra posibilidad aparente de conexión geográfica. Por el contrario, la escuela vicariante, uno de cuyos máximos exponentes fue Croizat, defendía que las áreas de distribución disyuntas se deben a la fragmentación por barreras del área de distribución original o área plesiocórica, por lo que los fenómenos de dispersión tendrían una influencia mínima. Por tanto, el concepto de vicarianza implica la división de un área de distribución originalmente continua debido a la aparición de barreras. En este caso los organismos actúan como sujetos pasivos.

En este contexto, cuando se fragmenta un área geográfica determinada con una biota homogénea, bien una masa continental, bien un océano, el resultado es vicarianza, con aislamiento y procesos de especiación y, por tanto, de diferenciación florística y faunística. Por el contrario, la unión de dos o más áreas conduce a la homogeneización por medio de la dispersión en ambos sentidos, tras un período de competencia y extinciones. Por consiguiente, ciertos procesos tectónicos provocan respuestas en la biosfera, en forma de dispersión, especiación y extinción, aunque a su vez estos procesos están ligados a otros fenómenos de tipo climático, eustático, ecológico, etc.

Por otra parte, la distribución general de los continentes se traduce en fenómenos determinados con respuesta en los diferentes subsistemas terrestres (atmósfera, la litosfera, la hidrosfera y la biosfera), ya que, entre otras cosas, constituye un factor determinante en el modelo de circulación oceánica, a la vez que define la importancia y existencia de zonas de afloramiento y otros fenómenos de gran influencia sobre el desarrollo de la vida marina. En definitiva, la tectónica de placas no es sólo un mecanismo que permite explicar conexiones y disyunciones terrestres y procesos de colonización y expansión de faunas y floras, sino un mecanismo de amplios efectos que ha afectado profundamente a la distribución del clima y, en general, de todas las condiciones de vida en la superficie de la tierra.

Los cambios climáticos cuaternarios, basados en las variaciones globales de temperatura por cambios de insolación, se traducen en profundas variaciones fitogeográficas y

zoogeográficas en determinados espacios, lo cual pone de nuevo de manifiesto la estrecha interrelación que existe entre los subsistemas terrestres. Por ejemplo, en la hidrosfera los cambios climáticos se plasman en oscilaciones del nivel marino, a la vez que parece que el cambio de las corrientes oceánicas, por la creación de barreras litosféricas, al crearse el istmo de Panamá durante el Plioceno superior, pudo ser el factor desencadenante del primero de los episodios glaciares que caracterizan la cronología cuaternaria (MARTÍN, 1999). Además, es obvia la intensa relación establecida entre los elementos que conforman la biosfera a través de la dependencia de la fauna respecto a la distribución de la vegetación, incluyendo la influencia de la actividad antrópica.

CONTEXTO PALEOCLIMÁTICO DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA FLORA Y FAUNA: GENERALIDADES

De las causas que explican los eventos fríos y cálidos más o menos cíclicos que han acaecido durante el Cuaternario, indicados por la teoría astronómica de las glaciaciones (precesión de los equinoccios, inclinación u oblicuidad del eje y excentricidad de la órbita), parece ser la periodicidad de 100.000 años la que más se constata con análisis espectrales desde 1,8 Ma, lo que implica a su vez, ciclos más severos y más largos durante el período Cuaternario (MARTÍN, 1999). En cualquier caso, estas variaciones astronómicas producen cambios en el balance energético global, debido a las variaciones de insolación, pero la respuesta del Sistema Tierra dependerá en cada momento de la configuración que presenten sus subsistemas: la distribución de las tierras emergidas, la circulación oceánica, el albedo, el papel del efecto de invernadero, etc.

El primer período frío ligado a la cronología cuaternaria se remonta al Plioceno final y, aunque no está muy claro su origen, gran parte de los autores parecen relacionarlo con los cambios fisiográficos que se producen entonces. En este momento se forma el Istmo de Panamá y con él se cierra la comunicación entre el Océano Atlántico y Pacífico que se realizaba desde el Jurásico mediante la corriente superficial ecuatorial. La aparición de aquel obstáculo conlleva el desplazamiento de la corriente ecuatorial a lo largo de la costa oriental del continente americano, propiciando un intercambio de calor entre las zonas ecuatoriales y polares. Cuando esta corriente alcanza latitudes altas (en torno a los 60°) el aumento de temperatura produce un incremento de la precipitación, que en los continentes adyacentes se manifiesta en forma de nieve. A partir de este punto se producen mecanismos de retroalimentación: un incremento del área ocupada por la nieve implica un aumento del albedo continental y una menor absorción de energía calorífica y, por tanto, un enfriamiento que a su vez facilita la acumulación de hielo.

El caso es que al menos desde el Plioceno superior se producen fluctuaciones climáticas periódicas en el Sistema Tierra, que son particularmente virulentas durante el Cuaternario. El Pleistoceno estuvo caracterizado por múltiples episodios glaciares que provocaron avances de los hielos sobre las latitudes altas y medias y descensos en el nivel marino global, con un rango de hasta 130 m respecto al nivel actual. De estos períodos fríos los más conocidos son los cuatro últimos y de ellos especialmente el último ciclo, que se inicia hace 125.000 años. En estas fases frías, además de los mecanismos de retroalimentación ligados al albedo, existen otros condicionantes a tener en cuenta (MARTÍN, 1999). Por un lado, destaca una composición atmosférica caracterizada por una menor proporción de metano y de dióxido de carbono, según indican los análisis de las burbujas de aire "fósil" que han permanecido atrapadas en los hielos de zonas polares y árti-

cas. Este hecho implica un menor efecto invernadero que favorece el enfriamiento del sistema. Por otro lado, el subsistema hidrosfera pudo haber favorecido estos episodios de rigor climático a partir de un cambio en la circulación global de las aguas. De todo el sistema de circulación profunda, el mecanismo que opera en el Atlántico N aparece como la parte más sensible a los cambios externos; en las fases frías la salinidad del agua marina superficial en este sector debió disminuir como consecuencia de la menor evaporación y, por tanto, su densidad descendería; por esta razón no se produciría el hundimiento hacia las cuencas abisales, a través de las cuales retornan por la cuenca centroatlántica hacia el S, y dejarían de liberarse los 600 millones de megawatios que parecen ser responsables del calentamiento de entre 5 y 10° del continente Europeo. Dado que la salinidad parece ser el factor determinante para que la densidad alcance el valor crítico y el agua comience a hundirse, es posible que la formación de aguas profundas se ralentizase y el patrón de comportamiento oceánico cambiase de forma radical.

Todos estos condicionantes son difíciles de comprobar, pero lo que sí parece claro es que los períodos glaciares son el resultado de una concatenación de hechos muy interrelacionados, entre los cuales es problemático determinar cuáles son causa y cuáles son efecto. El sistema Tierra debió tener sus componentes preparados para generar como respuesta el enfriamiento climático ante la influencia de un factor externo de origen astronómico.

En cualquier caso, la mayor parte de los autores indican que el origen de los episodios fríos, al menos de los últimos, se localizaba en el N del Atlántico. El resultado es que estas fases frías afectaron especialmente a Eurasia y Norteamérica, que se encontraron bajo condiciones árticas, caracterizadas por las bajas temperaturas y los altos índices de aridez. Las penínsulas meridionales euroasiáticas sufrieron en menor medida el rigor climático y en latitudes más bajas, como el Sahara, estos cambios se manifiestan como períodos lluviosos debido a la desviación hacia el S de las borrascas del frente polar (FRENZEL *et al.*, 1992). El hemisferio S también fue afectado por los episodios glaciares, aunque al ser de clima más oceánico y más estable, pudieron aminorarse mucho sus efectos.

APROXIMACIÓN A LA BIOGEOGRAFÍA EUROPEA

El Terciario se caracteriza a nivel global por el progresivo deterioro climático de las condiciones cálidas que habían caracterizado el Mesozoico; no obstante, durante el Plioceno se registra aún en gran parte de Europa un clima subtropical que, desde el punto de vista florístico, permitía la instalación y pervivencia de una potente cobertura muy diversificada. El deterioro climático progresivo provoca el desplazamiento y/o desaparición de las floras subtropicales y un afianzamiento de las mediterráneas o las eurosiberianas, según la zona.

En muchos yacimientos pliocenos de Europa Occidental se ha encontrado una mezcla de flora, debido a que las condiciones climáticas del continente europeo permitían el crecimiento en el mismo lugar de plantas de exigencias diversas (BADAL y ROIRON, 1995). En estos yacimientos se registran asociados tres grandes grupos vegetales: laurisilva, especies templadas y especies mediterráneas. En la primera formación destacan los taxones de laureáceas (géneros *Laurus*, *Sassafras*, etc.), taxodiáceas (*Sequoia*, *Glyptostrobus*, etc.) e incluso las palmáceas (*Chamaerops*, etc.). Entre los taxones mesófilos se distinguen, por un lado, los que continúan existiendo hoy en Europa meridional y central (*Quercus*,

Alnus, Tilia, Populus, etc.) y, por otro, los taxones exóticos o desaparecidos como *Carya, Pterocarya, Liquidambar*, etc., que perduran aún hoy en algunas regiones de China. Finalmente, aparecen mezcladas con las anteriores las formas mediterráneas, entre las que destacan *Quercus, Carpinus, Nerium, Olea*, entre otras.

Durante el Cuaternario se produce un cambio florístico y faunístico en el contexto europeo a causa principalmente del desplazamiento del área ocupada por determinados taxones, como consecuencia de los condicionantes glaciares. Además, en los episodios fríos se vieron favorecidos los fenómenos migratorios ya que, debido al descenso marino, era muy frecuente la formación de puentes de tierra que comunicaban dos o más áreas disyuntas, con la aparición de numerosos pasillos que facilitaban variaciones en las áreas de implantación de numerosos taxones. La caracterización de estas renovaciones bióticas se realiza a partir del estudio de micro y microfósiles recuperados en los diversos yacimientos.

Desde el punto de vista biogeográfico, durante los interglaciares, las especies adaptadas a climas templados se extendían por Centroeuropa y, como consecuencia del rigor climático de los períodos fríos, estas especies se desplazaban hacia el sur o se refugiaban en determinadas áreas, cuyo resultado fue su desaparición en gran parte de Europa central hasta el siguiente episodio interglaciar. La presencia, por un lado, de cadenas montañosas de dirección E-W, cuyo efecto barrera obliga a la vegetación a una adaptación altitudinal y, por otro, del mar Mediterráneo, explica la desaparición de los géneros más termófilos, ya que con la llegada de los eventos fríos la flora no pudo desplazarse hacia el S; en el siguiente episodio cálido y el consiguiente desplazamiento hacia el N, muchas especies ya se habrían extinguido. El comportamiento de área refugio de gran parte de la Europa mediterránea permitió la subsistencia de estas especies cálidas, sobre todo en la Península Itálica, donde se registra su último reducto durante el Cuaternario.

Durante el último glaciar gran parte de Europa quedó cubierta de hielo, al igual que la superficie del Atlántico N, y las temperaturas oceánicas eran frías. Como consecuencia, las condiciones ecológicas cambiaron en todas las regiones y las franjas térmicas y de humedad descendieron en latitud y altitud y a ellas se readaptaron la flora y la fauna. Desde el punto de vista de la vegetación podemos distinguir varias zonas que se suceden de N a S, siguiendo los paralelos: a partir de los casquetes polares se desarrolla la tundra, con vegetación abierta; a continuación hacia el S aparece el bosque de coníferas y, finalmente, las posiciones más meridionales están ocupadas por la estepa en las regiones más continentales, donde se constata un ambiente árido con vegetación abierta, y por el bosque caducifolio en las zonas con climas más oceánicos. Parece que el bosque boreal (taiga en Eurasia) desaparecía durante los episodios glaciares y era sustituido por una zona amplia de vegetación abierta. Desde el punto de vista faunístico, la estepa meridional europea ha sido denominada "estepa de los mamuts" ya que en esta formación vegetal vivía una mezcla de animales que durante los interglaciares ocupaban zonas de vegetación diferente. Esta mezcla de animales es típica del glaciar. Durante las etapas glaciares del Pleistoceno el "complejo faunístico glaciar" (mamuts, rinocerontes lanudos, renos, bisontes, alces, etc.) avanzaba hacia el S, pero no pasaba los límites marcados por los Pirineos. Durante el máximo frío del último episodio glaciar esta fauna parece haber alcanzado posiciones más meridionales, ya que aparecen los mamuts y rinocerontes lanudos en el N de la Península Ibérica.

En los períodos fríos la fauna y la flora interglaciares tenían su refugio en las penínsulas meridionales eurasiáticas (Península Ibérica, Itálica, Anatolia, etc), de forma que

gamos, ciervos, jabalíes, toros, rinocerontes, puercoespines, roedores e insectívoros, etc., así como robles, hayas, nogales, etc., seguían viviendo y evolucionando en Europa meridional y entraban en Centroeuropa durante los interglaciares.

PRINCIPALES VARIACIONES FITOGEográfICAS Y ZOOGEográfICAS DURANTE EL CUATERNARIO EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Con objeto de determinar en el contexto de la Península Ibérica las repercusiones que tuvieron los episodios glaciares en la distribución biogeográfica de algunos grupos florísticos y faunísticos, a tenor del comportamiento global de la fauna y flora europea, se toman como referencia algunos yacimientos paleontológicos y arqueológicos que han permitido realizar las inferencias paleobiogeográficas correspondientes.

Herencia pliocena

En la Península Ibérica destacan los yacimientos pliocenos localizados en Cataluña; entre éstos hay que mencionar El Papiol (Garraf, Baix Llobregat) y Crespià (Girona). En El Papiol, la buena representación de la laurisilva, de las taxodiáceas y de los taxones exóticos indica un clima cálido y húmedo en la base del Plioceno; no obstante, la presencia de especies mediterráneas marca un cierto ritmo estacional de temperaturas y humedad (SANZ, 1983). Hacia 3,2 Ma se produce un cambio en el paisaje forestal que, según Suc y Zagwijn (1983), debe relacionarse con el avance del primer glaciar ártico, que se traduce en el Mediterráneo Occidental en un aumento de la aridez y en la casi desaparición de los taxones exóticos. Este bosque deja paso a formaciones más abiertas, con herbáceas estépicas y elementos mediterráneos, que continúan en progresión hasta alcanzar un máximo hacia finales del Plioceno medio. A partir del Plioceno superior se inicia la alternancia de ciclos glaciares e interglaciares que caracterizan el Cuaternario y que se manifiesta, desde el punto de vista florístico, en una alternancia entre floras cálidas-húmedas y estépicas mediterráneas. En general, desde 2,4 Ma se detecta en la Península una importante regresión de las masas boscosas y la expansión de las praderas de gramíneas (BADAL y ROIRON, 1995).

Desde el punto de vista faunístico, en el tránsito al Plioceno superior (2,4 Ma) destacan los yacimientos de Las Higuieruelas y Villarroya, en Logroño, y la Puebla de Valverde, en Teruel (AGUSTÍ y ANTÓN, 1997). En este momento se aprecia la desaparición de la fauna subtropical, como los jiráfidos o los tapires, todavía presentes en el Plioceno inferior. A su vez nuevos inmigrantes de origen oriental desplazaron a muchos elementos que habían persistido a lo largo del Plioceno. Los elefántidos, precursores del mamut del Pleistoceno y del elefante actual, sustituyeron a los últimos mastodontes; los hipariones desaparecieron del registro europeo tras la llegada de los caballos verdaderos, del género *Equus*; éstos son originarios de Norteamérica, cuya invasión de Eurasia a través del Estrecho de Bering está datada en 2,5 Ma. Los herbívoros también se enriquecieron con formas nuevas: especies nuevas de *Gazella* (*Gazellospira torticornis*), aparecen los primeros bóvidos de gran tamaño y porte pesado relacionados con los géneros *Leptobos*, *Megalovis* y *Hesperidoceras*, cuya expansión está claramente asociada con la dispersión de las praderas herbáceas. Respecto a los carnívoros, a partir de 2,5, Ma, encontramos muchos géneros característicos de las faunas actuales de Eurasia; en este sentido destacan los lince, guepardos y formas precursoras de la hiena rayada de la India (AGUSTÍ y ANTÓN, 1997).

El Pleistoceno inferior y medio

Durante el Cuaternario prosigue la alternancia de períodos fríos y áridos con otros más cálidos y húmedos. Por tanto, se siguen perdiendo los elementos exóticos florísticos del Plioceno mientras que las plantas mediterráneas siguen en expansión. A partir del Pleistoceno medio el ritmo de las oscilaciones climáticas es cada vez más rápido, los pleniglaciares más rigurosos y los interglaciares menos húmedos.

Del Pleistoceno inferior y medio los datos más completos de la Península Ibérica proceden del lago de Banyoles, en Girona (JULIÀ y SUC, 1980, LEROY, 1990) o de la Sierra de Atapuerca (GARCÍA ANTÓN *et al.*, 1990). Los resultados indican que después de una primera fase dominada por polen arbóreo (abetos, pinos, álamos, robles, etc, además de especies exóticas) de un bosque caducifolio de clima templado y húmedo en los alrededores del lago, aparece un registro dominado por las plantas estépicas tipo *Artemisia*, *Ephedra*, etc. Más tarde el polen arbóreo se recupera a partir de los géneros *Corylus* y *Quercus*. El episodio dominado por las herbáceas parece estar relacionado con el primer episodio glaciario del Pleistoceno medio, según el resultado de la datación a partir de micromamíferos (VVAA. 1999).

Respecto a la fauna, con el rigor climático característico de los períodos glaciares cuaternarios se produce la entrada de elementos paleárticos procedentes sobre todo de las estepas asiáticas, que a partir de entonces caracterizan las faunas del Cuaternario (AGUSTÍ y ANTÓN, 1997). Así, aparecen los primeros bisontes y los primeros ciervos de astas palmeadas del género *Megaloceros*, el lobo (*Canis etruscus*), la hiena gigante (*Pachycrocuta brevirostris*) que desplaza a la hiena rayada del Plioceno, etc. Entre los grandes felinos subsisten los macairodontinos o tigres dientes de sable. Éstos conviven con rinocerontes, elefantes y caballos (género *Equus*) que persisten desde el Plioceno superior. Estas faunas se han encontrado en los yacimientos del Pleistoceno inferior de la Península Ibérica como Venta Micena (Granada), Cueva Victoria (Murcia) e Incarcal (Crespià) en Girona. En la Cova de Bolomor (Valencia), Martínez Valle (2001) identifica once especies distintas de herbívoros y tres de carnívoros, algunas de las cuales persisten en la actualidad (tar, gamo, caballo y ciervo). En los sedimentos del techo de esta secuencia, asociados al final del Pleistoceno medio, se han encontrado restos de hipopótamos (*Hippopotamus amphibius*) y de elefantes (*Palaeoloxodon antiquus*). En la Cova Negra se ha registrado microfau-na de hábitat frío y húmedo (GUILLEM, 2001).

Por último, algunos hallazgos fósiles encontrados en el relleno cárstico del Pleistoceno inferior de Quibas (Murcia) confirman el carácter de refugio de las áreas meridionales de Europa durante los momentos fríos. Sirva de ejemplo la presencia del gasterópodo termófilo *Paleoglandina*, que se creía extinto desde el Plioceno, pero que al menos perduró con seguridad durante el Pleistoceno inferior en la Península Ibérica (MONTROYA *et al.*, 1999).

Pleistoceno superior

El Pleistoceno superior se inició hace unos 125.000 con una *fase cálida* que duró hasta 70.000 BP aproximadamente, que fue seguida por una etapa muy fría durante la cual los hielos cubrieron gran parte de Europa y los principales macizos montañosos meridionales.

Durante la etapa interglaciario el clima se mantuvo cálido y húmedo; en la cronología isotópica este lapso se relaciona con el estadio 5, en el cual se distinguen dos subestadios

más fríos (5d y 5b), separados por interestadios de mayor duración (5e, 5c y 5a). Durante estos últimos impera en la península la vegetación arbórea a partir de géneros típicos de ambientes cálidos y húmedos, lo que se registra en las secuencias polínicas de Padul y Carihuela en Granada, Lezetxiki en Guipúzcoa y La Franca en Asturias o en los yacimientos con improntas foliares, como el travertino de Beceite, entre otros (SÁNCHEZ GONÍ, 1993; CARRIÓN, 1992). Esta formación travertínica se relaciona con el estadio isotópico 5e y refleja una flora templada y húmeda, donde aparecen mezcladas especies eurosiberianas con las mediterráneas (MARTÍNEZ TUDELA *et al.*, 1986). En contraste, durante los estadios dominantes las plantas estépicas (*Artemisia*), que son más abundantes debido probablemente al aumento generalizado de la aridez. Desde el punto de vista faunístico, los sedimentos de la Cova Negra contienen restos de caballos, gamos, ciervos, etc., que corresponden a momentos interestadiales templados y húmedos (MARTÍNEZ VALLE, 2001).

A partir del 70.000 BP comienza el deterioro climático hasta el 18.000 BP, momento de máxima pulsación fría a partir del cual comienzan a ascender progresivamente las temperaturas, tras un período de estabilidad de unos 3.000 años, con dos interrupciones que se corresponden con los episodios del Dryas. En relación a la cronología isotópica ocupa los estadios 4, 3 y 2; no obstante, el estadio isotópico 3 se considera como un interestadio dentro de los estadios fríos.

Durante el estadio isotópico 4 los espectros polínicos están dominados por los elementos estépicos y las curvas de polen arbóreo están prácticamente representadas por las de *Pinus*. Como consecuencia, todos los yacimientos indican la casi desaparición de los taxones termófilos, que no aparecerán hasta el postglaciar. El resultado es un avance generalizado a lo largo de los estadios isotópicos 4, 3 y 2 de las estepas (artemisias, gramináceas y quenopodiáceas) y del pino, aunque el predominio de este último varía en función de la latitud y altitud. En esta época se confirma, a partir de los estudios polínicos y antracológicos, que la zona N, NE y centro de la península [yacimientos catalanes de l'Arbreda (ROS MORA, 1985, en BADAL y ROIRON, 1995) y Olot (BURJACHS, 1990, PÉREZ OBIOL, 1988), además de otros localizados en la sierra de Gredos, Cantabria y Pirineos (RUIZ ZAPATA y ACASO DELTELL, 1985)] parece tener un clima más riguroso que el S o el SE [turbera de Padul, Carihuela, Cova de Malladetes (DUPRÉ, 1988), Cova de les Cendres (DUPRÉ, 1988), etc.]. En consecuencia, las condiciones esteparias debieron alcanzar grandes extensiones, seguidas de lejos por los bosques de pinos y, en áreas de refugio más reducidas, por las especies mesófilas y termófilas.

Según Badal y Carrión (2001), entre el 30.000 y el 20.000 BP, a partir de restos de carbón encontrados en Cova Foradada y en la Cova de les Cendres, el paisaje meridional valenciano estaría formado por bosques cerrados de pinos salgareños (*Pinus nigra*) con sotobosques de arbustos leñosos. Estos pinos en la actualidad se desarrollan en las zonas de media montaña mediterránea, entre los 800 y 1.600 m de altitud, con temperaturas medias anuales entre 8 y 13 °C; por tanto, en el área ocupada entre 0 y 700 m de altitud de nuestro territorio las condiciones térmicas debían ser entre 4 y 10 °C más bajas que en la actualidad.

En cualquier caso, hay que tener en cuenta que durante el Pleniglaciar (20.000-15.000 BP) en el óvalo de Valencia emergió una franja costera de 15-20 km de anchura lo que implicaba, por un lado, la aparición de un pasillo litoral de desarrollo longitudinal y, por otro, que cuevas que están hoy junto al mar (Cova de les Cendres, Cova Foradada) estaban a más de 15 km de la línea de costa y a 100 m de altitud. Durante este momento se registra una menor cobertura vegetal, los pinos sufren una reducción drástica y progre-

san los enebros, sabinas y arbustos (BADAL y CARRIÓN, 2001). En el yacimiento de la Ratlla del Bubo (Creventent, Alicante), la secuencia polínica indica condiciones frías y áridas, con representación arbórea muy escasa y abundancia de taxones estépicos. (DUPRÉ y CARRIÓN, 2001).

Respecto a la fauna, un yacimiento muy destacable en este sentido es el de Lexetxiqui, en Guipúzcoa (AGUSTÍ y ANTÓN, 1997). Los hallazgos fósiles encontrados indican la presencia durante la fase fría del mamut (*Mammuthus primigenius*), el rinoceronte lanudo (*Coelodonta antiquitatis*), el reno (*Rangifer tarandus*) y el bisonte (*Bison priscus*) que avanzan hacia el S en consonancia con los hielos árticos; esta fauna forma parte del “complejo faunístico glaciario” y no entran en la Península hasta este momento, probablemente porque el avance de los hielos durante el estadio isotópico 2 fue mayor respecto a los ciclos precedentes. Además se registra la presencia del oso de las cavernas (*Ursus spelaeus*) y del león de las cavernas (*Panthera spelaea*). Entre los hiénidos persiste la hiena manchada (*Crocuta crocuta*) que alcanza un mayor tamaño. Estos nuevos elementos faunísticos conviven con los que poblaban la península, como es el caso del caballo (*Equus caballus*), el uro (*Bos primigenius*), el ciervo (*Cervus elaphus*), la cabra pirenaica (*Capra pyrenaica*), el rebeco (*Rupicapra rupicapra*) o el jabalí (*Sus scrofa*). En el territorio valenciano la Cova Negra registra una gran importancia de los restos de tar respecto al caballo, lo que ha sido interpretado en parte como consecuencia del incremento de la aridez asociado al cambio climático (MARTÍNEZ VALLE, 2001). A partir del 15.000 BP se inicia la recuperación climática que culminará en el Holoceno y con ello desaparecen de nuestra geografía la fauna y la flora adaptada a climas fríos. Esta tendencia se ve interrumpida en dos momentos: el Dryas antiguo (14.000-13.000 BP) y el Dryas reciente (10.800-10.000).

La vegetación tardiglaciaria fue muy dinámica, ya que se produce la sustitución rápida de unas formaciones estépicas por otras preforestales que, a su vez, darán paso al esplendor del bosque holoceno (DUPRÉ, 1988; BADAL y CARRIÓN, 2001). A lo largo del Cuaternario las diferencias regionales son notorias pero es en el Tardiglaciario cuando más destaca la personalidad de cada una de las dos grandes regiones biogeográficas de la península: la mediterránea y eurosiberiana. Los análisis antropológicos de Cendres y Tossal de la Roca indican que a partir del 15.000 empieza una recuperación del estrato arbóreo, basado en *Pinus nigra* y en menor medida en los *Quercus* caducifolios y perennifolios, con el notable retroceso de las enebros y sabinas (BADAL y CARRIÓN, 2001). Según Dupré y Carrión (2001), durante el Pleistoceno final el árbol dominante fue el *Pinus*, género que en algunas zonas entró en competencia con el *Quercus*, especialmente a partir del Tardiglaciario. Generalizando, es en este momento cuando el género *Pinus* dio paso al *Quercus*.

Durante los episodios más fríos (Dryas) tanto en la región eurosiberiana como en la mediterránea se desarrollan las estepas, aunque en esta última el pino aparece como un elemento asociado; el interestadio tardiglaciario constatado entre el Dryas antiguo y el Dryas reciente parece manifestarse a partir del incremento de la asociación pino-encina en la región mediterránea y de pino-abetul en la eurosiberiana (BADAL y ROIRON, 1995).

Los espacios abiertos están documentados en todas las regiones durante el Tardiglaciario pero su composición floral es distinta: en las estepas mediterráneas [interpretadas en las series de Padul, Malladetes, Ratlla del Bubo (BADAL y CARRIÓN, 2001), Cova de Les Cendres (DUPRÉ, 1988, DUPRE y CARRIÓN, 2001), Tossal de la Roca (LÓPEZ GARCÍA y LÓPEZ SÁEZ, 1999) y Cova Bolomini (SANCHIS MONTESINOS, 1994)], *Artemisia* y *Ephedra* son elementos característicos e indican una aridez marcada. En las estepas coste-

ras eurosiberianas (PEÑALBA, 1989), son *Poaceae* y *Cyperaceae* los elementos más representativos. En cuanto al estrato arbóreo, si bien parece dominar el pino en todas partes, existen diferencias específicas en cada zona: en Andalucía y el País Valenciano el *Pinus nigra* es el más frecuente en los momentos fríos, pero la presencia testimonial del pino carrasco y del pino piñonero dejan entrever unas condiciones más cálidas que en las otras regiones, donde domina el pino albar, que es el mejor adaptado al frío. En definitiva, durante el Pleistoceno superior las franjas termoclimáticas descendieron de altitud y, por tanto, entre 0 y 700 m pudieron darse condiciones medioambientales de tipo mesomediterráneo e incluso supramediterráneo (BADAL y CARRIÓN, 2001).

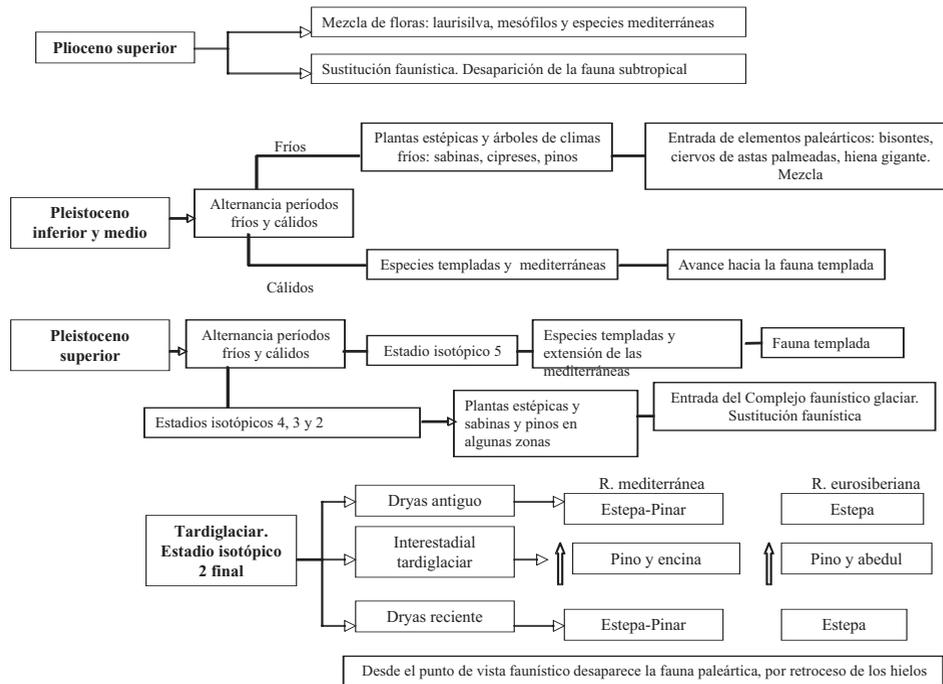
El Holoceno y la presencia antrópica

Hacia el 10.000 BP se inicia el Holoceno, en el cual se constata una progresiva mejoría climática en toda la península, con un aumento de la temperatura y humedad, que se manifiesta en la extensión del bosque en casi todas las regiones y en unas estepas reducidas a las zonas de montaña; este paisaje se configura hacia el 8.000 BP, momento en el que parece definirse el paisaje actual (DUPRÉ, 1988; BADAL y CARRIÓN, 2001). Como consecuencia, se produce un ascenso del nivel del mar, que hacia el 6.500 BP alcanza la cota actual, con la consiguiente desaparición de los pasillos litorales que habían existido durante los episodios glaciares.

Desde el punto de vista bioclimático, según la cronología de Blytt & Sernander, en el Holoceno se distinguen varias etapas: Preboreal (10.300-8.800 BP), Boreal (8.800-7.500 BP), Atlántico (7.500-4.700 BP), Subboeral (4.700-2.800 BP) y Subatlántico (2.800 BP-actualidad). Los yacimientos utilizados para caracterizar el Holoceno son la turbera de Padul (Granada), la Laguna de las Madres (Huelva) (STEVENSON, 1985), Quintanar de la Sierra (Burgos), Laguna de las Sanguijuelas (Lugo), Tornos I (Santander) (PEÑALBA, 1989) y Cova de les Cendres, Tossal de la Roca y Cova de Santa Maira, en el País Valenciano.

La diferencia bioclimática que se había establecido durante el Tardiglacial en la Península Ibérica entre la región eurosiberiana y la mediterránea se acusa durante el Holoceno. En el período Preboreal en la región mediterránea se aprecian formaciones preforestales que contrastan con la asociación de abedul-roble de la región eurosiberiana. El desarrollo del bosque prosigue a medida que avanza el calentamiento y, ya en el período Boreal, se extiende el bosque mediterráneo que dominaría la mayor parte del territorio español hasta finales del período Atlántico. El óptimo climático conlleva la sustitución de los pinos por el género *Quercus* y es cuando los bosques mixtos de quejigos (*Quercus faginea*), carrasca (*Quercus rotundifolia*), fresnos, arces, etc., tuvieron su máxima representación (DUPRÉ, 1988; BADAL y ROIRON, 1996). Entre tanto, en las regiones más septentrionales el roble continúa en expansión y el abedul es sustituido por el avellano. En definitiva, durante el Boreal y sobre todo en el Atlántico, el paisaje de la geografía española estaba compuesto por un mosaico de formaciones vegetales, con un encinar instalado en la región mediterránea, un robledal en las regiones más húmedas y bosques de coníferas en los sistemas montañosos. La sustitución definitiva del pino por la carrasca tuvo lugar hacia el 5.300 BP (DUPRÉ, 1988).

Como consecuencia de la estabilidad del nivel marino se perfilan los distintos pisos bioclimáticos actuales, ya que las especies mesomediterráneas colonizan las áreas más altas y en las zonas más próximas al nivel del mar se desarrollan los taxones más termófilos (BADAL y CARRIÓN, 2001). En el centro peninsular los pinos han desempeñado un



Resumen didáctico sobre la evolución de la vegetación en la región eurosiberiana y la mediterránea desde el Plioceno superior al Tardiglaciár.

papel mucho más importante en el Holoceno que en la costa; no obstante, los taxones más cálidos tienen un eco en todos los diagramas. En la región eurosiberiana el bosque constituido básicamente por la asociación roble-avellano presenta su máximo desarrollo también en el óptimo climático holoceno alcanzado durante el período Atlántico.

A partir de este momento en las secuencias observadas de la región mediterránea se perfila la vegetación característica de un bosque parque, sotobosque arbustivo, que domina al menos desde el Subboreal hasta la actualidad; destaca el género *Quercus* y el abanico arbustivo acompañante, entre los cuales tenemos fabáceas leñosas, jaras, romeros, lentiscos, coscoja, etc., además del acebuche (*Olea europaea*), que es especialmente importante en las secuencias más meridionales. Por tanto, a partir del 4.500 BP aproximadamente la región mediterránea muestra un paisaje caracterizado por garrigas y matorrales que perduran hasta la actualidad (DUPRÉ, 1988). La región eurosiberiana muestra una evolución semejante que se manifiesta a partir de la expansión de los abetos y hayas (BADAL y ROIRON, 1996).

La degradación del bosque esclerófilo mediterráneo y de los bosques caducifolios templados (roble) en la eurosiberiana podría ser la consecuencia de la aparición de un clima más contrastado, en el cual las diferencias estacionales son más acusadas medidas sobre todo en términos de humedad. No obstante, hay que tener en cuenta un nuevo factor que comienza a actuar hacia el 7.000 BP y que, al menos en la actualidad, es determinante: la acción antrópica.

Progresivamente las sociedades cazadoras fueron sustituidas por comunidades neolíticas sedentarias que empezaron a modificar el paisaje, al menos en la proximidades de su hábitat (DUPRÉ, 1988). El proceso de deforestación ha ido en aumento hasta la actualidad, aunque al menos desde época romana el paisaje debió ser muy similar al de hoy. A partir del Neolítico es muy difícil interpretar la sucesión de la vegetación en términos climáticos dada la presión del hombre sobre el medio, aunque diversos autores indican la existencia de pequeños reajustes climáticos (oscilaciones del Frente Polar) que debieron manifestarse en alternancias de humedad/aridez de mucha menor envergadura.

Desde el punto de vista faunístico, el ascenso de las temperaturas supuso que los grandes mamíferos como el mamut, el rinoceronte lanudo o los ciervos megacerinos siguieran a los hielos en su regresión hacia el N, razón por la cual no se registran en la Península Ibérica; no obstante, esta fauna también desaparece de Europa ya que su biotopo original (estepa-tundra) desapareció. Este hecho puede explicar la extinción de los grandes herbívoros pleistocenos, aunque algunos autores le atribuyen una causa antrópica relacionada con el exceso de caza. Posteriormente, la presión humana fue intensificándose, lo que provocó la desaparición en nuestras latitudes del bisonte, el uro, el caballo, la hiena manchada, el león, etc. Durante el Holoceno superior han continuado las extinciones y así en la actualidad sólo persisten un reducido número de las especies que poblaron la Península Ibérica durante el Pleistoceno. Muchas de ellas están en franca regresión e incluso en peligro de extinción; es el caso del oso pardo, el lince, el ciervo, la cabra hispánica o las aves rapaces.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUSTÍ, J.y ANTÓN, M. (1997): *Memoria de la Tierra. Vertebrados fósiles de la Península Ibérica*. Ediciones del Serbal, 158 p.
- BADAL, E. y ROIRON, P. (1995): La prehistoria de la vegetación en la Península Ibérica. *Saguntum*. Homenatge al Professor Dr. Miquel Tarradell i Mateu, 28: 29-48.
- BADAL, E. y CARRIÓN, Y. (2001): Del Glaciar al Interglaciar: los paisajes vegetales a partir de los restos carbonizados hallados en las cuevas de Alicante. En Villaverde, V, (Ed): *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*, p. 21-40.
- BURJACHS, F. (1990): Evolució de la vegetació i paleoclimatologia des de fa més de 85.000 anys a la regió d'Olot. Anàlisi pol.línica del Pla de l'Estany (Sant Joan les Font, La Garrotxa). *Vitrina*, 5: 40-46.
- CARRIÓN, J. (1992): Late Quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, Southeastern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71: 37-77.
- DUPRÉ, M. (1988): *Palinología y Paleoambiente. Nuevos datos españoles*. Servicio de Investigaciones Prehistóricas, Trabajos varios, 84.
- DUPRÉ, M. y CARRIÓN, J.S. (2001): Palinología. Paisajes valencianos del Pleistoceno superior. En Villaverde, V. (Ed): *De Neardentales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*, 41-44 p.
- FRENZEL, B., PÉCSI, M., VELINCHKO, A. (1992): *Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene-Holocene*. Geographical Research Institute, Hungarian Academy of Science y Gustav Fischer Verlag. Budapest, Stuttgart, 153 p.
- GARCÍA ANTÓN, M., MORLA, C., SAINZ, H. (1990): Consideraciones sobre la presencia de algunos vegetales relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica.

- Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, 86: 95-105.
- GUILLEM, P. (2001): Los micromamíferos y la secuencia climática del Pleistoceno medio, Pleistoceno superior y Holoceno, en la fachada central mediterránea. En Villaverde, V. (Ed): *De Neardentales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*, 57-72.
- JULIÀ, R. y SUC, J. (1980): Analyse pollinique des dépôts lacustres du Pléistocène inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bobila Ordis, Espagne): un élément nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d'Europe Occidentale. *Geobios* 13 (1): 5-19.
- LEROY, S. (1990): *Paléoclimats plio-pléistocènes en Catalogne et Languedoc d'après la palynologie de formations lacustres*. Thèse de doct. Université Sciences et Techniques du Languedoc.
- LÓPEZ GARCÍA, P. y LÓPEZ SÁEZ, J.E. (1999): Contribución al conocimiento del paisaje holoceno de la provincia de Soria. Análisis palinológico en el yacimiento arqueológico de Parpantique. *Acta Geologica Hispanica*, 31 (4): 77-84.
- MARTÍN, J. (1999): *Cambios climáticos. Una aproximación al Sistema Tierra*. Colección Mundo Vivo, Ediciones Libertarias, 324 p.
- MARTÍNEZ TUDELA, A. (1986): *Los travertinos del río Matarraña, Beceite (Teruel). Estudio paleobotánico*. Tesis de Licenciatura. Universitat de València. Inédita.
- MARTÍNEZ VALLE, R. (2001): Los grandes mamíferos pleistocenos. Una aproximación paleoambiental y biostratigráfica. En Villaverde, V. (Ed): *De Neardentales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*, 45-56.
- MONTOYA, P., ALBERDI, M.T., BLÁZQUEZ, A.M., BARBADILLO, L.J., FUMANAL, M.P., VAN DER MADE, J., MARÍN, J.M., MOLINA, A., MORALES, J., MURELAGA, X., PEÑALBER, E., ROBLES, F., RUIZ BUSTOS, A., SÁNCHEZ, A., SANCHIZ, B., SORIA, D. y SZYNDLAR, Z. (1999): La fauna del Plesitoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos*, 55: 127-161.
- PEÑALBA, M.C. (1989): *Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocène du centre-nord de l'Espagne. D'après l'analyse pollinique*. Thèse de Doctorat. Université d'Aix-Marseille III.
- PÉREZ OBIOL, R. (1988): Histoire Tardiglaciaire et Holocène de la végétation de la région volcanique d'Olot (NE Péninsule Ibérique). *Pollen et Spores*, 30 (2):189-202.
- RUIZ ZAPATA, B. y ACASO DELTELL, E. (1985): Perfil polínico de un depósito glacio-lacustre de posible edad Würm en el macizo central de Gredos (Ávila). *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.*, Vol. II: 255-261.
- SÁNCHEZ GOÑI, M.F. (1993): Criterios de base tafonómica para la interpretación de análisis palinológicos en cueva: en ejemplo de la región cantábrica. En Fumanal, M.P. y Bernabeu, J (Eds): *Estudios sobre el Cuaternario*, 117-130.
- SANCHIS MONTESINOS, K. (1994): Análisis polínico de la secuencia de Cova de Bolumini (Benimeli-Beniarbeig). *Cuadernos de Geografía*, 56: 175-206.
- SANZ, A. (1983): Aportación al conocimiento de la flora pliocénica de los alrededores de Papiol (Barcelona). *Paleont. Evol.*, 16: 151-160.
- STEVENSON, A.C. (1985): Studies in the vegetation history of SW Spain. II Palynological investigations al Laguna de las Madres, SW Spain. *Journal of Biogeography*, 12: 293-314.
- SUC, J.P. y ZAGWIJN, W.H. (1983): Plio-Pleistocene correlations between the northwestern Mediterranean region and northwestern Europe according to recent biostratigraphic and palaeoclimatic data. *Boreas*, 12: 153-166.

- VV.AA. (1984). *Plantes Superiors. Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopedia Catalana, Vol. 6, 463 p.
- VV.AA. (1984): *Registre Fòssil. Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopedia Catalana, Vol. 7, 478 p.
- VV.AA. (1984): *Vegetació. Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopedia Catalana, Vol. 7, 442 p.
- VVAA. (1999): *Atapuerca. Nuestros Antecesores*. CSIC y Junta de Castilla y León, 222 p