

HISTORIA PALEOECOLÓGICA Y MODELO DE IDONEIDAD DE *ABIES ALBA* MILL. EN LA CORDILLERA PIRENAICA

F. ALBA SÁNCHEZ¹, J. A. LÓPEZ SÁEZ², B. BENITO DE PARDO¹ & L. LÓPEZ MERINO²

¹ Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Campus Universitario de Fuente Nueva,
Universidad de Granada, 18071 Granada.

² GI Arqueobiología, Instituto de Historia, CCHS, CSIC, Albasanz 26-28, 28037 Madrid
e-mail: falba@ugr.es

ABSTRACT.— *A phytogeographic approach of Abies alba Mill. populations in the Spanish side of the Pyrenees Range is provided. The methodology is based on “Species distribution models” (SDMs) and palaeopalynological Quaternary records from Pyrenees. Articulating the results derived from the SDMs (topo-climatic perspective), and a review of the Quaternary fossil record (climate and anthropic approach), we try to build a historical understanding of the dynamics of these forests. Both tools reveal that Abies alba only occupy a small proportion of their potential distribution range (30%) and offer geographic evidence demonstrating that these populations had a wider altitudinal distribution in the past. We suggest the use of SDMs to reinforce assumptions about the Quaternary distribution of the Iberian Abies alba forest, and to locate refugia for the long-term persistence.*

Keywords: Species distribution models (SDMs), palaeopalynology, *Abies alba*, Spanish Pyrenees.

RESUMEN.— *Presentamos una aproximación fitogeográfica de Abies alba Mill. en la vertiente española de la cordillera pirenaica, basada en “Modelos de Distribución de Especies” (MDEs) y una revisión del registro fósil paleopalínológico cuaternario más sobresaliente de los Pirineos. Articulando los resultados derivados del MDEs (perspectiva topoclimática), y una revisión del registro fósil palinológico cuaternario de los Pirineos (enfoque climático y antrópico), intentaremos realizar una interpretación histórica de la dinámica de estos bosques. El modelo presentado revela que los abetales españoles ocupan en la actualidad el 30% de su potencial geográfico óptimo y ofrece pruebas suficientes que demuestran que A. alba podría haber vivido en un gradiente altitudinal más amplio que el actual. Este trabajo sugiere el empleo de los MDEs para reforzar hipótesis acerca de la distribución cuaternaria de A. alba en la península*

Iberica, así como para ubicar geográficamente refugios que permitan la pervivencia a largo plazo de esta especie.

Palabras clave: Modelos de distribución de especies (MDEs), paleopalinología, *Abies alba*, Pirineos españoles.

1. Introducción

Las regiones montañosas situadas en la franja de los 40° latitud norte fueron importantes refugios biológicos durante los periodos fríos del Cuaternario (HEWITT, 2000). La concatenación de una serie de circunstancias ambientales, y ocasionalmente alguna adaptación fisiológica, aseguraron la supervivencia de numerosas especies que actualmente encuentran ahí sus últimos reductos. El Mediterráneo es uno de los 18 puntos calientes de la biodiversidad mundial, estimándose que cerca de 25.000 especies vegetales, el 50% de ellas endémicas, están albergadas en esta región (COWLING *et al.*, 1996; COMES, 2004). Los Pirineos ilustran este papel de reservorio de biodiversidad y de refugio para especies amenazadas, pues tanto en su vertiente española como francesa existe gran variedad de ecosistemas, una multiplicidad de nichos ecológicos y una riqueza específica eminentemente elevada (COMÍN & MARTÍNEZ RICA, 2007; GARCÍA & GÓMEZ, 2007; MÉDAIL & QUÉZEL, 1999)

Los abetales de *Abies alba* Mill. constituyen una de las formaciones boscosas más originales de la Península Ibérica, actualmente restringida a la cordillera de los Pirineos; aunque con toda probabilidad son vestigios de poblaciones que alcanzaron su máxima extensión durante el Holoceno medio (JALUT *et al.*, 1996, 1998; PÈLACHS *et al.*, 2009). La persistencia hasta la actualidad de estos bosques en diversos sistemas montañosos de la Cuenca Mediterránea, desde las glaciaciones cuaternarias, ha sido posible gracias a la existencia de refugios locales (BENNETT *et al.*, 1991; SYKES *et al.*, 1996; TABERLET & CHEDDADI, 2002; TZEDAKIS *et al.*, 2002; CARRIÓN *et al.*, 2003; WILLIS & NIKLAS, 2004). La complejidad orográfica y el estrecho gradiente climático que caracteriza a las montañas mediterráneas proporcionaron un dilatado rango de hábitats donde distintas poblaciones de *Abies* pudieron migrar y sobrevivir hasta nuestros días. Las zonas refugios han actuado a lo largo del Cuaternario como reguladores del clima controlando el impacto de la aridez regional sobre las poblaciones forestales allí resguardadas (TZEDAKIS *et al.*, 2002); este hecho sugiere que algunas especies, entre ellas *Abies alba*, han mostrado cierto grado de conservación del nicho ecológico durante el Cuaternario (PEARMAN *et al.*, 2008).

El período de aparición de las distintas especies circummediterráneas del género *Abies*, así como el lugar de origen y posteriores migraciones, es aún un tema controvertido al no existir evidencias suficientes que expliquen las relaciones interespecíficas y la disyunción actual de su área de distribución (BLANCO *et al.*, 1997). Durante el Plioceno Inferior (~5 MA), parece que la Cuenca Mediterránea debió estar ocupada por extensos bosques del antepasado común de los abetos mediterráneos actuales (MEYEN, 1987; LINARES & CARREIRA, 2006). A partir de este ancestro, sucesivas migraciones y fragmentaciones en núcleos cada vez más pequeños y aislados favorecerían la diversificación y zonación en dos grupos bien diferenciados: i) abetos arcaicos y ii) abetos modernos (FARJON & RUSHFORTH, 1989). *Abies alba* formaría parte del segundo grupo de abetos circummediterráneos, que engloba a especies con rasgos morfológicos más modernos, y que indicaría una especiación más tardía. Estos últimos se distribuirían por la zona norte y noroccidental de la Cuenca Mediterránea, donde la aridificación del clima progresó lentamente y alcanzó menor intensidad que en localidades más meridionales (AUSSENAC, 2002).

En la actualidad *Abies alba* ocupa las principales zonas montañosas del Centro y el Sur de Europa (Figura 1). Excepcionalmente, algunas poblaciones se extienden hacia el ámbito climático del Mediterráneo, como las situadas en el sur de Francia (Pre-Alpes de Provenza, Sur de los Pirineos y Alpes Marítimos), Noreste de España (Cataluña), y Sur de Italia (Calabria). Estas dos últimas poblaciones, junto a las existentes en el resto de los Pirineos, pertenecen a ecotipos genéticamente diferenciadas del resto (VICARIO *et al.*, 1995; FADY *et al.*, 1999), lo que sugiere una temprana segregación del área de distribución principal. Las poblaciones europeas generalmente aparecen asociadas a *Fagus sylvatica* L. en zonas de media y baja montaña, y a *Picea abies* (L.) Karst. en cotas superiores. Además, *Abies* forma bosques puros en el dominio subalpino de determinadas zonas de los Alpes del Sur, donde *Picea abies* está ausente (QUÉZEL & MÉDAIL, 2003).

En la Península Ibérica, *Abies alba* (Figura 2) ocupa casi exclusivamente la cadena montañosa de los Pirineos, y las masas principales se localizan en las provincias de Lleida, Huesca y Navarra, alcanzando el límite meridional en la Sierra de Guara y en el Montseny (LÓPEZ GONZÁLEZ, 2001; GARCÍA LÓPEZ & ALLUÉ CAMACHO, 2005). Los abetales españoles constituyen masas boscosas puras o mezcladas con *Fagus sylvatica* o *Pinus sylvestris* L. Preferentemente ocupan altitudes intermedias (700-1700 m), aunque con cierta frecuencia alcanzan cotas de 2.000 m donde habitualmente se asocian con *Pinus uncinata* Mill. En cuanto a los requerimientos ecológicos, las principales poblaciones se establecen en los valles más húmedos y umbrosos, sobre suelos bien estructurados, a veces algo encharcados, y tanto de carácter calizo

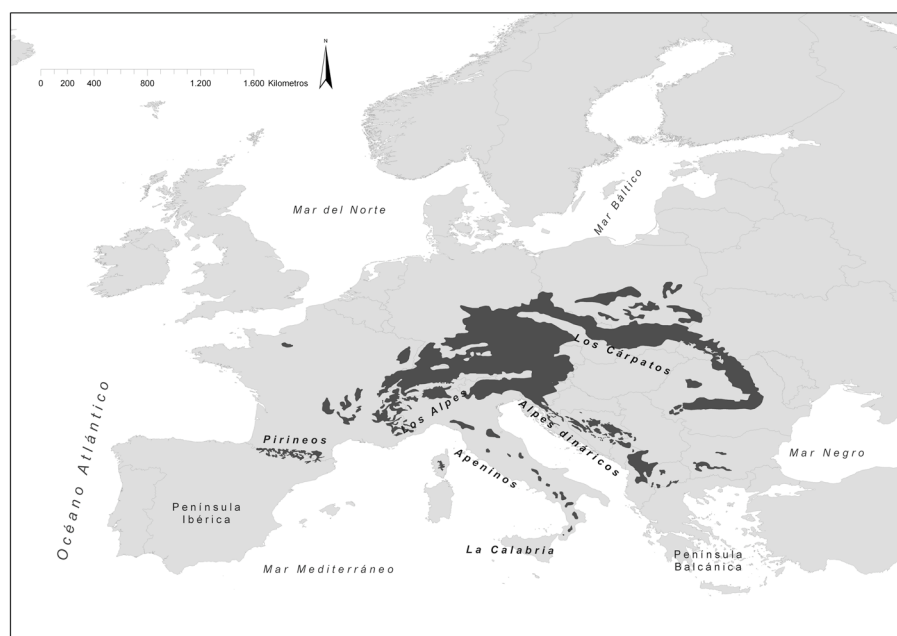


Figura 1. Distribución actual del *Abies alba* en el área circummediterránea. Tomada del European Forest Genetic Resources Programme.

Figure 1. Spatial distribution of *Abies alba* in the Mediterranean region. Obtained from the European Forest Genetic Resources Programme.

como silíceo. Es árbol de climas fríos y húmedos, donde la lluvia cae principalmente en forma de nieve. Es muy exigente con el reparto de las precipitaciones anuales, perjudicándole extraordinariamente la sequía estival, que nunca debe alcanzar registros mensuales inferiores a 300 mm. En lo referente al régimen térmico, posee baja tolerancia a la oscilación estacional, y, aunque resiste bien los inviernos fríos, le afectan las heladas tardías una vez iniciado su periodo vegetativo (BLANCO *et al.*, 1997).

Aunque tradicionalmente el clima ha sido considerado como el factor que con más peso contribuye a la distribución espacial de las especies forestales europeas (SVENNING *et al.*, 2008), numerosos estudios paleobotánicos han demostrado que la configuración de los bosques ibéricos, a partir del Holoceno medio, está mediatizada por la dinámica antrópica de las primeras sociedades agrícolas neolíticas y las calcolíticas (LÓPEZ SÁEZ *et al.*, 2006a, 2006b, 2007-2008; CARRIÓN *et al.*, 2007). Desde esta perspectiva, cabe señalar

que, los abetales pirenaicos han mostrado una importante recesión de su área, dos milenios atrás, debida fundamentalmente a factores relacionados con la intervención humana (GALOP, 1998; PÉLACHS *et al.*, 2009). Pese a ello, la literatura ecológica documenta casos, relativamente recientes, donde la relación entre clima y decaimiento del bosque parece evidente, dada la rapidez de la perturbación y la sincronía entre ambos procesos (AUCLAIR, 2005; JUMP *et al.*, 2006). En este sentido, el decaimiento del abeto en el Pirineo occidental, observado desde la década de los 80, parece estar directamente vinculado a sucesivos episodios de sequía estival (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 2007) y no a la mano del hombre. Las previsiones del cambio climático hacen temer una recurrencia cada vez mayor de sequías graves del tipo de la mencionada, lo que podría comprometer seriamente el futuro de estas masas boscosas.

En el contexto actual de calentamiento global, conocer la respuesta que presenta la vegetación sometida a cambios climáticos abruptos resulta de suma importancia para previsiones futuras. De los estudios paleoecológicos puede deducirse que la principal respuesta de las especies arbóreas a las osci-

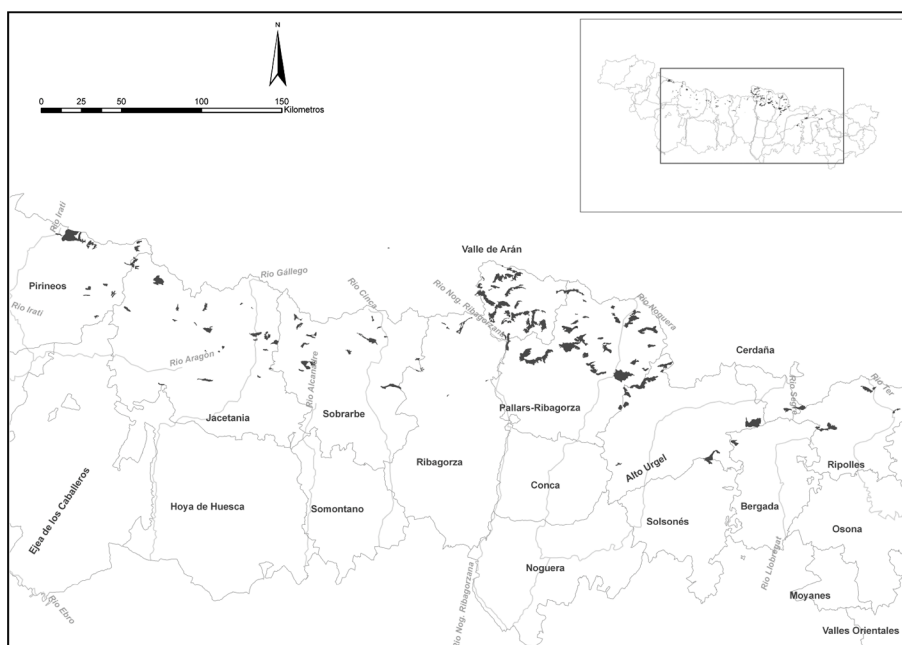


Figura 2. Área de distribución actual de las poblaciones de *Abies alba* por comarcas geográficas en la Cordillera Pirenaica, vertiente española.

Figure 2. Spatial distribution of the *Abies alba* populations in the Spanish Pyrenees.

laciones climáticas cuaternarias fue la migración hacia zonas refugio o la extinción (SVENNING, 2003). De la literatura ecológica, además, podemos inferir que la mayoría de las especies forestales que han sobrevivido a las perturbaciones cuaternarias, tanto a las de origen climático como antrópico, ocupan en la actualidad una porción muy limitada de su rango de distribución potencial. En el caso que aquí se trata, las poblaciones pirenaicas de *Abies alba*, estudios previos realizados a escala continental, alertaron que éstas ocupan tan sólo el 37% de su rango de distribución potencial (SVENNING & SKOV, 2004). Si a esta peculiaridad se suma que además las poblaciones españolas están fuertemente fragmentadas (Figura 2) y puntualmente degradadas como consecuencia de la acción humana (AUNÓS *et al.*, 2007), estimar el área de distribución potencial de los abetales pirenaicos contribuiría a mejorar los planes de conservación de cara al futuro.

Teniendo en cuenta los postulados anteriores, en este trabajo se propone la utilización de herramientas analíticas tales como los 'modelos de distribución de especies' (MDEs), que basados en el concepto de 'nicho ecológico' permiten dar una aproximación fitogeográfica al rango de distribución potencial de *Abies alba* en los Pirineos, vinculada a los requerimientos ecológicos actuales de esta especie. Asumiendo que *Abies alba* ha presentado cierto grado de conservación del nicho ecológico durante el Cuaternario, intentaremos realizar una interpretación histórica de la dinámica de estos bosques articulando los resultados derivados del MDEs (perspectiva topoclimática), y una revisión del registro fósil palinológico cuaternario más sobresaliente de los Pirineos (enfoque climático y antrópico).

2. Metodología

2.1. Registro fósil de *Abies alba*

La Tabla 1 muestra las evidencias fósiles que cuentan con una porción igual o superior al 1% de polen de *Abies* en los Pirineos españoles. En este sentido, se siguieron básicamente los postulados de HUNTLEY & BIRKS (1983), VAN DER KNAAP *et al.* (2005) y FEURDEAN & WILLIS (2008), quienes consideran que un rango porcentual de 1-2% de polen de *Abies*, en una secuencia paleopalínológica, es indicativo de su llegada local al área de estudio, mientras que valores del orden del 5% indicarían expansión de sus poblaciones. Además las secuencias seleccionadas pueden dar información sobre la validez del modelo de distribución potencial sugerido por el MDE y permiten, a su vez, ubicar geográfica y temporalmente refugios cuaternarios para la espe-

cie. El registro fósil, por tanto, será usado para contrastar los resultados obtenidos mediante MDE, es decir el rango potencial que podría haber ocupado esta especie en el pasado, así como el que potencialmente ocuparía en la actualidad.

Tabla 1. Secuencias paleopalinológicas citadas en este trabajo.
Table 1. *Palaeopalynological sequences cited in this work.*

Registro fósil	Código	Naturaleza	UTMx	UTMy	Altitud (m)	Referencias
Tramacastilla	1	Lago	715103	4732997	1668	Montserrat (1992); González Sampérez <i>et al.</i> (2005)
Formigal	2	Lago	706794	4738638	2303	González Sampérez <i>et al.</i> (2005)
La Ranas	3	Lago	74095	4743995	2092	Montserrat (1992)
El Portalet	4	Turbera	712795	4741889	1802	González Sampérez <i>et al.</i> (2006)
Llauset	5	Lago	805453	4728082	2160	Montserrat & Vilaplana (1987)
La Feixa Baños	6	Turbera	899177	4712608	2150	Gómez Ortiz & Esteban Amat (1993)
de Tredos	7	Turbera	819778	4737028	1750	Bartley (1962)
Banyolas	8	Lago	975853	4680252	175	Pérez Obiol & Julià (1994)
La Palomera	9	Yacimiento	963965	4677714	495	Burjachs (1984)
Sobrestany	10	Lago	1006421	4676918	13	Parra <i>et al.</i> (2005)
Berguedà	11	Paleosuelo	908277	4683398	1580	Pérez Obiol & Roure (1990)

2.2. Modelo de distribución de *Abies alba*

La idoneidad se entiende como el grado de habitabilidad de los lugares para acoger a determinados taxa, desde el punto de vista de su perdurabilidad. Los modelos aquí presentados expresan, en valores de idoneidad, la aptitud del territorio para albergar poblaciones de abetos. La precisión del modelo dependerá, en gran medida, de la selección de las variables predictoras, ya que el estudio de los patrones que determinan la distribución de las especies, además de verse condicionado por variables topoclimáticas, está visiblemente afectado por factores históricos, competencia interespecífica, dispersión, colonización, etc. La tendencia actual es desarrollar patrones de idoneidad basados en variables físicas y en registros de presencia contemporáneos de la especie objeto de estudio. De este modo, los factores históricos o de adaptación al medio quedan implícitamente incluidos en el modelo (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000), puesto que el rango de distribución actual del abeto pirenaico es, por sí mismo, un reflejo de esas interacciones.

El Modelo de Distribución de Especies (MDEs) de *Abies alba* en los Pirineos se estimó mediante el algoritmo MaxExt (*Maximum entropy modeling*

of species geographic distributions) (PHILLIPS *et al.*, 2006; PHILLIPS & DUDIK, 2008) (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). El algoritmo, basado en la cuantificación del nicho ecológico de las especies, está diseñado para calcular la distribución geográfica potencial de éstas, combinando inteligencia artificial (*Machine Learning*) y el principio de máxima entropía (JAYNES, 1957). De este modo, el algoritmo ofrece predicciones que se encuentran entre las más certeras de un grupo amplio de modelos de distribución de especies (ELITH *et al.*, 2006), aunque con la limitación de no tener en cuenta factores intra e interespecíficos (competencia, depredación, dispersión, etc.) que podrían restringir el potencial ecológico de la especie (HILBERT & OSTENDORF, 2001). En definitiva, MaxEnt estimará la probabilidad de presencia de *Abies alba*, en valores de idoneidad (PHILLIPS & DUDIK, 2008), encontrando la distribución de máxima entropía (la más cercana a la uniformidad) a partir de registros de presencia de poblaciones actuales y variables ambientales con influencia en la distribución geográfica de esta especie.

Los registros de presencia de *Abies alba* han sido extraídos del Mapa Forestal de España (1:200.000) (RUIZ DE LA TORRE, 1990). Las masas más importantes se sitúan en la provincia de Lleida (17000 ha), mientras que en Navarra, Huesca, Barcelona y Girona forma pequeños bosquetes frecuentemente mezclados con otras especies forestales. Sobre los 136 polígonos de presencia cartografiados para *Abies alba*, el algoritmo MaxEnt realizó un muestreo aleatorio para extraer el 75% de los registros con los que entrenar el algoritmo y un 25% con los que evaluar los modelos.

En lo que respecta a la selección de las variables predictoras, 11 fueron incorporadas al modelo de distribución, todas con un grado de correlación espacial menor a 0.75. Cinco de ellas representan gradientes de recursos (precipitación anual, precipitación del mes más seco, precipitación del mes más húmedo, radiación solar directa máxima anual y radiación solar directa mínima anual), tres hacen referencia a gradientes directos (temperatura máxima del mes más cálido, temperatura mínima del mes más frío y temperatura anual), y tres a gradientes indirectos (pendiente, exposición topográfica en un radio de 1000 m e índice topográfico de humedad). Los datos climáticos fueron extraídos del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica (NINYEROLA *et al.*, 2005). Los topográficos fueron derivados en el entorno GRASS (GRASS DEVELOPMENT TEAM, 2008), a partir del modelo de elevaciones SRTM (<http://srtm.csi.cgiar.org/>). La resolución espacial seleccionada fue de 200 m (5810 x 4600 celdas, proyección UTM, datum ED50), apropiada para capturar la variabilidad microtopográfica del área de estudio y detectar micronichos en el caso de especies forestales.

Con objeto de mostrar el modelo de distribución de *Abies alba* basado en la cuantificación del nicho ecológico, el formato de salida seleccionado fue el

acumulativo, que representa la distribución de esta especie con valores de idoneidad continuos [0, 100] (PHILLIPS & DUDIK, 2008). Los parámetros fijados para calibrar el modelo fueron más exigentes que los recomendados por PHILLIPS *et al.* (2006): número máximo de iteraciones = 2000; puntos de fondo = 100000 píxeles; regularización = 1.0; convergencia umbral = 1.0×10^{-6} . La evaluación del MDE se realizó mediante análisis AUC/ROC (Area Under the Curve/Receiver Operating Characteristic), utilizando el 25% de muestras de presencia de *A. alba* seleccionadas al azar por MaxEnt. El resultado, expresado como el área bajo la curva ROC (AUC), indica la probabilidad de que un punto de evaluación seleccionado al azar tenga un valor mayor que un punto cualquiera de la muestra aleatoria (PHILLIPS *et al.*, 2006; PHILLIPS & DUDIK, 2008). La prueba de *Jackknife* se usó para calcular la contribución relativa de cada variable al modelo; los resultados de esta evaluación se expresan con una medida conocida como ganancia (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Esta información es de suma importancia para evidenciar los requerimientos ecológicos de cada especie, y que probablemente determinan el área de distribución potencial propia de cada una de ellas. Ambos análisis, AUC y *Jackknife test*, están implementados en MaxEnt.

3. Resultados e interpretación

3.1. Análisis paleopalinológicos

(Todas las fechas radiocarbónicas citadas en este trabajo son edades BP sin calibrar)

En el Pirineo Central, concretamente en la provincia de Huesca, el registro polínico del ibón de Tramacastilla (MONTSERRAT, 1992) (Tabla 1) muestra una presencia nimia de polen de *Abies* (< 1%) entre 7350 y 5900 BP, para a partir de la última fecha (c. 6000 BP) producirse una expansión del abetal (superando el 1%), que se mantienen prácticamente hasta el techo del registro. A partir de 4800-4000 BP, el hayedo y las formaciones herbáceas toman preponderancia en el paisaje, revelando cierto detrimento del abetal. Un estudio posterior, en un depósito paleolacustre junto al ibón de Tramacastilla (GONZÁLEZ SAMPÉRIZ *et al.*, 2005) muestra porcentajes superiores al 2%, indicando la presencia del abeto en la región hacia el 20.600 BP. Una porción semejante se aprecia en una muestra estudiada por los mismos autores en el paleolago de Formigal, y que ha sido datada en 20.120 BP (GONZÁLEZ SAMPÉRIZ *et al.*, 2005). La secuencia polínica del ibón de Las Ranas (MONTSERRAT, 1992) ofrece una dinámica vegetal semejante a la descrita para el ibón de Tramacastilla, con una fecha parecida para la expansión holocena del

abetal. Finalmente, en el registro polínico de la turbera de El Portalet (GONZÁLEZ SAMPÉRIZ *et al.*, 2006), también localizada en el Alto Valle del Gállego, el polen de abeto muestra un primer máximo porcentual anterior a 5410 BP, no siendo hasta el 5058 BP cuando su curva ya es continua, superando incluso el 10% en fechas algo más tardías.

El registro polínico lacustre de Llauset (MONTSERRAT & VILAPLANA, 1987), en el Pirineo leridano, a pesar de su limitación cronológica, también muestra la expansión del abetal en el Holoceno medio, alcanzando su máxima expresión porcentual (c. 10%) hacia 5260 ± 50 BP. En el análisis palinológico de la turbera de La Feixa (GÓMEZ ORTIZ & ESTEBAN AMAT, 1993), situada en la comarca de la Cerdanya (Pirineo Oriental), el porcentaje de polen de *Abies* oscila entre un 2-3% durante el Holoceno medio (según la fecha aportada de 4365 ± 55 BP), si bien con anterioridad éste era inferior al 1%; lo que refleja fielmente una situación regional de dicha especie antes de tal edad y su estabilización en la zona en torno a ella. A posteriori, el hayedo toma el lugar del abetal de forma progresiva, siendo la primera noticia de polen de *Fagus* precisamente en la fecha señalada. Un proceso semejante se advierte en la secuencia polínica de la turbera de Baños de Tredos (BARTLEY, 1962) en el Valle de Arán, aunque la falta de dataciones ^{14}C impide mayor precisión, pero aún así la paulatina degradación del abetal está ligada al progreso del hayedo y al aumento de la vegetación herbácea.

En la secuencia polínica del lago de Banyolas (Girona) (PÉREZ OBIOL & JULIÀ, 1994), que registra la historia de la vegetación de esta comarca (la Garrotxa) del noreste de la Península Ibérica durante los últimos 30 mil años, apenas hay presencia (< 1%) de polen de *Abies* durante el Tardiglaciario, indicando seguramente un origen extra-regional de tal aporte polínico debido a su baja cota altitudinal. Sin embargo, hacia el 6000 BP, el porcentaje de polen de abeto se eleva por encima del 5%. Aunque puntuales, muy interesantes resultan los datos procedentes del análisis polínico del poblado ibérico de La Palomera (Serra de Finestres), ubicado también en la Garrotxa en Girona, donde la única muestra analizada (BURJACHS, 1984) cuantifica hasta c. 2% de polen de *Abies*, lo que inicialmente permitiría suponer la supervivencia de esta especie en la zona de estudio hasta época protohistórica y su posterior extinción en este territorio.

En la comarca catalana del Alt Empordà, el registro polínico obtenido en la cuenca lacustre de Sobrestany (PARRA *et al.*, 2005) resulta muy interesante por mostrar una continuidad poco usual de la curva porcentual de *Abies* durante todo el perfil estratigráfico. Aunque los autores estiman una edad basal del registro de unos 9000 años, lo cierto es que la fecha más antigua de la que dispone es de sólo 5780 ± 410 BP. Es durante el Holoceno medio, cuando conserva porcentajes del orden del 1-3% e incluso puntualmente supera el

5%. Esta situación se mantiene hasta aproximadamente el 3095 ± 35 BP, momento a partir del cual sus poblaciones menguan y su porcentaje se va reduciendo progresivamente para desaparecer prácticamente durante los dos últimos milenios, en paralelo a la matorralización del paisaje y la puesta en escena del cultivo del olivo y cereal y otras actividades antrópicas. Finalmente, en el paleosuelo de Berguedà (Serra de Catllaràs, Barcelona), un estudio polínico sin dataciones (PÉREZ OBIOL & ROURE, 1990), muestra un porcentaje muy elevado de polen de *Abies* con cifras superiores al 10%, pero al que no podemos atribuir ningún momento cronológico preciso.

3.2. Idoneidad de *Abies alba* en el Pirineo: variables ambientales y área potencial

La Tabla 2A muestra una estimación heurística de la contribución relativa de cada variable al modelo proporcionado por MaxEnt. La variable ambiental que contribuye con mayor peso a la estimación del nicho ecológico de *Abies alba* es la precipitación del mes más seco (47,6%), que, según se comentó anteriormente, nunca debe alcanzar registros mensuales inferiores a 300 mm. Asimismo, el análisis indica que la temperatura anual y las mínimas del mes más frío juegan un papel decisivo en su distribución (24,9 y 19,9 %). Otras variables relacionadas con la topografía del terreno, como la radiación mínima o el índice topográfico de humedad parecen contribuir en menor grado.

El análisis AUC muestra valores de 0.988, siendo la desviación estándar igual a 0.005. El test *Jackknife* (Tabla 2B) señala que la variable ambiental que aporta mayor información al modelo, cuando es utilizada de forma aislada, es la 'temperatura media anual', de lo que se deduce que esta variable por sí misma sería útil para estimar la distribución de *Abies alba*. La variable ambiental 'precipitación durante el mes más seco', es la que disminuye el porcentaje de estimación del modelo cuando es omitida, por lo tanto parece poseer información que no está presente en las demás variables.

La Figura 3 representa la distribución potencial de *Abies alba* en los Pirineos identificando zonas que por sus características son potencialmente adecuadas para la presencia de esta especie. La metodología aplicada, basada en valores de idoneidad continuos [0, 100], representa la distribución de esta especie en la Cordillera Pirenaica, del tal forma que aplicando el criterio del percentil 95 descartamos aquellas zonas con valores de idoneidad inferiores a 5% como no aptas para el desarrollo del abeto. Así pues, el número de hectáreas que potencialmente podrían ocupar estas poblaciones, según los distintos rangos de idoneidad, serían: [(5-25 %=106.285 ha); (25-50%=44.162 ha); (50-75%)=20.823 ha; (75-100%=7.998 ha)]. La Figura 4 muestra el diagrama de

Tabla 2. A) Contribución relativa de las variables medioambientales al modelo MaxEnt. B) Resultados del *Test de Jackknife* donde se muestra la importancia relativa de cada variable expresado en valores de ganancia; la columna B.1 muestra los valores cuando la variable es usada de forma aislada en el modelo; la columna B.2 muestra los valores cuando dicha variable es omitida del modelo. P min. (Precipitación del mes más seco); P max. (Precipitación del mes más húmedo); P anual (Precipitación anual); T min. (Temperatura del mes más frío); T max. (Temperatura del mes más cálido); RS max. (Radiación Solar máxima); RS min. (Radiación Solar mínima); T anual (Temperatura media anual); ITH (Índice topográfico de humedad); ET (Exposición topográfica).

Table 2. A) *Relative contribution of the different environmental variables to the model MaxEnt. B) Results of the Jackknife test where the relative importance of each variable is shown in terms of gain; the column B.1 shows the values when the variable is used alone; the column B.2 shows the values of the variable when it is not included in the model. P min. (Precipitation of the driest month); P max. (Precipitation of the most humid month); P anual (Annual precipitation); T min. (Temperatura of the coldest month); T max. (Temperatura of the warmest month); RS max. (Maximum solar radiation); RS min. (Minimum solar radiation); T anual (Mean annual temperature); ITH (Topographic Index); ET (Topographic aspect).*

A) <i>Abies alba</i> vs variables		B) Jackknife	
Variable	Contribución (%)	B.1	B.2
P min.	47,60	1,90	3,10
T anual	24,90	2,70	3,50
T min.	19,90	2,55	3,70
RS min.	4,80	1,25	3,60
P max.	1,00	0,70	3,65
ITH	0,70	0,80	3,55
Inclinación	0,50	1,25	3,65
RS max.	0,40	1,10	3,60
T max.	0,20	1,70	3,75
ET	0,00	0,40	3,75
P anual	0,00	0,80	3,75

dispersión realizado sobre el modelo de idoneidad ilustrado en la Figura 3, construido con 2000 puntos muestreados al azar. Resulta evidente que los rangos de idoneidad con valores superiores al 50% ocuparían cotas situadas entre los 900-2400 m snm. Finalmente, la Figura 5 muestra, en un espacio tri-dimensional, el rango de distribución potencial de *Abies alba* en el Pirineo Central.

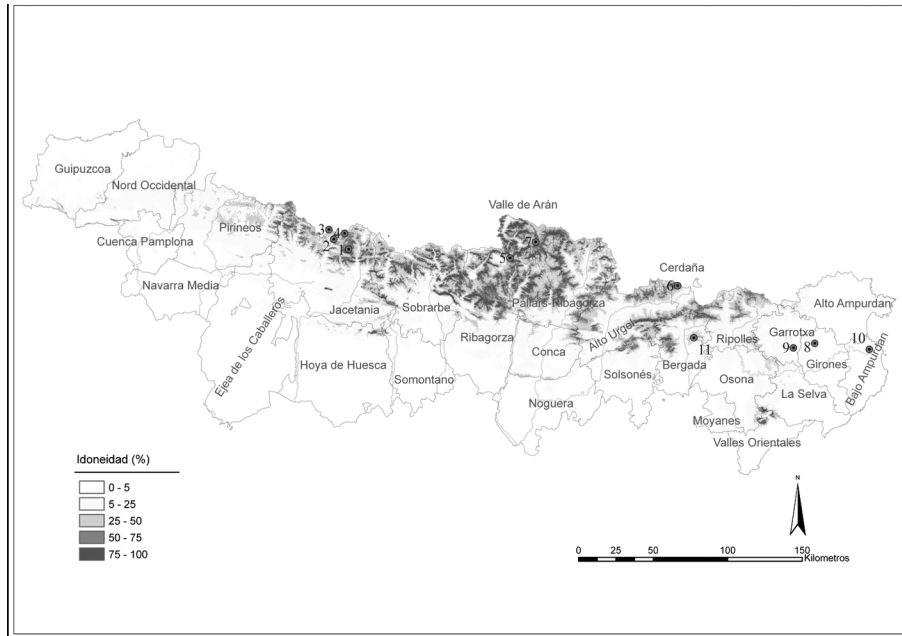


Figura 3. Rango de distribución potencial de *Abies alba* expresado en valores de idoneidad, con indicación de la situación de las secuencias paleopalinológicas citadas en el texto y Tabla 1.

Figure 3. Potential distribution of *Abies alba* in the Spanish Pyrenees.

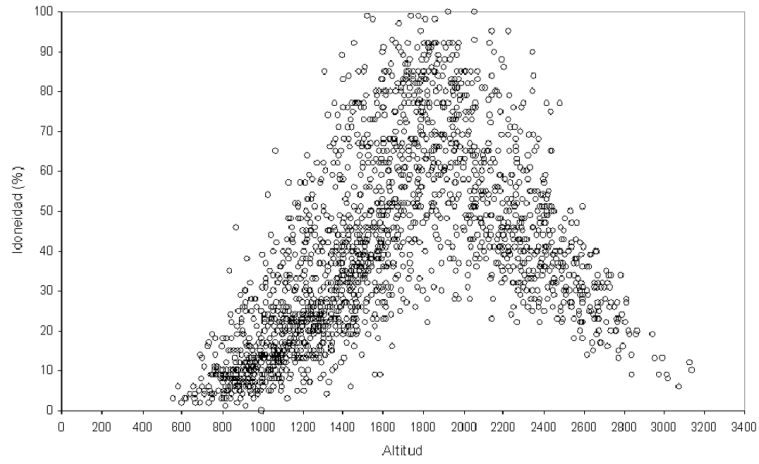


Figura 4. Diagrama de dispersión mostrando las relaciones entre los rangos de idoneidad y la elevación del terreno.

Figure 4. Relationship between the suitability of the Abies alba distribution and the elevation.



Figura 5. Distribución espacial de la idoneidad de *Abies alba* en el Pirineo Central.

Figure 5. Potential distribution of Abies alba in the central Pyrenees.

4. Discusión y conclusiones

El uso conjunto de herramientas analíticas basadas en el concepto de 'nicho ecológico' y en el registro fósil que documenta la presencia de formaciones boscosas de *Abies alba* en distintos periodos del Cuaternario, apoya el papel de los Pirineos y áreas limítrofes como un importante refugio de especies leñosas en periodos de detrimento climático (VALERO-GARCÉS *et al.*, 2000; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ *et al.*, 2004; MULLER *et al.*, 2007; SVENNING *et al.*, 2008), así como el lugar desde donde pudo iniciarse la hipotética expansión geográfica en momentos de recuperación climática (CARRIÓN *et al.*, 2003; LÓPEZ DE HEREDIA *et al.*, 2007). Articulando los resultados de cada una de estas disciplinas puede realizarse una interpretación del rango de distribución potencial de las poblaciones pirenaicas de esta especie, permitiendo asimismo, el mapeo geográfico de múltiples refugios que deben conservarse, ya que representan zonas de especial valor para la persistencia a largo plazo de la diversidad biológica. Los resultados obtenidos de forma independiente por ambas técnicas permiten sugerir que *Abies alba* muestra pocos cambios en el rango de distribución estimado por el MDEs y la documentada a través del registro paleopalinológico, interpretando así que *Abies alba* parece haber conservado su nicho ecológico a través del tiempo.

A la vista de los resultados expuestos en la Figura 3 se puede afirmar que *Abies alba* ocupa en la actualidad una proporción limitada de su rango de distribución potencial, lo que hace pensar en una distribución pasada mucho más amplia, bien en momentos de recuperación climática o en ausencia de presión antrópica (PÉLACHS *et al.*, 2009). Evidentemente, uno de los datos que valida el modelo presentado es que el nicho ecológico de *A. alba* coincide tanto con los datos existentes en el registro fósil como con las manchas de distribución actual en los Pirineos españoles (ver Figuras 2 y 3). Resulta interesante señalar que el modelo (Figura 3) perfila áreas de idoneidad en localidades en las que actualmente no existe la especie (Figura 2), por lo que resultaría de gran utilidad acudir al registro fósil paleopalinológico para comprobar si alguna de esas áreas, teóricamente idóneas para *Abies alba* pero en las hoy está ausente, fueron en el pasado zonas donde este abeto estuvo presente.

El registro fósil del polen de *Abies* a lo largo del Pirineo (Figura 3, Tabla 1) permite sugerir la existencia de refugios glaciares de esta especie, posiblemente de pequeños reductos poblacionales que, además de los hoy conocidos, se ubicarían en valles abrigados en el interior de los macizos montañosos. La situación más emblemática es la del Valle del Gállego, en el Pirineo Central aragonés, donde los registros polínicos del El Portalet, Tramacastilla y Formigal demuestran con claridad la persistencia del abetal en momentos de marcado detrimento climático al final del Pleistoceno. Es probable que

algunas de estas poblaciones se extendieran incluso a menor cota, en los alrededores de Banyolas, durante el Tardiglaciario.

Con la llegada del Holoceno, el abeto empieza a ser más frecuente en las secuencias polínicas pirenaicas, no siendo hasta el máximo térmico c. 6000 BP cuando en muchas de ellas se puede atestiguar su presencia local toda vez que se superan porcentajes del orden del 2%. Esta expansión postglaciario del abetal se observa netamente en el Pirineo Central aragonés (Tramacastilla, Las Ranas, El Portalet), en el Pirineo Central leridano (Llauset, Baños de Tredos) así como en el Pirineo Oriental de Girona (La Feixa), e incluso en el pre-Pirineo barcelonés (Berguedà), y sin duda está relacionada con un aumento de la temperatura. En cambio, algo más de un milenio más tarde, con mayor nitidez a partir de 4500 BP, el abetal empieza a reducir sus poblaciones en todo el Pirineo a la vez que el hayedo se hace más importante. Es posible que además de darse unas condiciones climáticas más adversas para el abeto, la antropización de los ecosistemas pirenaicos favoreciera la expansión del haya. Esta fuerte propagación de los bosques de *Fagus sylvatica* ha sido documentada recientemente por LÓPEZ-MERINO *et al.*, (2008) para el Sistema Ibérico septentrional. TINNER & LOTTER (2006) defienden que *Fagus sylvatica* ha sobrevivido en Europa gracias a la presión humana, en tanto que otros árboles de hoja caduca (tilo, olmo, fresno, etc.) o coníferas como el abeto han estado fuertemente desfavorecidos. Además, estos autores sospechan que en ausencia del impacto humano, el abeto podría haberse expandido a áreas del continente donde actualmente la especie no está presente. Este hecho sugiere que la propagación de *A. alba* hacia otras cordilleras de la Península Ibérica podría haberse detenido a causa de la interferencia humana en los Pirineos.

Los registros polínicos indican que el abeto pudo formar parte de la vegetación local de muchas zonas del Alto Valle del Gállego, en el Pirineo oscense, donde hoy está ausente, pues todas las secuencias polínicas de esta zona ofrecen datos razonables sobre la importancia que tuvo el abetal a partir del Holoceno medio y su declive posterior (Figuras 2 y 3). Quizá los casos más claros sean El Portalet y Tramacastilla, con un valor de idoneidad de 73% y 68% respectivamente. Esta conclusión puede extrapolarse al Pirineo catalán, siendo el caso más significativo el de La Feixa (idoneidad 60%), zona hoy relativamente alejada de abetales (Figura 2 y 3) pero cuyo análisis polínico muestra la expansión del abetal con el aumento de las temperaturas a partir del 6000 BP. En La Feixa, además, el comienzo del declive del abetal está muy bien situado cronológicamente a partir de 4365 BP, momento en que aumentan las poblaciones herbáceas y progresa el hayedo, existiendo una relación muy evidente entre estos hechos y el desarrollo de actividades antrópicas, tales como la ocurrencia de incendios, un aumento de la presión ganadera y

las primeras evidencias de pólenes de cereal (BOLÒS I CAPDEVILA & GÓMEZ ORTIZ, 1999).

Más complicado resulta interpretar la presencia de porcentajes moderados de polen de *Abies* en secuencias situadas en cotas altitudinales bajas como la Garrotxa (Banyolas, La Palomera) y Alt Empordà (Sobrestany), donde también se aprecia la progresión del abetal durante el Holoceno medio. De hecho, el modelo de idoneidad otorga un valor bajo (6%), pero aun así significativo a la situación de La Palomera, por lo que llegado el caso sería incluso posible admitir que en el pasado el abeto pudo colonizar algunas zonas de la región durante el Holoceno medio. Sin embargo, también es posible que la progresión de los abetales en altitud implicara un aporte polínico hacia los sedimentos lacustres de Banyolas o Sobrestany mediante las vías hidrográficas comarcales.

Mediante el uso de MDEs, hemos determinado que el número de hectáreas que potencialmente podría ocupar *Abies alba* en los Pirineos meridionales sería del orden de unas 28.821 ha en la categoría de máxima exigencia (>50%). Estos datos contrastan con lo señalado por GARCÍA LÓPEZ & ALLUÉ CAMACHO (2005), quienes estiman un área fitoclimática factorial potencial de alta viabilidad del abetal cercano a las 26.900 ha. Sea como fuere, ambas aproximaciones vienen a corroborar lo apuntado desde postulados geobotánicos (BLANCO *et al.*, 1997) en el sentido de admitir que la distribución actual del abetal en la Península Ibérica es inferior al área potencial de dicha especie.

Los abetales pirenaicos ibéricos ocuparían preferentemente altitudes intermedias (700-2000 m) aunque con tendencia a aumentar su idoneidad con la altitud (< 2400 m) (Figura 4 y Figura 5), de tal forma que las principales masas boscosas se establecerían en los valles más húmedos y umbrosos del interior de la cordillera pirenaica (Figura 5), compartiendo hábitat con *Fagus sylvatica* y puntualmente con *Pinus uncinata*. TINNER & LOTTER (2006) afirman que aunque *F. sylvatica* y *Abies alba* poseen requerimientos climáticos similares, *A. alba* es más competitivo cuando las precipitaciones del verano son más elevadas y las temperaturas más bajas, afirmación que corroboraría que tanto la precipitación del mes más seco como la temperatura anual y la del mes más frío sean las variables que mejor explican la distribución potencial del abeto en Pirineos (Tabla 2).

Desde el punto de vista territorial, las comarcas del Valle de Arán, Ribagorza y Alto Urgel sería donde se ubicarían las principales masas, observándose una pérdida de idoneidad hacia el este y el oeste de los Pirineos (Figura 3). Es interesante señalar que el modelo presentado ofrece pruebas suficientes que demuestran que *Abies alba* podría haber vivido en el Pirineo a mayor altitud de la que actualmente ocupa. De hecho, durante el Holoceno

medio, algunos registros polínicos procedentes de zonas situadas por encima de los 2000 m (Las Ranas, Llauset, La Feixa) demuestran la importancia del abetal; e incluso hoy muchos de los registros tienen valores de idoneidad relativamente altos (Figura 3): El Portalet (73%), Tramacastilla (68%), La Feixa (60%), Baños de Tredos (55%), Llauset (53%), Berguedà (47%), Las Ranas (37%) y Formigal (26%). Se evidencia por tanto una correlación sobresaliente entre idoneidad actual del abeto en la ubicación de dichos registros y la información aportada por sus secuencias paleopalinológicas.

En conclusión, los modelos versados en el nicho ecológico, que se basan en la distribución geográfica moderna de una determinada especie, ayudan a entender las posibles variaciones temporales en el rango de distribución de *Abies alba*, estimadas a partir del registro fósil. Esto es particularmente importante en el contexto actual del cambio global, pues aplicando 'lecciones del pasado' podrá mejorarse, en gran medida, la eficacia de los esfuerzos conservacionistas (TABERLET & CHEDDADI, 2002). Las políticas de conservación deben centrar sus esfuerzos en una comprensión de los mecanismos que han sustentando la diversidad biológica durante largos períodos de tiempo, valorando los requerimientos ecológicos que han permitido la pervivencia de algunas poblaciones de *Abies alba* hasta nuestros días. De igual forma, estimar el área potencial de distribución de la especie, fuertemente fragmentado, contribuiría a mejorar los planes de recuperación forestal (MOTTA & GARBARINO, 2003; AUNÓS *et al.*, 2007). El presente estudio revela que los abetales españoles ocupan en la actualidad el 66% de su potencial geográfico óptimo (idoneidad: 50-100%), alcanzando tan sólo el 30% de su potencial cuando el umbral de idoneidad lo situamos en el 25%, coincidiendo con los resultados que SVENNING & SKOV (2004, 2007) obtuvieron para *Abies alba* a escala continental.

El modelo propuesto representa una "idealización" del paisaje pirenaico donde queda claramente diferenciado el área potencial de *Abies alba* (Figuras 3 y 5) como resultado de la adaptación a un patrón fisiográfico de bosque templado. Las variables ambientales, tales como los gradientes de recursos (la precipitación del mes más seco), las características topográficas u otros parámetros climáticos que representan gradientes directos (temperatura anual), han afectado claramente al rango de distribución de *Abies alba* a lo largo de la Cordillera pirenaica (Tabla 2), lo que demuestra la utilidad de utilizar modelos basados en el nicho ecológico para investigar patrones fitogeográficos (ANDERSON *et al.*, 2003; CHASE & LEIBOLD, 2003; COSTA *et al.*, 2007; PEARMAN *et al.*, 2008). En este sentido, este trabajo sugiere el uso de los MDEs para reforzar hipótesis acerca de la distribución en el Cuaternario de las especies vegetales.

Agradecimientos

Este trabajo se ha visto beneficiado por la financiación de los siguientes proyectos: Programa Consolider TCP-CSD2007-00058 (Programa de Investigación en Tecnologías para la valoración y conservación del Patrimonio Cultural) y HAR2008-06477-C03-03/HIST (Plan Nacional de I + D + i, Ministerio de Educación y Ciencia).

Referencias

- ANDERSON, R. P.; LEW, D. & PETERSON, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modelling* 162: 211-232.
- AUCLAIR, A. N. D. (2005). Patterns and general characteristics of severe forest dieback from 1950 to 1995 in the northeastern United States. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1342-1355.
- AUNÓS, A.; MARTÍNEZ, E. & BLANCO, R. (2007). Tipología selvícola para los abetales españoles de *Abies alba* Mill. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16: 52-64.
- AUSSENAC, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59: 823-832.
- BARTLEY, D.D. (1962). Pollen analysis of a small peat deposit at Baños de Tredos, near Viella in the Central Pyrenees. *Pollen et Spores* 4: 105-110.
- BENNETT, K.D.; TZEDAKIS, P.C. & WILLIS, K.J. (1991). Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- BOLÒS I CAPDEVILA, M. & GÓMEZ ORTIZ, A. (1999). Estatge supraforestal i ramaderia transhumant al Pirineu oriental. Evolució el paisatge. En: *Geoarqueologia i Quaternari litoral. Memorial M.P. Fumanal*, pp. 83-90. Universitat de València, València.
- BLANCO, E.; CASADO, M.A.; COSTA, M.; ESCRIBANO, R.; GARCÍA, M.; GÉNOVA, M.; GÓMEZ, A.; GÓMEZ, F.; MORENO, J.C.; MORLA, C.; REGATO, P. & SÁINZ, H. (1997). *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, Barcelona.
- BURJACHS, F. (1984). Anàlisi pol·línica del poblament ibèric de La Palomera (La Garrotxa). *Revista de Girona* 108: 38.
- CAMARERO, J.J., & GUTIÉRREZ, E. (2007). Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian system (NE Spain). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39: 210-217.
- CARRIÓN, J.S.; ERRIKARTA, Y.I.; WALKER, M.J.; LEGAZ, A.J.; CHAÍN, C. &

- LÓPEZ, A. (2003). Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology & Biogeography* 12: 119-129.
- CARRIÓN, J.S., FUENTES, N., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., SÁNCHEZ, L., FINLAYSON, J.C., FERNÁNDEZ, S. & ANDRADE, A. (2007). Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455-1475.
- CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University Of Chicago Press, Chicago.
- COMES, H.P. (2004). The Mediterranean region - a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist* 164: 11-14.
- COMÍN, F. & MARTINEZ RICA, J.P. (2007). Los Pirineos en el contexto de las montañas del mundo: rasgos generales y peculiaridades. *Pirineos* 162: 13-41.
- COSTA, G. C.; WOLFE, C.; SHEPARD, D. B.; CALDWELL, J. P. & VITT, L. J. (2007) Detecting the influence of climatic variables on species distributions: A test using Gis Niche-Based Models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography* 35: 637-646.
- COWLING, R.M.; RUNDEL, P.W.; LAMONT, B.B.; ARROYO, M.K. & ARIANOUTSOU, M. (1996). Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 362-366.
- ELITH, J.; GRAHAM, C.H.; ANDERSON, R.P.; DUDIK, M.; FERRIER, S.; GUISAN, A.; HIJMANS, R.J.; HUETTMANN, F.; LEATHWICK, J.R.; LEHMANN, A.; LI, J.; LOHMANN, L.G.; LOISELLE, B.A.; MANION, G.; MORITZ, C.; NAKAMURA, M.; NAKAZAWA, Y.; OVERTON, J.M.M.; PETERSON, A.T.; PHILLIPS, S.J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; SCHAPIRE, R.E.; SOBERÓN, J.; WILLIAMS, S.; WISZ, M.S. & ZIMMERMANN, N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- FADY, B.; FOREST, I.; HOCHU, I.; RIBIOLLET, A.; DE BEAULIEU, J.-L. & PASTUSZKA, P. (1999). Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. populations from south-eastern France. *Forest genetics* 6: 129-138.
- FARJON, A. & RUSHFORTH K. D. (1989). A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburgh* 46: 59-79.
- FEURDEAN, A. & WILLIS, K.J. (2008). Long-term variability of *Abies alba* in NW Romania: implications for its conservation management. *Diversity and Distributions* 14: 1004-1017.
- GALOP, D. (1998). *La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée*. Geode, Laboratoire d'Ecologie Terrestre, Toulouse.
- GARCÍA, M. B. & GÓMEZ, D. (2007). Flora del Pirineo aragonés. *Patrones*

- espaciales de biodiversidad y su relevancia para la conservación. *Pirineos* 162: 71-88.
- GARCÍA LÓPEZ, J.M. & ALLUÉ CAMACHO, C. 2005. Caracterización y potencialidades fitoclimáticas de abetales (*Abies alba* Mill.) en la Península Ibérica. *Ecología* 19: 11-28.
- GÓMEZ ORTIZ, A. & ESTEBAN AMAT, A. (1993). Análisis polínico de la turbera de La Feixa (La Màniga, Cerdanya, 2.150 m). Evolución del paisaje. En: Fumanal, M.P. & Bernabeu, J. (Eds.), *Estudios sobre Cuaternario, medios sedimentarios, cambios ambientales, hábitat humano*, pp. 185-190. Universitat de València, València.
- GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P.; VALERO GARCÉS, B.L.; CARRIÓN, J.S. (2004). Was the Ebro valley a refugium for temperate trees? *Anales de Biología* 26: 13-20.
- GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P.; VALERO GARCÉS, B.L.; CARRIÓN, J.S.; PEÑAMONNÉ, J.L.; GARCÍA-RUIZ, J.M. & MARTÍ-BONO, C. (2005). Glacial and Lateglacial vegetation in northeastern Spain: New data and a review. *Quaternary International* 140-141: 4-20.
- GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P.; VALERO GARCÉS, B.L.; MORENO, A.; JALUT, G.; GARCÍA RUIZ, J.M.; MARTÍ BONO, C.; DELGADO HUERTAS, A.; NAVAS, A.; OTTO, T. & DEDOUBAT, J.J. (2006). Climate variability in the Spanish Pyrenees during the last 30,000 yr revealed by the El Portalet sequence. *Quaternary Research* 66: 38-52.
- GRASS DEVELOPMENT TEAM (2008) *Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software, Version 6.3.0*. <http://grass.osgeo.org>.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- HEWITT, G.M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HILBERT, D.W. & OSTENDORF, B. (2001). The utility of artificial neural networks for modelling the distribution of vegetation in the past, present and future climates. *Ecological Modelling* 146: 311-327.
- HUNTLEY, B. & BIRKS, H.J.B. (1983). *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- JALUT, G., AUBERT, S., GALOP, D., FONTUGNE, M. & BELLET, J.M. (1996). Type regions F-zg and F-r, the northern slope of the Pyrenees. En: BERGLUND, B.E., BIRKS, H.J.B., RALSKA-JAZIEWICZOWA, M. & WRIGHT, H.E. (Eds.), *Palaeoecological events during the last 15000 years – Regional syntheses of Palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*, pp. 612-632. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- JALUT, G.; GALOP, D.; BELET, J.M.; AUBERT, S.; ESTEBAN AMAT, A.; BOUCHETTE, A.; DEDOUBAT, J.J. & FONTUGNE, M. (1998). Histoire des

- forêts du versant nord des Pyrénées au cours des 30000 dernières années. *Journal of the Botanical Society of France* 5: 73-84.
- JAYNES, E.T. (1957). Information Theory and Statistical Mechanics. *Physical Review* 106: 620-630.
- JUMP, A. S.; HUNT, J. M. & PEÑUELAS, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12: 1-12.
- LINARES, J.C. & CARREIRA, J.A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Revista ecosistemas* 15 (3). <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=454>
- LÓPEZ DE HEREDIA, U.; CARRIÓN, J.S.; JIMÉNEZ, P.; COLLADA, C. & GIL, L. (2007). Molecular and palaeoecological evidence for multiple glacial refugia for evergreen oaks on the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 34: 1505-1517.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G.A. (2001). *Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares: especies silvestres y las principales cultivadas*. Ed. Mundi-Prensa, Madrid.
- LÓPEZ-MERINO, L, LÓPEZ-SÁEZ, J.A., RUIZ ZAPATA, M.B. & GIL GARCÍA, M.J. (2008). Reconstructing the history of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the north-western Iberian Range (Spain): from Late-Glacial refugia to the Holocene anthropic-induced forests. *Review of Palaeobotany and Palynology* 152: 58-65.
- LÓPEZ SÁEZ, J.A., GALOP, D., IRIARTE CHIAPUSSO, M.J. & LÓPEZ MERINO, L. (2007-2008). Paleoambiente y antropización en los Pirineos de Navarra durante el Holoceno medio (VI-IV milenios cal. BC): una perspectiva palinológica. *Veleia* 24-25: 645-653.
- LÓPEZ SÁEZ, J.A., LÓPEZ GARCÍA, P. & LÓPEZ MERINO, L. (2006a). La transición Mesolítico-Neolítico en el Valle Medio del Ebro y en el Prepirineo aragonés desde una perspectiva paleoambiental: dinámica de la antropización y origen de la agricultura. *Revista Iberoamericana de Historia* 1: 4-11.
- LÓPEZ SÁEZ, J.A., LÓPEZ GARCÍA, P. & LÓPEZ MERINO, L. (2006b). El impacto humano en la Cordillera Cantábrica: Estudios palinológicos durante el Holoceno medio. En: MAILLO, J.M. & BAQUEDANO, E. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Victoria Cabrera. Zona Arqueológica*, 7 (1): 122-131. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares.
- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P. (1999). Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology* 13: 1510-1513.
- MEYEN, S.V. (1987). *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, London.

- MONTERRAT, J. (1992). *Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo: Estudio palinológico*. Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología, 6. Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC, Zaragoza.
- MONTERRAT, J. & VILAPLANA, J.M. (1987). The paleoclimatic records of the Upper Pleistocene and Holocene in the Llauset Valley (Central Southern Pyrenees). *Pirineos* 129: 107-113.
- MOTTA, R. & GARBARINO, F. (2003). Stand history and its consequences for the present and future dynamic in two silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the high Pesio Valley (Piedmont, Italy). *Annals of Forest Science* 60: 361-370.
- MULLER, S.D.; AKAGAWA, T.; DE BEAULIEU, J.L.; COURT-PICON, M.; CARCAILLET, C.; MIRAMONT, C.; ROIRON, P.; BOUTTERIN, C.; ALI, A.A. & BRUNETO MYERS, H. (2007). Post-glacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. *Journal of Biogeography* 34: 876-899.
- NINYEROLA, M.; PONS, X. & ROURE, J.M. (2005). *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra. <http://opengis.uab.es>.
- PARRA, I.; VAN CAMPO, E. & OTTO, T. (2005). Análisis palinológico y radiométrico del sondeo Sobrestany. Nueve milenios de historia natural e impactos humanos sobre la vegetación del Alt Empordà. *Empúries* 54: 33-44.
- PÈLACHS, A., PÉREZ-OBÍOL, R., NINYEROLA, M. & NADAL, J. (2009). Landscape dynamics of *Abies* and *Fagus* in the southern Pyrenees during the last 2200 years as a result of anthropogenic impacts. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Doi: 10.1016/j.revpalbo.2009.04.005
- PEARMAN, P.B.; RANDIN, C.F.; BROENNIMANN, O.; VITTOZ, P.; VAN DER KNAAP, W.O.; ENGLER, R.; LAY, G.L.; ZIMMERMANN, N.E. & GUIBAN, A. (2008). Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* 11: 357-369.
- PÉREZ OBÍOL, R. & JULIÀ, R. (1994). Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000-Yr pollen record from Lake Banyoles. *Quaternary Research* 41: 91-98.
- PÉREZ OBÍOL, R. & ROURE, J.M. (1990). Evidència de la regressió recent des les avetoses a partir de les anàlisis pol·líniques. *Orsis* 5: 5-11.
- PHILLIPS, S.J. & DUDIK, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- PHILLIPS, S.J.; ANDERSON, R.P. & SCHAPIRE, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.

- QUÉZEL, P. & MÉDAIL, F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- RUIZ DE LA TORRE, J. (1990). *Mapa Forestal de España*. ICONA-M.A.P.A., Madrid.
- SVENNING, J.C. (2003). Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters* 6: 646-653.
- SVENNING, J.C.; NORMAND, S. & KAGEYAMA, Y.M. (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117-1127.
- SVENNING, J.C. & SKOV, F. (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565-573.
- SVENNING, J.C. & SKOV, F. (2007). Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters* 10: 453-460.
- SYKES, M.T.; PRENTICE, I.C. & CRAMER, W. (1996). A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23: 203-233.
- TABERLET, P. & CHEDDADI, R. (2002). Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* 297: 2009-2010.
- TINNER, W., LOTTER, A.F. (2006). Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quaternary Science Reviews* 25: 526-549.
- TZEDAKIS, P.C.; LAWSON, I.T.; FROGLEY, M.R.; HEWITT, G.M. & PREECE, R.C. (2002). Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: Evolutionary Implications. *Science* 297: 2044-2047.
- VALERO-GARCÉS, B. L., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., DELGADO-HUERTAS, A., NAVAS, A., MACHÍN J., & KELTS, K. (2000). Lateglacial and Late Holocene environmental and vegetational change in Salada Mediana, central Ebro Basin, Spain. *Quaternary Internacional* 73-74: 29-46.
- VAN DER KNAAP, W.O.; VAN LEEUWEN, J.F.N.; FINSINGER, W.; GOBET, E.; PINI, R.; SCHWEIZER, A.; VALSECCHI, V. & AMMANN, B. (2005). Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15,000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quaternary Science Reviews* 24: 645-680.
- VICARIO, F.; VENDRAMIN, G.G.; ROSSI, P.; LIO, P. & GIANNINI, R. (1995). Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relict population of *Abies nebrodensis*. *Theoretical and Applied Genetics* 90: 1012-1018.
- WILLIS, K. & NIKLAS, K. (2004). The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transactions of the Royal Society* 359: 159-172.