



UNIVERSIDAD DE MURCIA

ESCUELA INTERNACIONAL DE DOCTORADO

Paleoecología de dos Puntos Calientes de la
Biodiversidad: los Parques Nacionales de Doñana
y Sierra Nevada

D. Saúl Manzano Rodríguez
2018

A Patricia,

AGRADECIMIENTOS

Es obligado que empiece estos agradecimientos por mi familia. En primer lugar por mis abuelos, los cuatro, que me brindaron una infancia muy feliz y excepcionalmente llena de plantas. Y aunque mi abuelo Ángel no haya llegado a ver el final de esta tesis, siempre fue uno de mis grandes apoyos en la familia con esto de la botánica. Hay muy pocas memorias de mi niñez en las que no esté revolviendo en los huertos de mis abuelos o con los tiestos de mis abuelas. Supongo que esta tesis es lo que ha salido de una infancia embarrado de arriba abajo.

Eso nunca les importó (por lo menos que yo sepa) a mis padres, que siempre han apoyado mi pasión por las plantas, y en general todas mis inquietudes. Le debo una gran parte de mi formación al sufrimiento en silencio de mi madre al ver su cocina llena de plantas, periódicos y tierra. El resto, a los esfuerzos que ambos han hecho para darnos tanto a mí como a mi hermana una excelente educación. Sin su apoyo incondicional yo no habría llegado ni hasta aquí ni a ningún sitio.

Indudablemente yo no habría llegado a la Facultad de Biología sin el espíritu alentador de Rosa Suárez Bles, que en bachiller se convirtió en mi primera profesora de botánica. Casi trece años después todavía tengo muy presente su pasión por la biología y por la enseñanza de calidad.

De la Facultad de Biología de la Complutense hay muchas personas que merecen ser mencionadas. Indudablemente mi paso por la universidad no hubiera sido el mismo sin la gente de Biodelega, con quienes aprendí la importancia de la proyección social de la biología y de la actividad de los biólogos. Esto ha llegado a mi tesis en su vocación, no sólo de ciencia básica, sino también aplicada. Gracias Freijanes, Alex, Antonio y Palombi, vuestra risa es también parte de esta tesis. Bea, la tuya no, porque si hubiera que incluir todas las risas que nos echamos a lo largo de nuestras tesis nunca las habríamos acabado. Brindo por las risas que nos quedan y por la buena vida que me dais, sin la cual esta tesis no habría sido posible. Gracias por vuestra incontenible alegría.

Fue también en la Facultad de Biología donde me tocó la lotería, al tener la mejor de las maestras: Carmina. Gracias por abrirme las puertas de tu laboratorio hace ya más de diez años y permitirme aprender a tu lado, no sólo de botánica y de melisopalinología. Gracias Carmina por tu paciencia, dedicación y guía. Gracias por todas las oportunidades, el cariño y por enseñarme “a poner ojitos de ver plantas”, entre otras muchas cosas. Pero sobre todo gracias por tu pasión enseñando botánica, en el aula, en el laboratorio y en el campo, la que para mí ha sido la más profunda de tus enseñanzas. Tu ejemplo ha sido una motivación en los buenos momentos y un aliento en los momentos difíciles. Para mi eres un modelo a seguir.

Aquí debo agradecerle también a mis profesores de la especialidad la excelencia de sus clases y el compromiso absoluto con que los siete que éramos en la especialidad de biología vegetal aprendiésemos todo lo posible. Gracias Tomás, Ana Rosa, Esther, Carmen, José María, Blanca, Gisela, Santiago, Rut, Felipe, Carmen, Silvia y Jesús. Vuestras enseñanzas son los cimientos sobre los que se asienta el armazón que sostiene esta tesis.

Del Centro de Ciencias Humanas y Sociales del CSIC debo agradecer a José Antonio López Sáez la oportunidad de acceder a sus instalaciones y aprender los aspectos técnicos de la paleopalinología bajo la muy atenta mirada de Lourdes, que merece un párrafo aparte. De aquí, también tengo que agradecerle a Leticia, que en su día me dejó muy claro que Murcia no tenía playa, que tenía huerta (¿dónde va a parar!) y que si algún día venía me iba a enamorar de la ciudad.

De la Facultad de Farmacia tengo que agradecer a Ana Crespo, mi directora de departamento (en aquel entonces Biología Vegetal II) todas las facilidades que puso a nuestra disposición mientras que estuve trabajando allí y todo el apoyo brindado desde que me fui de allí a finales de 2013. Debo también agradecer a la que fue mi jefa Adela Montserrat Gutiérrez Bustillo por aceptarme en la gran familia de PALINOCAM y permitirme introducirme en el campo de la aeropalinología.

Del departamento de Biología Vegetal II, tengo que darles las gracias a todos los vecinos empadronados en MAF o en la sala blanca, por su acogida tanto durante mi incursión aeropalinológica como en las sucesivas visitas. En especial gracias a María José Murciélagos, a Zu, a Tino y a Ana Lumbreras, a Bea Vilches y a Juan Carlos (a.k.a. el Zamora) por vuestra compañía y sobre todo por vuestro apoyo y vuestro humor ácido (~pH2), cínico e incansable.

De la Sociedad Española de Geobotánica, de la que soy miembro desde el 2010, aunque entonces no se llamará así, tengo que darle las gracias a su presidente el Prof. Daniel Sánchez Mata por colocarla en el mapa de las sociedades científicas y por dirigir la única sociedad científica que promueve activamente la formación de jóvenes botánicos. Gracias por incitarnos a viajar, constantemente. Indudablemente mi visión de la vegetación ibérica no habría sido lo mismo sin las espectaculares excursiones a las Sierras del Aljibe, la Almijara, Cazorla, Espadán (e islas Columbretes) y la Sierra de Baza. Gracias a los organizadores de dichas excursiones que nos han permitido a los jóvenes de la sociedad viajar a algunos de los capítulos más destacados de los libros de vegetación.

En 2013 salí de Madrid, para, un martes 28 de enero llegar a la maravillosa ciudad de Murcia. Y eso se lo debo a mis directores de tesis, Lourdes y Pepe. A Lourdes la conocí en el CCHS un septiembre, y ella se encargó de guiarme a través de la palinoteca durante los primeros meses allí, cuando todavía estaba en tercero de carrera. Todavía me acuerdo de los martes locos del CSIC, del café de los zamoranos y de las cañas del Hevia, todas ellas lecciones de ciencia. Gracias por llevarme de la mano al principio en Madrid y por exportarme a Murcia cuando era lo mejor para mí. Gracias por acogerme en Brunel, en mi primera estancia y por tu paciencia con mis manuscritos. Has sido una excelente directora de tesis y jefa. Gracias por compartir tu experiencia y por enseñarme a ser mejor científico. Pero sobre todo gracias por convencer al Prof. J.S. Carrión de aceptarme como becario en Murcia.

Al Prof. J.S. Carrión lo conocí también en el CCHS, un día que había venido a alguna importante reunión de esas a las que la gente importante va. Creo que nunca me he enfadado tanto con Lourdes como aquel día por no avisarme que tan ilustre botánico venía a nuestro centro de trabajo para que me firmara su libro. Ahí, el Prof. Carrión me dijo que si algún día decidía hacer una tesis en esto de la paleopalinología, él querría saber de mí. Primera lección del Prof. J.S. Carrión: Hay que tener cuidado con lo que se desea.

Sin embargo a Pepe lo conocí en Murcia, en una muy atípica y premonitoria entrevista en el centro comercial Thader a mediados de mayo de 2012 y a él tengo que agradecerle mi sitio en Murcia. Él sin conocerme me trajo a Murcia y confió en mi capacidad profesional después de haber jurado que nunca tendría más becarios. A los inestimables esfuerzos

de Pepe les debo el haber podido trabajar en un laboratorio excepcional, haber podido disfrutar de un contrato FPI y de un proyecto interesantísimo en dos lugares de excepción: Doñana y Sierra Nevada. Gracias por permitirme aprender de ti, que eres un grande a nivel profesional y humano. Has sido un excelente director y jefe. Por último quiero agradecerte el cariño, la acogida y el apoyo que en su día le diste a “uno que viene de fuera, que no es ni murciano”. Hoy nadie duda que este es mi sitio y eso en parte es gracias a ti.

También de, y desde Murcia hay a muchas personas a las que les tengo mucho que agradecer:

A Juan Palazón, que la noche que llegué a Murcia, detrás de un mostrador y sin conocerme me prometió que esta ciudad iba a ser mi casa. A ti que me abriste la tuya y encontraste la mía, muchas gracias.

A Elena Fierro que igualmente me acogió en su casa y me ayudó a mi llegada a esta increíble ciudad. Aunque nos dejaste demasiado pronto, tu obra científica y tu recuerdo siempre estarán con nosotros.

A Lidia, por ser la principal cómplice de mi erasmus murciano (mi año de máster). Por más noches fuera que la luna, por el gran bar, por los aperitivos, por las cañas, por las caídas de ojos y las barracas y los huertos. Por “er güifi”, las muchas noches de estudio en la merced y las tantas otras que nuestros apuntes pasaron tristes y solos en la copistería, por los cafés del 400 y sobre todo por la tranquilidad de saber que nos quedan muchas, muchas más cosas de éstas que le dan sabor a la vida por disfrutar juntos ¡Gracias!

A Fátima, mi compañera del máster, por ser una toma de tierra a lo largo del delirio doctoral. A tu serenidad y a tu visión crítica acerca del desempeño profesional de la función universitaria le tengo que dar las gracias por mantenerme cuerdo.

A mis compañeros del grupo de investigación Juan, Santi y Manolo, por su compañía, todo el apoyo técnico, la ayuda en el laboratorio y en el campo que me han proporcionado. Gracias por prestar vuestro mejor hacer, y todos vuestros conocimientos, energía y entusiasmo a esta tesis.

Isa, la Dra. López Barnés, merece una mención aparte por su cariño y su afecto, pero sobre todo en reconocimiento de sus enormes, ingentes y titánicos –aunque infructuosos- esfuerzos por centrarme. Por tu compañía y por hacerme sentir como en casa tanto en Murcia como en Puerto Lumbreras ¡Muchas gracias bonita!

A los que han sido mis directores de departamento Juan Guerra y Pilar Torrente, así como a todo el soporte administrativo y técnico del departamento, Mari Ángeles, Encarna y María debo agradecer todo su apoyo. A Trini, por su esmero en la intendencia de un despacho que a veces parecía un solar, y porque todo estuviera siempre como tenía que estar.

De la Universidad de Murcia merecen también un reconocimiento especial por su diligencia y su paciencia, de mi programa de doctorado: María Luisa Suárez y Pepe Galián, de los servicios de investigación, Rosa M^a Fernández Cabada y del servicio de posgrado, Carolina. Muchas gracias por vuestra ayuda con los numerosos acertijos administrativos que hay que resolver para no ser devorado por el monstruo burocrático que guarda (no se sabe muy bien por y para qué) nuestra bienquerida universidad.

Por supuesto también tengo que agradecer a mis compañeros de departamento la acogida como uno más y su ayuda en la organización de las clases y mi suerte con los repartos de las asignaturas. Muchas gracias a Rosa y a Olaf, a Elena y a Marta, mis “vecinos”, compañeros de asignaturas y de salidas de campo. Muchas gracias a Maite, a Maria Jesús, a Marina, a Asun y a Alfonso por compartir la Botánica I este último curso. Muchas gracias también a Diego y a su entusiasmo por las mañanas y a Paco y a Pedro por facilitarme bibliografía siempre que he recurrido a ellos.

Muchas gracias a Marta por las pedazo de prácticas de algas que nos hemos marcado este último año. Nunca hubiera pensado que las algas dieran para tanto (para tanto bueno, claro). Gracias también David por toda la ayuda y el apoyo desde que llegué a Murcia, por los cafés de los viernes, por las salidas al campo y por la ayuda en la planificación del viaje a Japón, que me abrió los ojos con respecto a las diferencias entre la vegetación templada y a la submediterránea, una parte fundamental de esta tesis.

Desde Murcia pero fuera de aquí no puedo sino extender mi agradecimiento a Suzanne Leroy que me acogió en la universidad de Brunel (Londres) y a Ángela y a Tom, fuente de inspiración para el título de esta tesis, también a Lucía. Vuestra compañía y cariño, y unas buenas dosis de fiesta a lo largo del verano de 2015 hicieron que un verano sin sol y con frío (lo que viene siendo un verano londinense) bien mereciesen la pena.

Hasta Bloemfontein, en el corazón de Sudáfrica, van mis agradecimientos al Prof. Louis Scott por abrirme su grupo de investigación y dejarme trabajar en las secuencias de Uniondale durante el invierno austral de 2016. Por abrirme su país y su casa gracias a Andri que facilitó mi estancia en Bloem más allá de lo imaginable. Muchas gracias por enseñarme tu tierra, sus bailes, su cocina, su agricultura, sus bichejos y sus plantas. Muchas gracias por acercarme a la cultura Afrikaans y al mundo boer. Muchas gracias también a Etienne por su humor inteligente, cínico y negro que aderezó cada comida y cada café. Baie dankie!

Hasta Bloemfontein van también mis agradecimientos a Matteo y a David, por anclarme en la cordura mientras estaba de estancia en la Universidad del Free State, o por acompañarme en la deriva hacia la locura “van die Vrystaat”. De los cafés de Pimento, las noches de Mystic Boer, del brandy en coke de Western Saloon, de los rincones del Birdcage, del sokkie, del Drakensberg, de los atardeceres en el desierto de Namibia y de las noches que pasamos mirando la luna (al revés) saldrá en algún momento un libro “The city of walls”. Mientras tanto muchas gracias por todo aquello y por lo que haya de venir allí o aquí.

Hasta Ciudad del Cabo va mi más sincero agradecimiento a Brett y a Roger que me acogieron como a un amigo de toda la vida y me zambulleron en su cultura y me llevaron, en un arranque de locura (creo que yo he sido el primer botánico europeo que han soltado y soltarán en el karoo de suculentas) al espectacular jardín botánico de Worcester. No se puede entender la diversidad de los ambientes mediterráneos sin cruzar las montañas de la provincia del Cabo. Baie dankie!

De vuelta en Murcia tengo que agradecerle a mi entorno más próximo su cariño y su contribución silenciosa a que esta tesis llegara a término. En primer lugar a Jose, mi compañero de piso. ¡Qué no habrás pasado tú viviendo con una persona haciendo una tesis! Y en años que llevamos viviendo juntos ni un desencuentro. Muchas gracias por hacerme la vida tan, pero tan fácil.

A los inagotables proveedores de café (el combustible y la tinta con la que se ha escrito esta tesis): David, el del

bar de abajo, a Pascual, a Alex, a Kike, a Edu y a Jorge de la cantina de la Facultad de Biología y a Yeray que en su bar alimentó (y regó generosamente) la escritura de los últimos capítulos de esta tesis. A él y a otros parroquianos habituales de nuestra cantina Gabri, Maria José, Olga, Zeus, Alvaro, JosePa, Fructu, les agradezco el aire que todo doctorando desquiciado por la escritura necesita antes de encerrarse por las tardes a seguir escribiendo.

A Alex Busca, el argentino menos argentino de toda Argentina, por cruzar conmigo el desfiladero de los Gaitanes y subir al Torcal de Antequera. Porque hay que enriscarse para entender la diversidad del sur y tú te enriscaste conmigo ¡Muchas gracias!

A Yago, que desde Madrid siempre ha estado cerca, muy cerca de Murcia. Por ser un modelo profesional y humano y por compartir tu pasión por la enseñanza y por la biología conmigo. Por las notas de tu violín, las comidas, las copas, tu tiempo y tu visión del mundo, tan parecida a la mía. Por las los amaneceres por el coto y los atardeceres por Madrid que han alimentado el desarrollo y forman parte del alma y de la vocación aplicada de esta tesis ¡Gracias!

A José Ángel, a Borja y a Galdana por la visión más negra y cínica (en el buen sentido) de la universidad que se puede tener. Por capazos de realidad universitaria, huertana y humana ¡Gracias!

A Viki, Lola, Pepa y Antonio y a sus *alter egos* los profesores Selma, Ortiz Vidal, Muñoz Ruiz y Megías Bas. Por acogerme en la Facultad de Derecho durante los rigores del verano murciano, hospedando la escritura de una buena parte de esta tesis y ser lecciones vivas de lo que la dignidad profesional significa; por tantas discusiones sobre las consecuencias jurídicas de las cosas ¡Gracias!

A José y a Juana por los bandos de la huerta, los planes improvisados, por ser proveedores culturales incansables y por ser el nexo de unión de tanta buena gente; porque sacáis lo mejor del entorno del que os rodeáis al cual yo me siento muy afortunado de pertenecer. La escritura pacífica y más o menos tranquila de esta tesis se debe en gran medida a vuestra compañía y perspectiva.

A la comunidad salsera de Murcia, porque esta tesis se ha escrito a golpe de clave y timbal. Y es a la salsa y al son que le tengo que agradecer el tiempo, el ritmo y la cadencia con las que se ha gestado esta tesis. De esta magnífica comunidad tengo que agradecer a Rosa y Andrea con quienes compartí mis primeros pasos, mis primeros codazos y mis primeros pisotones. Porque desde el primer día, nos hemos enseñado los unos a los otros a liberarnos de todas las preocupaciones bailando. Gracias por la prescripción y administración recurrente de esta medicina para el alma.

A Marta y Antonio (3OD) por las horas muertas en la plaza del caballo, por la frasesdepuebloteca, por el humor cínico, por el sabor a campo y por las conversaciones acerca del todo y la nada, gracias. El desarrollo de esta tesis hubiera sido otro sin las disertaciones sobre la naturaleza de las interacciones biológicas, las reflexiones acerca del impacto de la ganadería y sin el minucioso análisis sobre algunos elementos de la fauna ibérica. Por los congresos, por las noches de baile y las mañanas viendo amanecer sobre la ciudad de Murcia, por ser muchas veces motor de que yo siguiera adelante con la tesis ¡Gracias!

A Saoco, la que siempre será mi compañía de baile y de todos ellos en especial a mi Josefina, algún día volveremos. A Gloria, la jefa, y a todos los integrantes, a José Ramón y a Carmen, a Antonio y a Mireia, a David y a María, a Gabi, a Jesús y a Manu (el jefe), muchas gracias por los ensayos, por los nervios compartidos, por las acrobacias en la playa y por el cariño infinito que abría cada ensayo y cerraba cada semana.

Al entusiasmo incombustible de la gente de Murciafusion, a los planes improvisados y a la liberación que suponen esas rupturas en la rutina ¡Gracias! Las cenas/café de horas que se sienten minutos con Víctor, los días de playa con Pilar, al azúcar de Nerea, las bachatas con Rocío y con Elena, las salsas de Juan Alberto, de Pedro, de Peña, de Julio, de Sergio, de Jorge, de María y sobre todo de José Luis (el mejor profe), los belenes vivientes, los villancicos y los bailes con todos vosotros han sido el lubricante de los últimos meses del trastorno doctoral ¡Muchas gracias por una vía de escape y por un punto de encuentro cuando más falta me han hecho!

Por último, porque es ha sido el motor y el motivo de que esto llegase a término, a Patricia, mi hermana, porque sin ti no hubiera habido nada, esta tesis es tan tuya como mía ¡Gracias!

Al final de una tesis todo el mundo habla de una luz al final de un túnel. Siento que tengo que dejar por escrito que eso es absolutamente falso. Al final de una tesis la luz se deja entrever entre las grietas que se abren en el techo del túnel. Durante los últimos meses el túnel se hunde y este capítulo es en reconocimiento a toda esa gente que te ayuda a salir, tendiéndote una mano o retirando un trocito de los escombros.

El final de una tesis no es la luz al final del túnel. Es la luz que ilumina una nueva andadura y esa luz es compartida.

¡Muchas gracias a todos!

FUENTES DE FINANCIACIÓN

Esta tesis se ha financiado mediante los proyectos:

261-2011 Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino.

19434/PI/14 Fundación Séneca

CGL 2015-68604 Ministerio de Economía y Competitividad

Resumen

Abstract



RESUMEN

Las series de datos paleoecológicos proporcionan información a escalas temporales lo suficientemente amplias como para identificar patrones y procesos de cambio ecológico útiles para guiar las estrategias de manejo y conservación de la naturaleza. La aplicación de un marco temporal más amplio para el conocimiento de los patrones y procesos ecológicos es especialmente relevante en aquellos lugares en los que se concentra la diversidad. Dentro de la cuenca mediterránea destacan dos puntos calientes de la biodiversidad: el parque nacional de Doñana, ubicado en un ambiente costero, y el parque nacional de Sierra Nevada, ubicado en un ambiente de montaña, ambos localizados en el sur de la península Ibérica. En esta tesis doctoral se presentan dos nuevos registros paleoecológicos para el parque nacional de Doñana y un nuevo registro paleoecológico para el parque nacional de Sierra Nevada con el objetivo de i) aumentar la resolución taxonómica y cronológica de la información paleoecológica disponible para sur de la península Ibérica, ii) reconstruir la dinámica de distintos tipos de vegetación frente a diferentes perturbaciones ambientales, iii) identificar los rasgos ecosistémicos que han contribuido a la existencia y mantenimiento de altos niveles de biodiversidad en los dos parques nacionales, y iv) poner en valor la utilidad de los datos paleoecológicos para la biología de la conservación.

Los registros paleoecológicos obtenidos en el parque nacional de Doñana han permitido la reconstrucción de la historia de la vegetación de las marismas del Guadalquivir (Lucio de la Cancela de la Aulaga, LuCA) entre hace 9900 hasta hace 6500 años, y de un humedal estacional (Laguna de El Sopotón, ElSo) durante tres periodos discontinuos del Holoceno. El origen del archivo ambiental de LuCA está relacionado con el cierre y la terrestrialización del estuario del río Guadalquivir. Además, dos tsunamis puntúan su registro sedimentario durante el Holoceno temprano. El registro paleoecológico de LuCA reconstruye la estabilidad del paisaje costero durante el Holoceno temprano, a pesar de la ocurrencia de los dos eventos de alta energía, en contraposición con la reconstrucción de un alto dinamismo durante el Holoceno medio en el que los cambios en la configuración de los sistemas terrestres se reflejan en diferentes estados en las comunidades acuáticas. Por otro lado, el archivo ambiental de ElSo presenta tres paquetes de origen orgánico intercalados entre capas arenosas. Los paquetes orgánicos evidencian el desarrollo de un suelo hidromorfo entre hace 6900 hasta hace 6500 años, y dos fases de humedal en época histórica (40-350 AD y 1550 AD-presente). El registro paleoecológico de ElSo proporciona información sobre la relación entre la configuración y movilidad de los sistemas dunares con la dinámica de la biodiversidad a escalas terrestre y acuática. Este dinamismo en la configuración de los sistemas dunares evidencia la existencia de un estado

basal dinámico, por lo que las medidas de conservación de los ecosistemas en el entorno de Doñana no han de basarse en estados basales fijos. Los dos registros paleoecológicos obtenidos en Doñana ponen de manifiesto el papel que juegan las aguas subterráneas como elemento conector entre los sistemas terrestres y acuáticos.

El registro paleoecológico obtenido en el parque nacional de Sierra Nevada (Laguna de la Mosca, LdlMo) ha permitido la reconstrucción de la dinámica de la vegetación en un ambiente de montaña durante los últimos 8400 años. La reconstrucción muestra cómo los pinares sufrieron una transición hacia un bosque mixto de pinos y quercíneas de características submediterráneas en respuesta a la atenuación de la estacionalidad hace 7300 años. Posteriormente, las formaciones submediterráneas de pinos y quercíneas colapsaron drásticamente hacia una vegetación abierta dominada por quercíneas perennifolias tras la intensificación de la aridificación hace 4200 años. Las diferencias ecológicas en la estructura y funcionamiento de los bosques mixtos submediterráneos en comparación con la de los pinares significaron una respuesta tipo umbral a los eventos de incendio de hace 4200 años y el establecimiento de una vegetación esclerófila. Este registro también contribuye al reconocimiento de la descarga de aguas subterráneas como mecanismo de atenuación de la aridez climática, influyendo en la respuesta de la vegetación a distintos pisos altitudinales.

En su conjunto, los tres registros paleoecológicos obtenidos en los dos puntos calientes de la biodiversidad y presentados en esta tesis doctoral ponen de manifiesto la importancia de la provisión continuada de agua líquida para el mantenimiento de las elevadas tasas de biodiversidad presentes en los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada. Asimismo, los hallazgos ponen de manifiesto la importancia que tienen las aproximaciones paleoecológicas para la obtención de escenarios ecológicos que pueden ser usados como análogos para entender el impacto que podrían tener las proyecciones futuras de cambio global en los bosques a escala peninsular. Finalmente, se pone en valor la importancia que tiene la incorporación de la aproximación paleoecológica como marco teórico de base empírica para la planificación y diseño de medidas de conservación de la biodiversidad.

ABSTRACT

Palaeoecological data-series provide information at long temporal scales allowing the identification of ecological patterns and processes useful to inform the setup of strategies for the management and conservation of nature. The application of a longer-term approach for the understanding of patterns and processes of ecological change is especially relevant in those settings where biodiversity concentrates. Two southern Iberian biodiversity hotspots stand out within the Mediterranean basin: the Doñana National Park, located in a coastal environment, and the Sierra Nevada National Park, located in a mountain environment. This doctoral dissertation presents two new palaeoecological records for the Doñana National Park and one new palaeoecological record for the Sierra Nevada National Park aiming i) to increase the taxonomic and chronological resolution of the available palaeoecological information of the southern Iberian Peninsula, ii) to reconstruct the dynamics of different vegetation formations to a variety of environmental disturbances; iii) to identify the ecological traits contributing to the existence and maintenance of high biodiversity levels at both National Parks, and iv) to assess the usefulness of palaeoecological data for biological conservation purposes.

The palaeoecological records obtained at the Doñana National Park reconstruct the vegetation history of the marshlands at the mouth of the Guadalquivir river (Lucio de la Cancela de la Aulaga, LuCA) from 9900 to 6500 cal. yr BP, and of a seasonal wetland (Laguna de El Sopedón, ElSo) along three discontinuous periods during the Holocene. The origin of the LuCA environmental archive is linked to the sedimentary infilling and enclosure of the estuary of the Guadalquivir river. In addition, two tsunamis punctuate the LuCA sedimentary record during the Early Holocene. The LuCA palaeoecological record features stable upland and marshland landscapes during the Early Holocene, despite the occurrence of the two high-energy events. This stability contrasts with the reconstruction of a very dynamic Middle Holocene when changes in the upland systems reflect in the aquatic communities. On the other hand, the ElSo environmental archive shows three organic packages separated by sandy layers that provide evidence for the development of a hydromorphic soil from 6900 to 6500 cal. yr BP, and two wetland phases in historical times (AD 40-350 and AD 1550-present). The ElSo palaeoecological record links the configuration and mobility of the sandy substrate with the upland and wetland diversity dynamics. The dune system dynamism evidences the existence of a dynamic baseline condition, so conservation measures on Doñana's ecosystems should not consider fixed baselines. Both Doñana palaeoecological records demonstrate the importance of the groundwater dynamics as connecting elements between the upland and aquatic systems.

The palaeoecological record obtained at the Sierra Nevada National Park (Laguna de la

Mosca, LdlMo) reconstructs the vegetation dynamics in a mountainous environment for the last 8400 years. The reconstruction shows how the Early Holocene pine forests transitioned towards mixed *Pinus-Quercus* submediterranean forests as a response to a decrease in seasonality 7300 years ago. Subsequently, the pine-oak submediterranean forests drastically collapsed towards an open landscape dominated by evergreen *Quercus* formations after an aridity crisis 4200 years ago. The ecological differences in the structure and functioning of the mixed submediterranean forests compared to the pinelands meant a threshold response to the fire events 4200 years ago, provoking the establishment of a Mediterranean sclerophyllous vegetation. This record also contributes to the recognition of groundwater discharges as a buffering mechanism against climatic aridity, influencing the response of the vegetation at different altitudinal belts.

Overall, the three palaeoecological records obtained at two biodiversity hotspots and presented in this doctoral dissertation portray the importance of the continuous provision of liquid water in the maintenance of the high biodiversity levels at both the Sierra Nevada and the Doñana National Parks. Likewise, the findings show the importance that the palaeoecological approach has for obtaining ecological scenarios that could be used as analogous to understanding the impact that forecasted global change could have on Iberian forests. Finally, the value of incorporating a palaeoecological approach as an empirically-based theoretical framework for the planning and design of biodiversity conservation measures is emphasised.

SUMMARY (Abstract as required for the application of this thesis to the international mention)

Mediterranean climate areas are amongst the world's most biodiverse areas. About one fifth of the world's vascular plant diversity lives in these Mediterranean climate biodiversity hotspots. However there are hotter spots within these hotspots, such as the southern end of the Iberian Peninsula. Here the best-supported conservation strategies are the two Southern Spanish National Parks: The Doñana and the Sierra Nevada National Parks.

These areas represent two contrasting environments. The Doñana National Park lies on the right bank of the mouth of the Guadalquivir river, in the southwestern part of the Iberian Peninsula. It protects the extensive Guadalquivir river marshlands and adjacent terrestrial systems. These upland systems comprise mobile, sub-mobile and fixed dune systems. The mobile dune system consists of parallel dune trains slowly advancing north and westwards into the marshland. Here more than 3000 water bodies are found in the dune depressions, most of which only emerge during the wet season. Due to the enormous concentration of water bodies and its position in the continent, the Doñana National Park is one of the most important refuges of Mediterranean aquatic flora and undoubtedly the most important wintering site for migrating birds of the continent. The Sierra Nevada National Park, on the contrary, protects the southeastern Iberian range of Sierra Nevada. This range runs E-W, parallel to the coast, for over 90 km, housing the highest Iberian peaks (Mulhacén, 3478 m snm.), but stands only at *ca.* 35 km from the coast. This steep altitudinal gradient is superimposed on a contrasting lithology, which contribute greatly to the diversification of the landscape. Michaschists (metamorphic siliceous materials) dominate the central part of the range; while to the S and W, the massif is framed by carbonated materials such as limestone and dolomite. This strongly affects the assemblage of the vegetation landscapes, which is also distributed along an altitudinal gradient. Sierra Nevada National Park represents due to this substrate heterogeneity and steep environmental gradients one the most diverse spots of the Western Mediterranean.

However, in spite of the importance of these National Parks for the conservation of global diversity many key ecological aspects for their effective conservation are at best understudied. This is the case of their palaeoecological history, which provides evidence on long-term ecological dynamics, on the timing and trends of vegetation response and on the identification of ecological states and vulnerability thresholds. Furthermore palaeoecological reconstructions can shed light on the autochthonous character of tree species (a much debated aspect of Iberian biogeography), the

impact of human activities of fire and of ecological baseline conditions. Hence, palaeoecological studies, specifically those covering the Holocene (the last 11,700 years), are a source of biological conservation-applicable knowledge and can contribute greatly to the effectiveness of conservation strategies.

In this dissertation three new Holocene high-resolution palaeoecological reconstructions based on sedimentary sequences are presented. Two of them have been cored in the Doñana National Park (Lucio de la Cancela de la Aulaga, and Laguna del Sopetón) and one in the Sierra Nevada National Park (Laguna de la Mosca) with the overarching aim of covering the abovementioned knowledge gap. The specific aims of this work are thus (i) to increase the resolution of the available palaeoecological information of the southern Iberian Peninsula; (ii) to determine the vegetation response timings and trends in relation to environmental change in the Doñana and Sierra Nevada National Parks; (iii) to identify the ecological traits contributing to the resilience of the ecosystems and (iv) to interpret the palaeoecological in order to produce information that can be utilised for biological conservation purposes.

Chapter 2, entitled “*Early to Mid-Holocene spatiotemporal vegetation changes and tsunami impact in a paradigmatic coastal transitional system (Doñana National Park, Southwestern Europe)*” provides a palaeoecological reconstruction built upon the sedimentary sequence of the Lucio de la Cancela de la Aulaga, a small basin within the Guadalquivir river marshlands:

Although the southern European Doñana wetlands host a highly biodiverse landscape mosaic of complex transitional ecosystems and nowadays it is one of the largest protected natural sites in Europe, nowadays it is endangered by intensive agricultural practices, and more recently tourism and human-induced fires. Nonetheless, its present-day spatial heterogeneity has been deeply investigated for the last three decades. However, a long-term perspective has not been applied systematically to this unique landscape. In chapter 2, a palaeoecological approach is provided in order to unravel patterns of landscape dynamism comparing dry upland and aquatic ecosystems. The specific objectives of this chapter are i) to reconstruct the aquatic vegetation history, disentangling the factors controlling long-term changes in aquatic assemblages along the infilling of the Guadalquivir palaeoestuary, ii) to reconstruct the Doñana upland vegetation history, discussing the mechanisms influencing community assemblages and the terrestrial-estuarine connectivity, and iii) to evaluate the impact of marine extreme wave events on the Guadalquivir area. A 709 cm-long sediment core was retrieved and a multi-proxy approach applied (palynological, microcharcoal, grain size, magnetic susceptibility, loss-on-ignition and multivariate statistical analyses). Pollen signatures show how sensitive aquatic wetland vegetation was to environmental changes while terrestrial vegetation was stable at millennial scale. The impact of several high energy events (storms and tsunamis) punctuates the Early and Middle Holocene sequence, two of which relate to the local tsunami record (~6.6 and ~9.1 cal. kyr BP).

Contrasting impacts of these two events in the aquatic and upland ecosystems show the importance of landscape configuration and the contingent history as key elements for coastal protection.

Chapter 3, entitled “*When dynamism is the baseline: long-term ecology of a Mediterranean seasonal wetland in the Doñana National Park (SW Europe)*” covers the long term reconstruction of geomorphological and palaeobotanical evolution of a small seasonal wetland, the Laguna del Sopetón:

Mediterranean seasonal wetlands are amongst the world’s most endangered ecosystems. Although seasonal wetlands’ conservation is a European Union continental-scale priority, their long-term ecological dynamics are not well known, hampering the detection of baseline conditions. However, a long-term ecological viewpoint could aid in the detection of spatiotemporal factors controlling wetland development. With the overarching aim of recovering palaeoecological data useful for the conservation and management of vernal wetlands in the DNP, the objectives of this work are three-fold. First, to assess the dynamism and lifespan of dune-supported water bodies. Second, to reconstruct long-term upland and wetland vegetation dynamics and their response to environmental change. Finally, to shed light on the autochthonous character of key and critically endangered taxa. A multi-proxy palaeoecological approach (palynological, microcharcoal, magnetic susceptibility, loss on ignition and diversity estimates analyses) was applied on a 360-cm core retrieved from the Laguna del Sopetón temporary wetland, which is nested between dunes in the paradigmatic Doñana coastal area. The results reveal ~300-500-year-long wetland phases linked to dune immobilisation during humid periods. During the first wetland phase (AD ~40-315), upland and wetland vegetation diversity dynamics follow opposite trends owing to the different effect that dune proliferation has on them. Fixed dune landscapes provided upland spatial diversification, while they promoted a longer hydro-period in the Laguna del Sopetón wetland, simplifying aquatic vegetation. During the second wetland phase (AD ~1550-2012), land-use change drove environmental dynamics. The mid-18th century pine afforestation to fix the moving dunes marked an environmental tipping point, with the Laguna del Sopetón wetland transitioning from seasonal to permanent. This translated into a rising trend in upland diversity and a decreasing trend in the wetland one. Despite the recent pine afforestation, the palaeoecological findings evidence the autochthonous character of *Pinus pinea*, as well as the naturalness of the wetland species *Hydrocharis morsus-ranae* and *Ricciocarpos natans*. In sum, the geomorphological dynamism of the diverse Doñana’s coastal setting is the baseline for the area, modulating wetland-upland water connectivity and, ultimately, controlling biodiversity trajectories. The preservation of Doñana’s natural dynamism should be considered for the management, conservation and restoration of its seasonal wetlands.

Chapter 4, entitled “*A palaeoecological approach to understanding the past and present of Sierra Nevada, a SW European biodiversity hotspot*” covers the palaeoecological reconstruction of a lacustrine sedimentary core from the Laguna de la Mosca lake. This small lake is located on the northern slopes of Sierra Nevada, at an altitude of *ca.* 2900 m asl., thus providing a record of high

altitude environmental change, a hot topic in nature conservation. Indeed, Mediterranean mountainous environments are biodiversity hotspots and priority areas in conservation agendas. Although they are fragile and threatened by forecasted global change scenarios, their sensitivity to long-term environmental variability is still understudied. As abovementioned, Sierra Nevada, located in the southwestern European flank of the Mediterranean basin (S Spain), is one of the most biodiverse hotspots in the western Mediterranean basin. Therefore, it provides an excellent model system to apply a palaeoecological approach to detect vegetation changes and explore the drivers triggering those changes in a biodiverse mountain environment. The aim of the environmental reconstruction of this paradigmatic Western Mediterranean mountain setting is to detect vegetation changes and explore the drivers triggering those changes in the Sierra Nevada mountains during the Holocene. This is of special interest to provide a palaeoecological explanation for the present-day complex and diverse Sierra Nevada landscape. Furthermore, the palaeoecological reconstruction of the vegetation assembly and succession during the well-known aridification trend detected in the south of the Iberian Peninsula during the Holocene could be used as an analogous for the future response of mountain vegetation to the projected northwards expansion of the European mediterranean climate area within the global change scenario. In chapter 4, a multi-proxy strategy (magnetic susceptibility, grain size, macroremains, charcoal and palynological analyses) is applied on an 8400-year lacustrine core from the Laguna de la Mosca (2889 m asl). The reconstruction shows how the Early Holocene pine forests transitioned towards mixed *Pinus-Quercus* submediterranean forests as a response to a decrease in seasonality at ~7.3 cal. kyr BP. The pine-oak submediterranean forests drastically collapsed towards open evergreen *Quercus* formations at ~4.2 cal. kyr BP after an aridity crisis. Under the forecasted northward expansion of the Mediterranean area due to global change-related aridity increase, mountain forests inhabiting territories adjacent to the Mediterranean Region could experience analogous responses to those detected in the Sierra Nevada forests to the Late Holocene aridification, moving from temperate to submediterranean, and then mediterranean formations.

Chapter 5, “*General Discussion*”, covers (i) a general synthesis of the data within the available palaeoecological archives, (ii) an hypothesis regarding the origin of the high biodiversity of the Doñana and Sierra Nevada National, (iii) a projection of the palaeoecological scenarios towards the future and a concluding remark on the application of palaeoecological studies to biological conservation practices. This chapter summarizes and integrates the new data presented in this thesis into the main conclusions:

(i) The Doñana National Park sequences, within the framework of the available coastal palaeorecords provide evidence of the importance of high resolution (both taxonomical and a chronological) palaeoecological analyses in determining the spatiotemporal heterogeneity in vegetation response. On the other hand, the Laguna de la Mosca lake (Sierra Nevada National Park) sequence agrees with the general trend described for the mountains of the south of the Iberian Peninsula. However, comparison to a finer geographical scale with other palaeoecological sequences

from the Sierra Nevada massif remarks small differences in the nature of vegetation response in relation to aspect.

(ii) Furthermore, the new palaeoecological information provided by this dissertation, also portrays the importance of the continuous provision of water in the sustenance of the high biodiversity of both the Sierra Nevada and Doñana National Parks. In the study areas, this sustained provision of water has been key in the attenuation of the main Holocene environmental constraint on the Western Mediterranean: aridity. This attenuation is articulated by groundwater processes that can be either controlled by biotic (alpine cryoxerophilous in the summits of Sierra Nevada) or abiotic factors (size and shape of the dune landscapes of Doñana).

(iii) Also, the Sierra Nevada paleoecological narrative may be comparable with future vegetation change of the forests of the Iberian Peninsula under the present projections of environmental change. The Sierra Nevada Middle Holocene submediterranean formations behaved as an ecological link between the Early Holocene pinelands and the Mediterranean *Quercus* forests of the Late Holocene. This change is related to an abrupt fire event and channelled by the complex structure of the submediterranean forests. This long term ecological behaviour allows the projection of probable scenarios of vegetation change in the frame of the current predictions of environmental change. Due to their widespread occurrence in the Iberian Peninsula (two thirds) these projections could benefit a significant portion of the peninsula's territory.

(iv) The data here presented show that the incorporation of palaeoecological studies is of paramount importance for the elaboration of biological conservation policies. These policies cannot be effective without defining which factors direct diversity dynamics, which traits contribute to landscape resilience or the level of impact of human activities on the environment. In this direction, palaeoecological studies also define the spatial scale at which protection and restoration practices should be aimed.

Índice



ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	...	1
1. La red de parques nacionales y la necesidad de una aproximación paleoecológica para su conservación	...	3
2. Los parques nacionales de Andalucía: Doñana y Sierra Nevada. Laboratorios naturales para el estudio paleoambiental	...	5
3. Antecedentes paleoecológicos en los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada	...	7
4. Objetivos de esta tesis doctoral	...	9
5. Referencias	...	10
 2. EARLY TO MID-HOLOCENE SPATIOTEMPORAL VEGETATION CHANGES AND TSUNAMI IMPACT IN A PARADIGMATIC COASTAL TRANSITIONAL SYSTEM (DOÑANA NATIONAL PARK, SOUTHWESTERN EUROPE)	...	19
1. Introduction	...	21
2. Material and methods	...	22
2.1 Study site	...	22
2.2 Coring, sedimentological analysis and radiocarbon dating	...	24
2.3 Palynological analysis	...	25
2.4 Numerical analyses	...	27
3. Results	...	27
3.1 Sedimentology and age-depth model	...	27
3.2 Terrestrial assemblages	...	28
3.3 Palaeolimnological assemblages	...	29
3.4 Spatiotemporal change in the vegetation structure	...	35
4. Discussion	...	36
4.1 Problems of chronological models in transitional environments	...	36
4.2 High-energy events in the Guadalquivir palaeoestuary	...	38
4.3. Early to Mid-holocene Doñana landscape history	...	39
4.4 Biogeographical remarks of some tree taxa	...	43
5. Conclusions	...	45
6. References	...	47
 3. WHEN DYNAMISM IS THE BASELINE: LONG-TERM ECOLOGY OF A MEDITERRANEAN SEASONAL WETLAND IN THE DOÑANA NATIONAL PARK (SOUTHWESTERN EUROPE)	...	59
1. Introduction	...	61
2. Material and methods	...	62
2.1 Regional and local environmental settings	...	62
2.2 Coring, sedimentological analysis and radiocarbon dating	...	65
2.3 Palynological analysis	...	66
3. Results	...	67
3.1 Sedimentological record and age-depth model	...	67
3.2 Palynological records	...	67
4. Discussion	...	69
4.1 The palaeoecological record of a Doñana seasonal wetland	...	69
4.2 Biogeographical and conservation remarks	...	80
5. Conclusions	...	82
6. References	...	83

4. A PALAEOECOLOGICAL APPROACH TO UNDERSTANDING THE PAST AND PRESENT OF SIERRA NEVADA, A SOUTHWESTERN EUROPEAN BIODIVERSITY HOTSPOT	...	89
1. Introduction	...	91
2. Material and methods	...	92
2.1 Regional, physical and environmental settings	...	92
2.2 Sediment sampling	...	94
2.3 Palaeoecological analyses and radiocarbon dating	...	95
3. Results	...	96
3.1 Sediment accumulation rates and magnetic susceptibility record	...	96
3.2 Palaeoecological record	...	96
4. Discussion	...	100
4.1 Long-term vegetation response to environmental change	...	102
4.2 Forest composition and fire links	...	104
4.3 A palaeoecological perspective to the understanding of the current Sierra Nevada landscape	...	106
5. Conclusions	...	109
6. References	...	110
 5. DISCUSIÓN GENERAL	...	117
1. Los nuevos registros paleoecológicos de Doñana y Sierra Nevada en el contexto del sur de la península Ibérica	...	119
1.1 Los registros paleoecológicos del Lucio de la Cancela de la Aulaga y de la Laguna del Sopetón de Doñana en el contexto del suroeste peninsular	...	119
1.2 El registro paleoecológico de la Laguna de la Mosca de Sierra Nevada en el contexto de las cordilleras Béticas	...	126
2. Factores que han permitido la acumulación y supervivencia de elevados niveles de diversidad en Doñana y Sierra Nevada	...	134
3. Comprender el pasado para proyectar hacia el futuro. La importancia de los ambientes submediterráneos	...	136
4. ¿Y para qué sirve todo esto? Aportación de la paleoecología a la biología de la conservación	...	139
5. Referencias	...	142
 6. CONCLUSIONS	...	153
 7. INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA	...	161

1

Introducción



1. LA RED DE PARQUES NACIONALES Y LA NECESIDAD DE UNA APROXIMACIÓN PALEOECOLÓGICA PARA SU CONSERVACIÓN

La Red de Parques Nacionales española nació a principios del siglo XX, siendo publicada en 1916 la primera ley de Parques Nacionales. Esta ley declaraba que: *“Son parques nacionales [...] aquellos sitios o parajes excepcionalmente pintorescos, forestales o agrestes del territorio nacional [...] declarándolos tales con el exclusivo objeto de [...] respetar y hacer que se respeten la belleza natural de sus paisajes, la riqueza de su fauna y de su flora y las particularidades geológicas e hidrológicas que encierren, evitando de este modo con la mayor eficacia todo acto de destrucción deterioro o desfiguración por la mano del hombre”* (Art. 2. Ley de Creación de los Parques Nacionales de noviembre de 1916). Por lo tanto, el origen de la política de protección de enclaves de alto valor ambiental en España se basaba no sólo en la conservación de aquellos sistemas ecológicos más representativos o biodiversos del territorio español, sino, sobre todo, en la preservación de sus valores estéticos y simbólicos.

En 1918 se declaró el primer parque nacional, el de la Montaña de Covadonga. A lo largo del siglo XX, las sucesivas declaraciones de parques nacionales han ido contribuyendo a la expansión de la Red de Parques Nacionales. A día de hoy, esta red está constituida por un elenco de espacios internamente muy diversos y, en su conjunto, representativos de la heterogeneidad ambiental del territorio español (OAPN, 2011). El resultado final es una red de 15 parques nacionales (Fig. 1.1). De entre los parques nacionales, cuatro de ellos se localizan en las Islas Canarias, siendo su objetivo el de la protección de la diversidad macaronésica (parques nacionales de la Caldera del Taburiente, de Garajonay, de Timanfaya, y del Teide). Otros cuatro parques nacionales se encuentran en la Iberia eurosiberiana, uno insular (parque nacional de las Islas Atlánticas), y tres de alta montaña (parques nacionales de Picos de Europa, de Ordesa y Monte Perdido, y de Agüestortes y Estanque de San Mauricio). Finalmente, siete parques protegen los ecosistemas de la Iberia mediterránea, siendo uno de ellos insular (parque nacional del Archipiélago de Cabrera), otro costero (parque nacional de Doñana), tres de interior (parques nacionales de Monfragüe,



Fig. 1.1. Red de Parques Nacionales de España.

de Cabañeros, y de las Tablas de Daimiel), y dos de alta montaña (parques nacionales de Sierra Nevada, y de Guadarrama).

En su conjunto, la Red de Parques Nacionales constituye la red de espacios protegidos mejor dotada de instrumentos de planificación, monitorización y conservación a nivel nacional (OAPN, 2011). Sin embargo, el conocimiento de algunas de las características ecológicas de los parques nacionales españoles para la mejor conservación y manejo de los mismos es mejorable. En algunos casos, se carece de datos básicos sobre la biota del parque (ej. Cabañeros), de una flora detallada (ej. Doñana) o de una cartografía de la vegetación a un nivel de detalle útil (ej. Tablas de Daimiel). En otros casos, se desconocen datos precisos acerca de la cabaña ganadera, del flujo de visitantes o del impacto de las actividades tradicionales sobre las áreas protegidas (ej. Monfragüe). Esta última situación es especialmente delicada, sobre todo teniendo en cuenta las restricciones de uso que

conlleva la declaración de un espacio como parque nacional (Ley 30/2014 de 3 de diciembre de Parques Nacionales). Además, las medidas de conservación implementadas en los parques nacionales se sustentan en aproximaciones de naturaleza neontológica, aplicando generalmente el conocimiento científico obtenido para la conservación, manejo y restauración de sistemas tras el monitoreo y seguimiento de corta duración de los mismos (Díaz Paniagua *et al.*, 2015). El uso del registro instrumental y de los estudios de naturaleza neontológica proporciona información medioambiental de alto valor. Sin embargo, la extensión de las series de datos obtenidas con el registro instrumental se remonta, en el mejor de los casos, tan solo varias décadas. Esto impide que se puedan responder cuestiones relacionadas con la dinámica a largo plazo de los ecosistemas, detectar ciclos medioambientales de larga duración, identificar la autoctonicidad o aloctonicidad de algunas especies, o definir estados pre-antropogénicos

y las condiciones basales de los sistemas, informaciones que se están apuntando como clave en biología de la conservación (ej. Birks, 1996, 2012; Davies y Bunting, 2010; Gillson, 2015; Rull *et al.*, 2016; Vegas-Vilarrúbia *et al.*, 2011; Willis *et al.*, 2010; Willis y Bhagwat, 2010). A este respecto, ha surgido un consenso en las última décadas que nace desde el nuevo paradigma de cambio global y la rápida pérdida de biodiversidad (Regato, 2008). Dentro de este nuevo paradigma, se plantea la necesidad de conservar no sólo la diversidad estructural de los sistemas biológicos, sino también la diversidad funcional, para lo cual una perspectiva temporal amplia es necesaria. En este sentido, Sutherland *et al.* (2013) recopilaron un centenar cuestiones claves en ecología como prioritarias para avanzar en el campo. En esta lista de prioridades se pone de manifiesto el aún desconocimiento de los mecanismos centrales que dirigen la dinámica de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. Asimismo, hay cuestiones que están enfocadas en dilucidar la contribución que los procesos ecológicos y evolutivos tienen para el mantenimiento de la biodiversidad, así como los mecanismos y factores que contribuyen a la resiliencia de los sistemas biológicos y su relación última con la provisión de bienes y servicios ecosistémicos (Sutherland *et al.*, 2013). Muchas de las cuestiones identificadas como clave en ecología sólo pueden ser abordadas desde una perspectiva paleoecológica (Seddon *et al.*, 2014). Esto implica la incorporación de series de datos que cubran ventanas temporales más largas que el registro instrumental. Recurrir, por lo tanto, al registro paleoecológico (Seddon *et al.*, 2014).

Las series de datos paleoecológicos proporcionan información ecológica a una

escala temporal lo suficientemente amplia como para poder identificar los procesos que afectan a la biodiversidad, las respuestas de los sistemas biológicos a perturbaciones y cambios ambientales, los umbrales ecológicos de diferentes sistemas y su resiliencia (ej. Carrión *et al.*, 2010; Gil-Romera *et al.*, 2010; Willis *et al.*, 2010; Willis y Bhagwat, 2010). De igual manera, las reconstrucciones paleoecológicas no sólo proporcionan información extremadamente valiosa acerca de las respuestas de la biota a cambios ambientales, sino que también aportan información sobre el impacto que el ser humano con sus actividades ha ejercido a lo largo de la prehistoria y de la historia sobre el medio ambiente y, por lo tanto, su contribución a la configuración actual de los paisajes (ej. Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 2010; López-Merino *et al.*, 2009, 2010, 2011a). Este tipo de información puede proveer a la biología de la conservación de una escala temporal que informe sobre patrones y procesos ecológicos útiles para guiar las estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad desde la protección de los mismos patrones y procesos que contribuyen a su mantenimiento (Carrión y Leroy, 2010).

2. LOS PARQUES NACIONALES DE ANDALUCÍA: DOÑANA Y SIERRA NEVADA. LABORATORIOS NATURALES PARA EL ESTUDIO PALEOECOLÓGICO

La aplicación de un marco temporal más amplio para el conocimiento de los procesos ecológicos es especialmente interesante en aquellos lugares en los que se concentra la biodiversidad, ya que cabe esperar una mayor complejidad en la red de interacciones biológicas (Tylianakis *et al.*, 2010). En este sentido, dentro de la Red

de Parques Nacionales española, destacan los parques nacionales localizados en Andalucía, el costero de Doñana y el de alta montaña de Sierra Nevada (Blanca, 2000; Díaz-Paniagua *et al.*, 2015). Ambos enclaves son dos puntos calientes de la biodiversidad dentro de la cuenca mediterránea (Médail y Quézel, 1999, 1997), esta última considerada un punto caliente de la biodiversidad a nivel global (Mittermeier *et al.*, 2011; Myers *et al.*, 2000). Los elevados índices de riqueza y endemidad de los paisajes de Doñana y Sierra Nevada (Blanca, 1993), así como la gran cantidad de interacciones ecológicas (Blanca, 2000; Sousa *et al.*, 2009), están relacionados con su posición meridional en el continente europeo, su diversidad geológica y geomorfológica (Loidi, 1999), y su historia paleogeográfica (ej. Anderson *et al.*, 2011; Manzano *et al.*, 2017; Médail y Diadema, 2009; Stevenson, 1985, 1984).

El parque nacional de Doñana es una de las zonas protegidas más emblemáticas de Europa (Sousa *et al.*, 2009), conteniendo una de las mayores concentraciones de humedales, lagunas y zonas palustres del continente europeo (López Albacete, 2009). Además, el complejo de marismas de la desembocadura del Guadalquivir, parte del cual está incluido en el parque nacional, es además uno de los mayores humedales del continente. Al tratarse de un complejo de humedales costeros, Doñana juega un papel clave en las migraciones de fauna del Paleártico (Martí y del Moral, 2002; Rendón *et al.*, 2008). Desafortunadamente, este tipo de ambiente es muy sensible tanto a cambios ambientales como al impacto de las actividades humanas. Asimismo, los humedales del parque nacional de Doñana están sufriendo una tasa de regresión sin precedentes en el presente siglo (Newton *et al.*, 2012), por lo que urge

recuperar la mayor cantidad de información paleoecológica archivada en los humedales antes de que se pierda para siempre.

Los marcados gradientes altitudinales, con cumbres que superan los 3000 m de altitud a tan sólo 40 km de la costa (Mulhacén, 3479 m snm), convierten al parque nacional de Sierra Nevada en un lugar idóneo para el estudio de los desplazamientos altitudinales de la biota ante cambios ambientales. Del mismo modo, la elevada endemidad y el carácter finícola de las poblaciones de muchas especies, tanto mediterráneas como boreales, árticas y de óptimo templado, hacen crucial la investigación paleoecológica en Sierra Nevada para el estudio de la sensibilidad biogeográfica de las especies en regresión y su comportamiento en áreas de refugio.

Tanto el parque nacional de Doñana como el parque nacional de Sierra Nevada no sólo protegen las dinámicas ecológicas de estos enclaves sin parangón, sino que también forman una pieza clave dentro de la dinámica humana de los mismos, ya que la riqueza natural se traduce en la provisión de bienes y servicios ecosistémicos. De hecho, tanto el entorno natural de Doñana como el de Sierra Nevada juegan un papel fundamental en la provisión de servicios de abastecimiento (ej. ganadería y pesca), de regulación ambiental (ej. control de la erosión, del ciclo hidrológico) y culturales (ej. turismo, valores espirituales) (García-Llorente *et al.*, 2015; Martín-López *et al.*, 2011). Entender, por lo tanto, qué procesos y qué componentes estructurales y funcionales de los sistemas ecológicos contribuyen a la provisión sostenida en el tiempo de dichos servicios ecosistémicos se convierte en imprescindible no sólo para la propia conservación de la naturaleza, sino para

la conservación de los bienes y servicios que disfrutamos como sociedad.

En definitiva, los parques nacionales andaluces representan situaciones en las que la vida se encuentra al límite y, por lo tanto, son lugares excepcionales para la experimentación geobotánica. Dicha experimentación no puede instrumentalizarse por lo que ha de recurrirse al registro paleoecológico para poder testar, refinar o desarrollar hipótesis acerca del origen de la biodiversidad, los patrones de su distribución, los procesos que la mantienen, y su comportamiento frente al cambio ambiental.

3. ANTECEDENTES PALEOECOLÓGICOS EN LOS PARQUES NACIONALES DE DOÑANA Y SIERRA NEVADA

La utilidad de los registros paleoecológicos para la biología de la conservación ha sido acentuada por numerosos autores (Birks, 1996, 2012; Davies y Bunting, 2010; Gillson, 2015; Rull *et al.*, 2016; Vegas-Vilarrúbia *et al.*, 2011; Willis *et al.*, 2010; Willis y Bhagwat, 2010). A nivel de la península Ibérica, el estudio paleoecológico de los indicadores paleoambientales (ej. sedimentos, turba, coprolitos, etc.) sirve para resolver no sólo cuestiones estrictamente paleontológicas, sino también para determinar el carácter autóctono y/o los patrones biogeográficos de especies clave (ej. Carrión *et al.*, 2000a, 2000b, 2004; Carrión y Sánchez Gómez, 1992; García Antón *et al.*, 1997; López-Merino *et al.*, 2008; López-Sáez *et al.*, 2010; Manzano *et al.*, 2017; Morales-Molino *et al.*, 2015), para determinar el tipo y ritmo de respuesta de la vegetación a perturbaciones (ej. Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 2001; López-Merino *et al.*, 2012), o

para esclarecer la contribución tanto climática como antropogénica en la configuración de los paisajes y ecosistemas actuales (ej. Carrión *et al.*, 2004, 2010; Franco-Múgica *et al.*, 2004; Gil-Romera *et al.*, 2010; Iriarte-Chiapusso *et al.*, 2016; Leunda *et al.*, 2017; López-Merino *et al.*, 2009, 2010, 2011a, 2011b, 2014, 2017; Martínez y Montero, 2004; Moreno *et al.*, 2011; Silva-Sánchez *et al.*, 2014).

Los archivos ambientales más ampliamente estudiados de forma paleoecológica, las turberas y los lagos, se concentran fundamentalmente en la zona norte de la península Ibérica, la región eurosiberiana, normalmente en las zonas de alta montaña y, en ocasiones, en la costa (López Merino *et al.*, 2011b; Martínez Cortizas y García-Rodeja Gayoso, 2009). Estos archivos, sin embargo, son más escasos en los contextos mediterráneos. En general, esta escasez de archivos ambientales para el estudio paleoecológico se ve acentuada en las zonas central y meridional de la península Ibérica (ej. Carrión *et al.*, 2015). En estos ambientes, estrictamente mediterráneos, es difícil encontrar archivos paleoambientales continuos en los que la preservación de restos biológicos sea óptima y no esté sesgada por cuestiones tafonómicas (ej. Carrión *et al.*, 2009). La experiencia acumulada por el contingente de paleoecólogos que ha trabajado en la península Ibérica nos dice que aun encontrando archivos paleoambientales, *a priori*, continuos, en un número no desdeñable de veces éstos son estériles y, por lo tanto, no válidos para la reconstrucción paleoecológica (Carrión *et al.*, 2009). En definitiva, encontrar materiales susceptible de estudio paleoecológico en el ámbito de la región mediterránea es, en gran medida, una cuestión de suerte.

Es cierto que en los últimos años han proliferado los trabajos paleoecológicos en el conjunto de los parques nacionales debido al esfuerzo de numerosos grupos de investigación (ej. Dorado *et al.*, 1996, 2002; Gómez González, *et al.*, 2011; Leunda *et al.*, 2017; López Merino *et al.*, 2011b; Moreno *et al.*, 2011; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2016; de Nascimento, 2014; Ruiz Zapata *et al.*, 2009a, 2009b; Valdeolmillos, 2005). Sin embargo, en el sur peninsular, debido a la dificultad para encontrar archivos paleoambientales válidos, no abundan los trabajos que ofrezcan datos extrapolables a la biología de la conservación en el contexto de los parques nacionales de la región Mediterránea. Aun así, el esfuerzo de varios grupos de investigación durante los últimos años hace posible hablar de unos antecedentes en el estudio del pasado de los ambientes protegidos tanto por el parque nacional de Doñana como por el de Sierra Nevada.

En el caso de Doñana existe un número de trabajos que reconstruyen la evolución geomorfológica de la desembocadura del Guadalquivir (Rodríguez Ramírez, 1997; Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997; Rodríguez Ramírez y Yáñez, 2005; Ruiz *et al.*, 2002, 2010), además de un catálogo detallado sobre el impacto de tsunamis en las costas suroccidentales de la península Ibérica (Lario *et al.*, 2010, 2011). Los estudios paleobotánicos en el área incluyen tanto aproximaciones antracológicas (Morales-Molino *et al.*, 2011; Postigo-Mijarra *et al.*, 2011) como palinológicas que, sin embargo, o bien carecen de resolución taxonómica suficiente (Stevenson, 1984, 1985; Stevenson y Harrison, 1992; Stevenson y Moore, 1988), o bien se centran en cuestiones paleoclimáticas más amplias (Jiménez-Moreno *et al.*, 2015; Yll *et al.*, 2003).

Algo similar ocurre en Sierra Nevada. Aunque tanto lagunas como turberas y borreguiles (humedales de alta montaña) han sido sondeados y estudiados de manera multidisciplinar en época reciente, los trabajos publicados están más centrados en la reconstrucción paleoambiental (Anderson *et al.*, 2011; García-Alix *et al.*, 2012; Jiménez-Moreno y Anderson, 2012; Jiménez Moreno *et al.*, 2013; Ramos-Román *et al.*, 2016) que en la elucidación de aspectos ecológicos de las comunidades vegetales que puedan ayudar a la conservación.

Aunque el contingente de estudios paleoambientales y paleoecológicos hasta la fecha no resuelve cuestiones directamente aplicables al manejo y gestión de la biodiversidad posee, sin embargo, un valor incalculable. Este valor radica en que este contingente aporta aspectos de la evolución del medio físico necesarios para enmarcar el trabajo que se propone para esta tesis doctoral y que está más enfocado hacia el campo de la biología de la conservación.

4. OBJETIVOS DE ESTA TESIS DOCTORAL

La finalidad del trabajo de esta tesis doctoral es generar información paleoecológica capaz de informar la biología de la conservación de los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada. Para ello se proponen los siguientes objetivos específicos:

1. Un aumento de la resolución espacial, cronológica y taxonómica para el sur de la península, aportando nuevas secuencias paleoecológicas provenientes del ambiente costero de Doñana y del de alta montaña de Sierra Nevada.

2. La reconstrucción de los paisajes holocenos de Doñana y Sierra Nevada y de la dinámica de los distintos tipos de vegetación frente a diferentes perturbaciones ambientales.

3. La identificación de los rasgos ecosistémicos que han contribuido a la existencia y mantenimiento de altos niveles de biodiversidad en los dos parques nacionales.

4. La puesta en valor de los datos paleoecológicos obtenidos en esta tesis doctoral para la biología de la conservación.

5. REFERENCIAS

- Aparicio Martínez, A., Silvestre Domingo, S. 1987. *Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema*, Agencia del Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Birks, H.J.B. 1996. Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 7, 89-98.
- Birks, H.J.B. 2012. Ecological palaeoecology and conservation biology: controversies, challenges, and compromises. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services y Management* 84, 292-304.
- Blanca, G. 1993. El origen de la flora andaluza. En: Valdés, B. (Ed.), Blanca G., Domínguez E., Cabezudo B., Nieto J., Silvestre S. *Introducción a la flora andaluza*. Consejería de Cultura y del Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Blanca, G. 2000. *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Carrión, J. S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M. 2000a. The interpretation of cluster pine (*Pinus pinaster*) in floristic-phytosociological classifications from a palaeoecological perspective. *The Holocene* 10, 243-252.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21, 2047-2066.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Leroy, S.A.G., Bailey, G.N., López-Sáez, J.A., Burjachs, F., Gil-Romera, G., García-Antón, M., Gil-García, M.J., Parra, I., Santos, L., López-García, P., Yll, E.I., Dupré, M. 2009. Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the value of negative results. *Internet Archaeology* 25, 1-53.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., López-Merino, L., Peña, L., Burjachs, F., López-Sáez, J.A., García-Antón, M., Carrión Marco, Y., Uzquiano, P., Postigo, J.M., Barrón, E., Allué, E., Badal, E., Dupré, M., Fierro, E., Manzano, S., Munuera, M., Rubiales, J.M., García Amorena, I., Jiménez Moreno, G., Gil Romera, G., Leroy, S., García-Martínez, M.S., Montoya, E., Fletcher, W., Yll, E., Vieira, M., Rodríguez-Ariza, M.O., Anderson, S., Peñalba, C., Gil García, M.J., Pérez Sanz, A., Albert, R.M., Díez, M.J., Morales, C., Gómez Manzaneque, F., Parra, I., Ruiz Zapata, B., Riera, S., Zapata, L., Ejarque, A., Vegas, T., Rull, V., Scott, L., Andrade, A., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Moreno, E., Hernández-Mateo, L., Ochando, J., Pérez Navarro, M.A., Sánchez Baena, J.J., Riquelme, J.A., Iglesias, R., Franco, F., Chaín, C., Figueiral, I., Grau, E., Matos, M., Jiménez Espejo, F., Arribas, A., Garrido, G., Finlayson, G., Finlayson, C., Ruiz, M., Pérez Jordá, G., Miras Y. 2015. *Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Ministerio de Economía y Competitividad. Madrid.

- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F. 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162 (3), 458-475.
- Carrión, J.S., Leroy, S.A.G. 2010. Iberian floras through time, land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 227-230.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M., Andrade, A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89, 783-797.
- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro C., Munuera M. 2000b. The past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6, 29-44.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P. 1992. Palynological data in support of the survival of walnut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *Journal of Biogeography* 13, 623-630.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Willis, K.J., Sánchez, P. 2004. Holocene fire history of the eastern plateaux in the Segura Mountains (Murcia, southeastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 132, 219-236.
- Davies, A.L., Bunting, M.J. 2010. Applications of Palaeoecology in Conservation. *The Open Ecology Journal* 3, 54-67.
- de Nascimento, L. 2014. *Holocene vegetation history in the Canary Islands and its relationship with past climate and human activities*. Tesis Doctoral. Universidad de la Laguna.
- Díaz-Paniagua, C., Fernández Zamudio, M.R., Serrano Martín, L., Florencio Díaz, M., Gómez Rodríguez, C., Sousa, A., Sánchez Castillo, P., García-Murillo, P., Siljestrom, P. 2015. *El sistema de lagunas temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Díaz, S., Cabido, M. 2010. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646-655.
- Dorado, M., De Bustamante, I., Valdeolmillos, A. 1996. Evolución de la vegetación del medio acuático de Las Tablas de Daimiel durante los últimos 8.000 años. En: Álvarez Cobelas, M., Cirujano, S. (Eds.). *Las Tablas de Daimiel. Ecología acuática y sociedad*. Publicaciones del Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

- Dorado, M., Valdeomillos, A., Ruiz Zapata, M.B., Gil García, M.J., Bustamante, I. 2002. Climatic changes since the Late glacial/Holocene transition in the Mancha plain (South Central Iberian Peninsula, Spain) and their evidence in Las Tablas Daimiel marshlands. *Quaternary International* 93-94, 73-84.
- Franco Múgica F., García Antón M., Maldonado Ruiz J., Morla C., Sainz Ollero H. 2004. Ancient pine forest on inland dunes in the Spanish Northern meseta. *Quaternary Research* 63, 1-14.
- García Antón, M., Franco Múgica, F., Morla, C., Maldonado, J. 2011. The biogeographical role of *Pinus* forests on the Northern Spanish Meseta: A new Holocene sequence. *Quaternary Science Reviews* 30, 757-768.
- García-Antón, M., Franco-Múgica, F., Maldonado, J., Morla-Juaristi, C., Sainz-Ollero, H. 1997. New data concerning the evolution of the vegetation in Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography* 4, 929-934.
- García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I., Willaarts, B.A., Harrison, P.A., Berry, P., Bayo M.M., Castro, A.J., Montes, C., Martín-López, B. 2015. Biophysical and sociocultural factors underlying spatial trade-offs of ecosystem services in semiarid watersheds. *Ecology and Society* 20 (3), 39.
- Gil-Romera, G., Carrión, J.S., Pausas, J.G., Sevilla-Callejo, M., Lamb, H.F., Fernández, S., Burjachs, F. 2010. Holocene fire activity and vegetation response in South-Eastern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 29 (9), 1082-1092.
- Gil-Romera, G., López-Merino, L., Carrión, J.S., González Sampériz, P., Martín-Puertas, C., López-Sáez, J.A., Fernández, S., García-Antón, M., Stefanova, V. 2010. Interpreting resilience through long-term ecology: Potential insights in western Mediterranean landscapes. *The Open Ecology Journal* 3, 43-53.
- Gillson, L. 2015. *Biodiversity Conservation and Environmental Change: Using palaeoecology to manage dynamic landscapes in the Anthropocene*. Oxford Scholarship Online.
- Gómez González, C., Ruiz Zapata, B., Gil, M.J., López-Sáez, J.A., Santisteban, J., Mediavilla, R., Vera, S. 2011. Evolución del paisaje vegetal durante los últimos 1.680 años BP en el Macizo de Peñalara (Sierra de Guadarrama, Madrid). *Revista Española de Micropaleontología* 41(1-2), 75-89.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., Sobrino, C.M., Gómez-Orellana, L., Hernández-Beloqui, B., García-Moreiras, I., Rodríguez, C.F., Heiri, O., Lotter, A.F., Ramil-Rego, P. 2016. Reviewing the Lateglacial-Holocene transition in NW Iberia: A palaeoecological approach based on the comparison between dissimilar regions. *Quaternary International* 403, 211-236.
- Jiménez-Moreno, G., Rodríguez-Ramírez A., Pérez-Asensio, J.N., Carrión, J.S., López-Sáez, J.A., Villarías-Robles, J.J.R., Celestino-Pérez, S., Cerrillo-Cuenca, E., León, A., Contreras, C. 2015. Impact of late-Holocene aridification trend, climate variability and geodynamic control on the environment of a coastal area in SW Spain. *The Holocene* 25(4), 607-617.

- Lario J., Luque, L., Zazo, C., Goy, J.L. Spencer, C., Cabero, A., Bardaji T., Borja, F., Dabrio, C.J., Civis, J., González-Delgado, J.A., Borja, C., Alonso-Azcarate, J. 2010. Tsunami vs. Storm surge deposits: a review of the sedimentological and geomorphological records of extreme wave events (EWE) during the Holocene in the gulf of Cádiz, Spain. *Zeitschrift für Geomorphologie* 54 (Suppl. 3), 301-316.
- Lario J., Zazo, C., Goy, J.L., Silva, P.G., Bardaji, T., Cabero A., Dabrio, C.J. 2011. Holocene palaeotsunami catalogue of SW Iberia. *Quaternary International* 242, 196-200.
- Leunda, M., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Aranbarri, J., Moreno, A., Oliva-Urcia, B., Sevilla-Callejo, M., Valero-Garcés, B. 2017. The Late-Glacial and Holocene Marboré Lake sequence (2612 m asl, Central Pyrenees, Spain): testing high altitude sites sensitivity to millennial scale vegetation and climate variability. *Global and Planetary Change* 157, 214-231.
- Loidi J. 1999. Geography and Geology of Spain. *Itinera Geobotanica* 13, 18-40.
- López Albacete, I. 2009. *La vegetación del manto eólico de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Huelva.
- López Sáez, J.A., López García, P., Martín Sánchez, M. 2002. Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake in South West Spain: protohistorical and prehistorical vegetation in Cádiz Bay. *Quaternary International* 93-94, 197-206.
- 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-Merino, L., Colás-Ruiz, N.R., Adame, M.F., Serrano, O., Martínez Cortizas, A., Mateo, M.A. 2017. A six thousand-year record of climate and land-use change from Mediterranean seagrass mats. *Journal of Ecology* 105, 1267-1278.
- López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., Pérez-Díaz, S., Carrión, J.S. 2009. 2,000 yr of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 42-51.
- López-Merino, L., Martínez Cortizas, A., López-Sáez, J.A. 2010. Early agriculture and palaeoenvironmental history in the North of the Iberian Peninsula: a multi-proxy analysis of the Monte Aro mire (Asturias, Spain). *Journal of Archaeological Science* 37, 1978-1988.
- López-Merino, L., Martínez Cortizas, A., López-Sáez, J.A. 2011a. Human-induced changes on wetlands: A study case from NW Iberia. *Quaternary Science Reviews* 30, 2745-2754.

- López-Merino, L., Martínez Cortizas, A., Reher, G.S., López-Sáez, J.A., Mighall, T.M., Bindler, R. 2014. Reconstructing the impact of human activities in a NW Iberian Roman mining landscape for the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* 50, 208-218.
- López-Merino, L., Moreno, A., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., Leira, M., Sigró, J., Brunet, M., Aguilar, E., López-Sáez, J.A. 2011b. Two hundred years of environmental change in Picos de Europa National Park inferred from sediments of Lago Enol, northern Iberia. *Journal of Paleolimnology* 46, 453-467.
- López-Merino, L., Silva Sánchez, N., Martínez Cortizas, A., Kaal J., López-Sáez, J.A. 2012. Post-disturbance vegetation dynamics during the Late Pleistocene and the Holocene: An example from NW Iberia. *Global and Planetary Change* 92-93, 58-70.
- Marchese, C., 2015. Biodiversity hotspots: a shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation* 3, 297-30.
- Martí, R., del Moral, J.C. 2002. *La invernada de aves acuáticas en España*. Serie Técnica. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Martín-López, B., García-Llorente, M., Palomo, I., Montes, C. 2011. The conservation against development paradigm in protected areas: Valuation of ecosystem services in the Doñana social-ecological system (southwestern Spain). *Ecological Economics* 70, 1481-1491.
- Martínez Cortizas, A., García-Rodeja Gayoso, E. 2009. Grupo 7. Turberas, turberas bajas y áreas pantanosas. En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid.
- Martínez, F., Montero, G. 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of South western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology* 175, 1-18.
- Médail, F., Quézel, P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84 (1), 112-127.
- Médail, F., Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin, setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13, 1510-1513.
- Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., Gascon, C., 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. En: Zachos, F.E., Habel, J.C. (Eds.). *Biodiversity Hotspots*. Springer Publishers. London.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M., García-Antón, M., Zazo, C. 2011. Vegetation and environmental conditions in the Doñana Natural Park coastal area (SW Iberia) at the beginning of the last glacial cycle. *Quaternary Research* 75 (1), 205-212.
- Morales-Molino, C., Vescovi, E., Krebs, P., Carlevaro, E., Kaltenrieder, P., Conedera, M., Tinner, W. and Colombaroli, D. 2015. The role of human-induced fire and sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) cultivation on the long-term landscape dynamics of the southern Swiss Alps. *The Holocene* 25(3), 482-494.

- Moreno, A., López-Merino, L., Leira, M., Marco-Barba, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., López-Sáez, J.A., Santos, L., Mata, P., Ito, E. 2011. Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *Journal of Paleolimnology* 46, 327-349.
- Muñoz Sobrino, C., García-Moreiras, I., Martínez-Carreño, N., Cartelle, V., Insua, T.L., Ferreiro Da Costa, J., Ramil-Rego, P., Fernández Rodríguez, C., Alejo, I., García-Gil, S. 2016. Reconstruction of the environmental history of a coastal insular system using shallow marine records: the last three millennia of the Cíes Islands (Ría de Vigo, NW Iberia). *Boreas* 45(4), 729-753.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G, da Fonseca, G.A.B, Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Newton, A., Carruthers, T.J.B., Icely, J. 2012. The coastal syndrome and hotspots on the coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 96, 39-47.
- Nieto Feliner G. 1999. Vascular plant distribution in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands: current projects. *Acta Botanica Fennica* 162, 23-33.
- OAPN. 2011. *La red de Parques Nacionales en la Sociedad. Estudio explicativo de la percepción social de la Red de Parques Nacionales*. Cuadernos de la Red de Parques Nacionales 1. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez Manzanque, F., Morla, C., Zazo, C. 2010a. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the Lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295, 332-343.
- Regato, P. 2008. *Adapting to global change : Mediterranean forests*. IUCN.
- Rendón, M.A., Green, A.J., Aguilera, E., Almaraz, P. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biological Conservation* 141 (5), 1378-1388.
- Rodríguez Ramírez, A. 1997. *Geomorfología del Parque Nacional de Doñana y su entorno*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Rodríguez-Ramírez, A. 2010. Comment on “Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model” by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 275, 290-291.
- Rodríguez-Ramírez, A., Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L.M, Clemente, L., Cantano, M., Belluomini, G., Manfra, L., Improta, S. 1997. Evolución de la costa atlántica onubense (SO España) desde el máximo flandriense a la actualidad. *Boletín Geológico y Minero* 108 (4-5), 465-475.

- Rodríguez-Ramírez, A., Yáñez-Camacho, C. 2008. Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model. *Marine Geology* 254, 187-196.
- Ruiz Zapata, B., Gómez González, C., Gil García, M.J., López Sáez, J.A., Santisteban, J.I., Mediavilla López, R., Domínguez, F., Vera, M.S. 2009a. Reconstrucción de las condiciones paleoambientales del depósito Pñ (Macizo de Peñalara, Sierra de Guadarrama. Madrid), durante los últimos 2.000 años, a partir del contenido en microfósiles no polínicos (NPPs). *Geogaceta* 46, 135-138.
- Ruiz Zapata, M.B., Gómez González, C., López Sáez, J.A., Valiño, M.D., Rodríguez, A.V., Gil García, M.J. 2009b. Detección de la actividad antrópica durante el Holoceno reciente en la Tolla, Collado de El Berrueco (Sierra de Guadarrama, Madrid, España) a través de la asociación de palinomorfos polínicos y no polínicos. *Revista Española de Micropaleontología* 38 (2-3), 355-366.
- Ruiz, F., Pozo, M., Carretero, M.I., Abad, M., González-Regalado, M.L., Muñoz, J.M., Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L.M., Pendón, J.G., Prudêncio, M.I., Dias, M.I. 2010. Birth, evolution and death of a lagoon, Late Pleistocene to Holocene palaeoenvironmental reconstruction of the Doñana National Park (SW Spain). En: Friedman, A.G. (Ed.). *Lagoons: Biology, Management and Environmental Impact*. Nove Science Publishers.
- Ruiz, F., Rodríguez-Ramírez, A., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., Yáñez Yáñez, C., Clemente, L., González-Regalado, M.L., Abad, M., De Andrés J.R. 2002. Cambios paleoambientales en la desembocadura del río Guadalquivir durante el Holoceno reciente. *Geogaceta* 31, 167-170.
- Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., Montoya, E. 2016. The neotropical Gran Sabana region: Palaeoecology and conservation. *The Holocene* 26, 1162-1167.
- Seddon, A.W.R., Mackay, A.W., Baker, A.G., Birks, H.J.B., Breman, E., Buck, C.E., Ellis, E. C., Froyd, C.A., Gill, J.L., Gillson, L., Johnson, E.A., Jones, V. J., Juggins, S., Macias-Fauria, M., Mills, K., Morris, J.L., Nogués-Bravo, D., Punyasena, S.W., Roland, T. P., Tanentzap, A.J., Willis, K.J., Aberhan, M., van Asperen, E.N., Austin, W.E.N., Battarbee, R.W., Bhagwat, S., Belanger, C.L., Bennett, K.D., Birks, H.H., Bronk Ramsey, C., Brooks, S.J., de Bruyn, M., Butler, P. G., Chambers, F.M., Clarke, S.J., Davies, A.L., Dearing, J.A., Ezard, T.H.G., Feurdean, A., Flower, R.J., Gell, P., Hausmann, S., Hogan, E.J., Hopkins, M.J., Jeffers, E.S., Korhola, A.A., Marchant, R., Kiefer, T., Lamentowicz, M., Larocque-Tobler, I., López-Merino, L., Liow, L. H., McGowan, S., Miller, J.H., Montoya, E., Morton, O., Nogué, S., Onoufriou, C., Boush, L.P., Rodriguez-Sanchez, F., Rose, N.L., Sayer, C.D., Shaw, H.E., Payne, R., Simpson, G., Sohar, K., Whitehouse, N., Williams, J.W. Witkowski, A. 2014. Looking forward through the past: identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology* 102, 256-267.
- Silva-Sánchez, N., Martínez Cortizas, A., López-Merino, L. 2014. Linking forest cover, soil erosion and mire hydrology to late-Holocene human activity and climate in NW Spain. *The Holocene* 24, 714-725.

- Sousa, A., García Murillo, P., Morales González, J., García Barrón, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the cosatalcoastal lagoons in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66, 1508-1514.
- Stevenson, A.C., Harrison, R.J. 1992. Ancient forests in Spain: a model for land use and dry forest management in south-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58, 227-247.
- Stevenson, A.C. 1984. Studies on the vegetational history of SW Spain III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11, 527-551.
- Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12, 243-268.
- Stevenson, A.C., Moore P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations of a valley mire at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15, 339-361.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R. P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101, 58-66.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143, 2270-2279.
- Valdeolmillos, A. 2005. *Registro paleoclimático y paleoambiental de los últimos 350000 años en el Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (Ciudad Real)*. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá.
- Vegas-Vilarrúbia, T., Rull, V., Montoya, E., Safont, E. 2011. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics. *Quaternary Science Reviews* 30, 2361-2388.
- Willis K.J., Bhagwat, S.A. 2010. Questions of importance to the conservation of global biological diversity: answers from the past. *Climate of the Past* 6, 1139-1162.
- Willis, K.J., Bailey, R.M., Bhagwat, S.A., Birks, H.J.B. 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 583-591.
- Yll, E.I., Zazo, C., Goy, J.L., Pérez Olbiol, R., Pantaleón-Cano, J., Civis, J., Dabrio, C., González, A., Borja, F., Soler, V., Lario, J., Luque, L., Sierro, F., González-Hernández, F.M., Lezine, A.M., Denèfle, M., Roure, J.M., 2003. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. En: Ruiz Zapata (Ed.). *Quaternary Climatic Changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares.

2

Early to Mid-Holocene spatiotemporal vegetation changes and tsunami impact in a paradigmatic coastal transitional system (Doñana National Park, Southwestern Europe)



1. INTRODUCTION

Transitional systems such as coastal wetlands are amongst the Earth's most diverse and productive ecosystems (Newton *et al.*, 2012, 2014). They play a significant role in carbon sequestration (Barbier *et al.*, 2011), and provide numerous ecosystem services to humans, such as provisioning (e.g. raw material supply), regulation (e.g. biogeochemical cycling, water purification) and coastal protection services. Furthermore, coastal wetlands also attenuate erosion and the impact of waves and extreme climatic hazards on the coastline (Barbier *et al.*, 2011). However, coastal areas are amongst the world's most populated areas and they concentrate increasing human pressures, threatening their diverse and unique ecosystems (Newton *et al.*, 2012). In addition, understanding the role of transitional systems as buffers of extreme wave events (storms and tsunamis) is of interest for the inhabitants of coastal areas. Deep knowledge of coastal wetlands is thus, of paramount importance. Certainly, the management of coastal wetlands can only be effective considering the interactions between the physical environment and the biological communities.

A paradigmatic case of transitional system in the westernmost part of Europe is Doñana, located in the mouth of the Guadalquivir (Southwestern Spain). This region, exhibiting a variable geomorphology (Rodríguez Ramírez, 1997), and large floristic (García Murillo *et al.*, 2014; López Albacete, 2009; Rivas Martínez, 1980) and faunal (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015) richness, is protected under the Doñana National Park (DNP) ever since 1969. It is also an UNESCO biosphere reserve, an UNESCO World Heritage, and a Ramsar Wetland Site (Sousa *et al.*, 2009). Hallmark in the DNP are the Guadalquivir River marshlands, among the biggest and most significant European wetlands, due to their seasonal character, high plant diversity, and their role as route for Palaearctic avian migrations (Martí and del Moral, 2002; Rendón *et al.*, 2008).

Despite the ecological importance of the DNP, its long-term environmental history is poorly known. The great extension, complexity and heterogeneity of the Guadalquivir's marshlands, the secular history of human intervention, and the difficulty of recovering and contextualising environmental archives

complicate completing palaeoecological studies (Lario *et al.*, 2010a). While a considerable amount of research addressing the Quaternary geomorphological evolution of the mouth of the Guadalquivir is available (Rodríguez Ramírez, 1997; Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997; Rodríguez Ramírez and Yáñez, 2005, and references therein; Ruiz *et al.*, 2002, 2010), studies on vegetation and landscape history are scanty and fragmentary (Jiménez-Moreno *et al.*, 2015; Morales-Molino *et al.*, 2011; Yáñez *et al.*, 2006; Yll *et al.*, 2003). This hinders our understanding of the extant terrestrial and aquatic biodiversity, the biogeographical patterns, and the autochthonous status of key species.

The overarching aim of this study is to fill these knowledge gaps by providing a new palaeoenvironmental reconstruction of the landscape heterogeneity and the infilling history of the mouth of the Guadalquivir transitional systems. The specific objectives are i) to reconstruct the aquatic vegetation history, disentangling the factors controlling long-term changes in aquatic assemblages along the infilling of the Guadalquivir palaeoestuary, ii) to reconstruct the Doñana upland vegetation history, discussing the mechanisms influencing community assemblages and the terrestrial-estuarine connectivity, and iii) to evaluate the impact of marine extreme wave events on the Guadalquivir area.

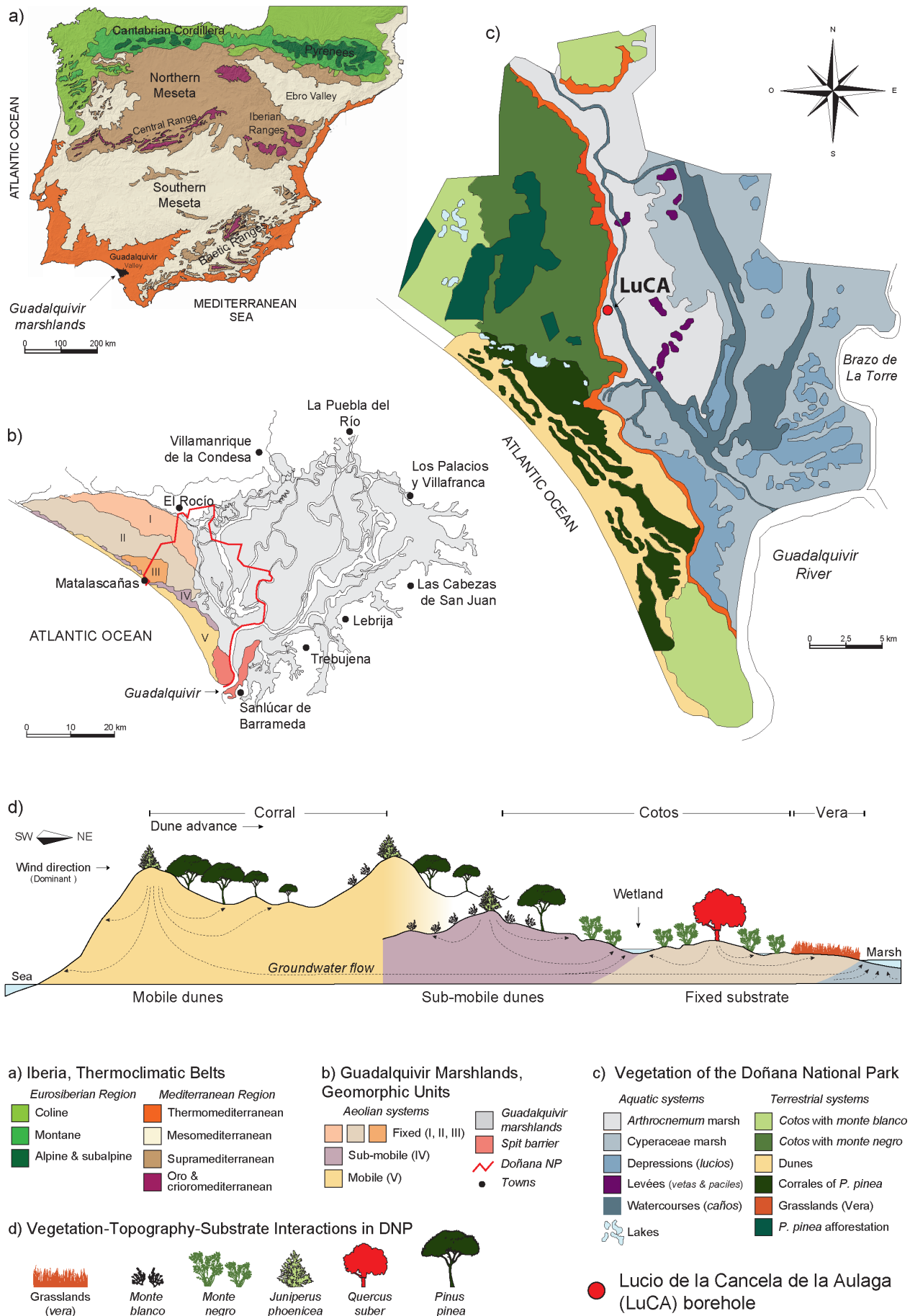
2. MATERIAL AND METHODS

2.1 Study site

The DNP is located close to the mouth of the Guadalquivir River, in the southwestern part of the Iberian Peninsula (Fig. 2.1). The park comprises an extensive marshland of 140,000 ha. The marshland borders to the west with an aeolian dune field and it is isolated from the Atlantic Ocean by a mobile dune complex and a spit barrier (Rodríguez Ramírez, 1997; Fig. 2.1b). The marshland is the result of the progressive Late Quaternary infilling of the Guadalquivir palaeoestuary (Rodríguez Ramírez, 1997). It behaves as a seasonal wetland whose flooding is mainly controlled by fluvial and rainfall inputs, desiccation occurs mainly through evapotranspiration during the summer as typically happens in Mediterranean contexts (Rodríguez Ramírez, 1997). The low-altitude areas in the mouth of the Guadalquivir surroundings (0-1.5 m asl) have a long flooding period and are subject to marine influence. The higher altitude areas in the W and NW part of the marshlands (1.5-3 m asl; Fig. 2.1c) are deprived from marine influence and flood through aquifer discharge, rainfall and fluvial input, presenting a shorter flooding period (Rodríguez Ramírez, 1997).

The hydrological network within the marshland is articulated around microtopographical elements. The so-called *lucios* (depressions; Fig. 2.1c) behave as

Fig. 2.1. Study area. a) Iberia, thermoclimatic belts (modified from Manzano *et al.*, 2017). Note that the region concerning this work is marked in the SW in black. b) Guadalquivir Marshlands and geomorphic units in the Doñana National Park area (limited in red) and surroundings (Modified from López Albacete, 2009 and Rodríguez Ramírez, 1997). c) Main Doñana National Park (DNP) systems (aquatics and terrestrial) and associated vegetation therein (modified from Zunzunegui, 1997 and own data). The study site is marked with a red dot and labelled. d) Vegetation-Topography-Substrate Interactions SW-NE transect in DNP (modified from López Albacete, 2009; Manzano *et al.*, 2013; Rivas Martínez *et al.*, 1980 and own data).



isolated seasonal lagoons and they are the last areas to desiccate in summer. They host very rich macrophyte communities of *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Callitriche* and *Isoetes* (Fig. 2.1c). The *caños* and *quebradas* are large water channels within the marshes whose margins are covered by Cyperaceae (*Scirpus maritimus*, *S. lacustris* and *S. littoralis*). The *paciles* and *vetas* are the highest elevation enclaves (1-3 m asl; Fig. 2.1), and they host Chenopodiaceae-dominated halo-nitrophilous formations (López Albacete, 2009; Rivas Martínez, 1980).

An aeolian complex system of littoral origin and a spit barrier separating the marshlands from the sea include the terrestrial communities confining the western Guadalquivir marshes (Figs. 2.1c and 2.1d). The aeolian field includes both stabilised and mobile dune systems. The stabilised systems comprise ancient dunes spanning inland in the E-NE limit of the marshlands. Their vegetation, known as *cotos*, is of extensive parkland formations. *Juniperus phoenicea* ssp. *turbinata* and *monte blanco* (Lamiaceae and Cistaceae scrub) dominate in xerophytic enclaves, while cork oak (*Quercus suber*), *Pinus pinea* and *monte negro* (Ericaceae and Oleaceae scrub) thrive in moister areas (Figs. 2.1c and 2.1d). Gorses (*Ulex*, *Stauracanthus*, *Genista*) are also prominent elements of the *cotos* understorey. Seasonal ponds and lagoons emerge in the dune depressions during the wet season (López Albacete, 2009; Rivas Martínez, 1980).

The mobile dune system is structured in parallel dune trains that advance westwards into the marshlands running over the palaeoestuary spit barrier. The dune crests are dominated by

psammophilous communities of *Ammophila arenaria*, *Artemisia crithmifolia*, *Armeria pungens* and *Juniperus phoenicea* ssp. *turbinata*. The interdunal valleys are covered by *Pinus pinea* (Fig. 2.1c) that becomes buried in the leeward side of the advancing dunes regenerating towards the windward side of the precedent dune (López Albacete, 2009; Fig. 2.1d). Current recruitment of *Pinus pinea* in the area is mostly related to groundwater level, occupying intermediary sandy ridges at the dune slacks. This position allows saplings to escape flood and drought (Muñoz-Reinoso and de Castro, 2005; Fig. 2.1).

The DNP is under Mediterranean climate, with mild winters and hot and dry summers. Mean annual temperature is 16.7°C, with average maximum temperatures of 24.1°C in the hottest month (July) and average minimum temperatures of the coldest month (December) of -0.3°C (Palacio de Doñana weather station; Yll *et al.*, 2003). Precipitation, averaging 542.8 mm/yr (period 1978-2007; Palacio de Doñana weather station) falls mostly in autumn and winter. SW winds are prevalent in the area with an incidence of 22.5% of the days in this direction (Jiménez Moreno *et al.*, 2015).

2.2 Coring, sedimentological analysis and radiocarbon dating

The Lucio de la Cancela de la Aulaga (LuCA, 36° 59' 50.99" N, 6° 25' 48.67" W, Datum WGS84, 0 m asl) is a small depression in the western margin of the marshlands (Fig. 2.1c). A 709 cm-long sediment core was retrieved from the central part of the depression using a mechanical percussion corer in September 2012. The sediment core sections were placed in plastic boxes, protected in plastic guttering and

stored under cold conditions prior to laboratory sediment visual description and sub-sampling. Shell remains (shells and shell fragments) presence was recorded in the sub-samples. The topmost part of the core (<42 cm) was discarded due to sediment mixing (Fig. 2.2). Six samples were AMS radiocarbon dated at two laboratories (Poznan Radiocarbon Laboratory in Poland, and ETH Laboratory of Ion Beam Physics in Switzerland; Table 2.1). The analyses were performed on total organic carbon and dates were calibrated using both the IntCal13.14C and the Marine13 calibration curves (Reimer *et al.*, 2013). Age-depth modelling was performed by means of linear interpolation using the CLAM package for R (Blaaw, 2010; Fig. 2.3).

Grain-size distribution analysis was measured on 88 samples at the MNCN-CSIC (Madrid, Spain) using a Coulter LS 130 laser particle size analyser over the particle size range of 0.38-2000 μm . GRADISTAT software was used for the analysis of the resulting raw data (Blott and Pye, 2001). Values were transformed into the equivalent phi value ($\Phi = -\log_2 D$, D = grain diameter in mm). Skewness, kurtosis and sorting (standard deviation) calculations follow the methodology of Folk and Ward (1957). Suite

statistic bi-scatter plots (Tanner, 1991) have been used to correlate the summary statistics with the depositional evolution of the Guadalquivir estuarine environment.

Magnetic susceptibility (MS), organic matter (OM) and calcium carbonate (CaCO_3) contents were measured on 30 samples at Brunel University London (UK). MS was performed using a Bartington MS2 susceptibility meter with the MS2B sensor in dried bulk samples packaged in 10 cm^3 plastic pots at room temperature. The measurements were done at low frequency and with the 0.1 sensitivity setting. All samples were measured twice with air readings before and after for drift correction. The average value of the two corrected measures was taken as the final value (κ). The κ values were normalised to sample mass (χ in $\text{m}^3 \text{kg}^{-1}$). OM and CaCO_3 contents were obtained through loss-on-ignition (LOI) at temperatures of 550 and 950°C respectively (Heiri *et al.*, 2001).

2.3 Palynological analysis

Palynological analysis was performed at the Universidad de Murcia (Spain) using a sediment volume of $\sim 3 \text{ cm}^3$ in 88 samples. The chemical

Table 2.1. LuCA radiocarbon dates.

Laboratory Code	Depth (cm)	Thickness (cm)	Calibration curve	Radiocarbon Age (yr BP)	Calibrated age ranges (yr cal. BP)**
ETH-57403	42	2	IntCal13.14C	5702 $\pm$ 34	6407 - 6566
ETH-57405	205	2	IntCal13.14C	7015 $\pm$ 36	7783 - 7938
ETH-57405***	280	2	IntCal13.14C	12312 $\pm$ 46	12100- 12700
ETH-57407	476	2	Marine13	7364 $\pm$ 37	7644 - 8011
Poz-55367	615	4	Marine13	7830 $\pm$ 40	8105 - 8460
Poz-55368	711	4	Marine13	9180 $\pm$ 50	9615 - 10319

*Reimer *et al.* (2013). **95% confidence intervals.*** Excluded from the age-depth model for being considered too old.

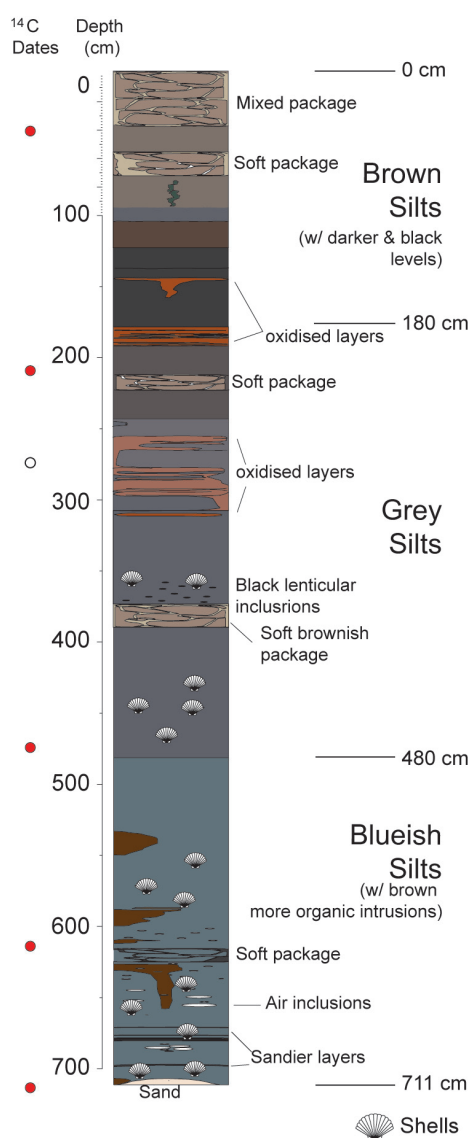


Fig. 2.2. Schematic representation of the LuCA sedimentary core showing the main facies stratigraphy and the location of the radiocarbon dates along the sequence. Filled dots represent dates included in the age-depth model, the blank dot the discarded date.

treatment involved HCl for the dissolution of carbonates, NaOH for the removal of organic matter, and HF for the elimination of silicates (Moore *et al.*, 1991). Heavy liquid (ZnCl_2) density separation (Erdtman, 1979) was also done. Tablets with known concentration of *Lycopodium* spores were added at the beginning of the treatment for concentration estimates (Stockmarr, 1971). Identification and counting

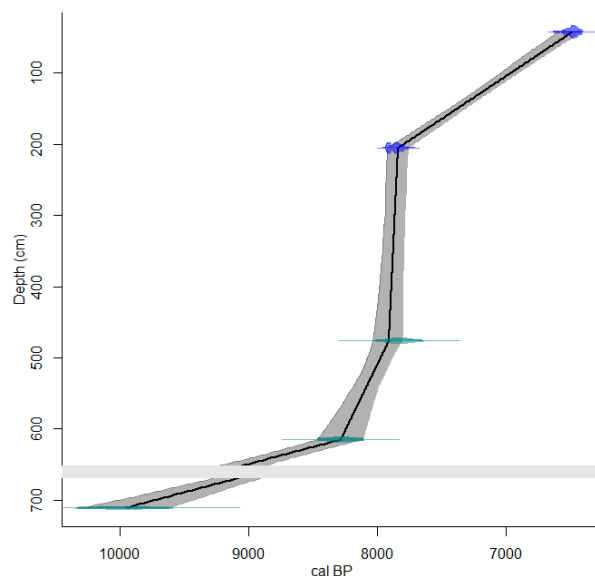


Fig. 2.3. Age-depth model for the LuCA core using CLAM software. The horizontal grey bar represents the excised slump (668-654 cm depth).

were completed at $\times 400$ magnification on a light microscope, and at $\times 1000$ using immersion oil when required, supported by the Universidad de Murcia reference collection, keys, and atlases (Díez *et al.*, 1987; Fægri and Iversen, 1989; Moore *et al.*, 1991; Reille, 1995, 1992; Sáenz Laín, 1982). Plant nomenclature follows Flora Ibérica (www.floraiberica.es). Non-pollen palynomorphs (NPP) nomenclature largely follows van Geel (2001). Terrestrial pollen sum (TPS) consisted of at least 200 pollen grains of upland taxa (average = 232; median = 222), excluding Chenopodiaceae (local marshland vegetation), aquatic pollen types, and NPP. Percentages of fern and bryophyte spores, as well as fungal and microfaunal NPP were calculated based on the TPS. The variation of aquatic taxa in the Doñana transitional environments may provide ecological indication. For such reason, percentages of aquatic taxa such as algae, macrophytes, helophytes and Chenopodiaceae were calculated independently based on the aquatic taxa sum (ATS; average = 439; median

= 245). Palynological results were plotted in diagrams using Tilia 1.7.16 (Grimm, 2011).

Microcharcoal particles (<125 µm) were counted on the palynological slides, measuring the longest axis (Mooney and Tinner, 2011). A minimum of 200 items (microcharcoal particles and *Lycopodium* spores) was considered per sample (Finsinger *et al.*, 2004).

2.4 Numerical analyses

Palynological zones were identified separately for the terrestrial and aquatic data-sets by stratigraphically constrained cluster analysis by sum-of squares (CONISS) using Tilia 1.7.16 (Grimm, 2011). The analyses included the square-root transformation of terrestrial pollen percentages larger than 10%, and of aquatic taxa percentages larger than 5%.

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analyses were performed on the terrestrial and aquatic data-sets independently to identify those pollen samples with similar taxonomical assemblages and to unravel terrestrial and aquatic vegetation dynamics. Only taxa with percentages larger than 5% were considered (15 terrestrial taxa and 12 aquatic taxa). Bray-Curtis dissimilarity was used to calculate the distance matrix for ordination. NMDS was performed in R using the *vegan* package (Oksanen *et al.*, 2012).

3. RESULTS

3.1 Sedimentology and age-depth model

The LuCA sediment core presents three packages of blueish (709-480 cm), grey (480-180 cm) and brown (180-0 cm) silts,

separated by soft transitions (Fig. 2.2). Some soft packages, as well as oxidised levels and air inclusions have been found embedded in the core. Grain size distributions are mostly symmetrical (61 samples), although 14 samples are finely skewed, 13 samples coarsely skewed and 1 sample very finely skewed. Sorting (standard deviation) of grain size distributions is poor to very poor (Fig. 2.4). Content in sand is higher at the core bottom (709-460 cm, average = 18%) with relative maxima at 702, 692, 685, 675, 668-654, 594, 572, 532 and 54 cm depth (a-i events in Fig. 2.4). Sand content above 460 cm is lower (average = 6.7%). Clay content is around 12.7% at the bottom of the sequence, whereas it doubles above 460 cm (24.8%), with a maximum of 49.1% at 333 cm (Fig. 2.4). Suite analysis identifies most of the samples as derived from a partially open to restricted estuarine environment. However, a few samples from the upper 400 cm are indicative of a closed basin (Fig. 2.5).

The content in CaCO₃ oscillates between 8 and 12% from the bottom of the core up to 355 cm, with a minimum of 1.46% at 658 cm depth. A decreasing trend is recorded in the upper 355 cm (Fig. 2.4). In contrast, OM content varies between 6 and 7% at the bottom of the sequence, experiencing a gradual increase towards the top. MS presents values ranging at $8-18 \times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$, with a peak at 246-210 cm ($21-24 \times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$; Fig. 2.4).

Because the shell remains appear from 355 cm depth to the bottom of the sequence (Figs. 2.2 and 2.4), the radiocarbon dates (Table 2.1) from the topmost 355 cm were calibrated using the IntCal13.14C calibration curve; while those dates at depths >355 cm were calibrated

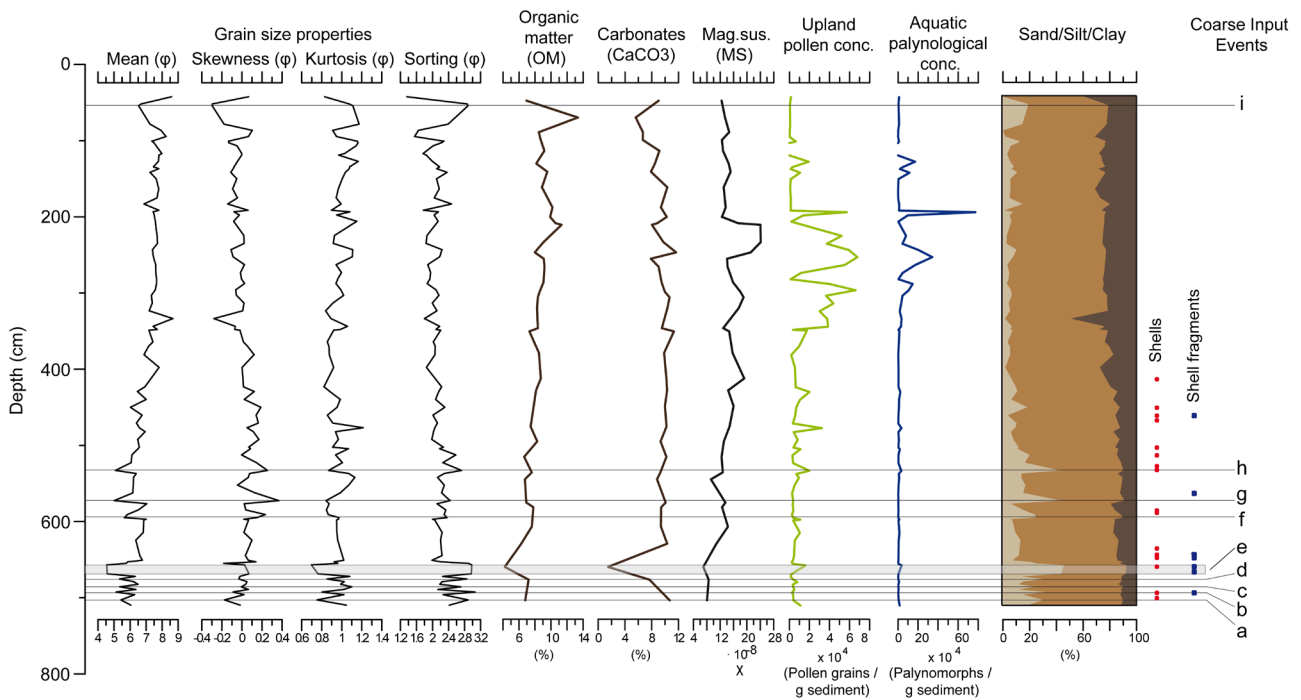


Fig. 2.4. Sedimentological record of the LuCA sequence plotted in depth including, from left to right: grain size analysis distribution properties, organic matter and carbonate content, magnetic susceptibility, terrestrial and aquatic pollen concentration, sand/silt/clay sedimentology log, shell and shell fragment presence and coarse input events.

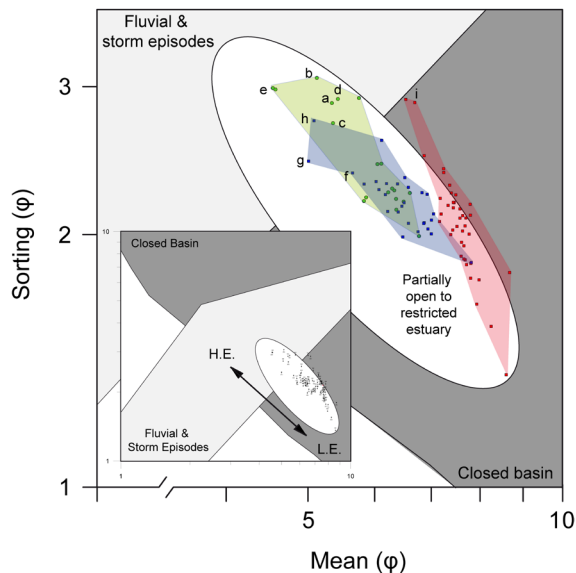


Fig. 2.5. Suite analysis. Mean grain size (ϕ) vs. sorting (ϕ) of sediments from the LuCA sequence (diagram template modified from Tanner, 1991), segregating samples between partially restricted-open or closed estuary depositional conditions. Displacement along the high energy (H.E.)-low energy (L.E.) diagonal axis, as oriented in the miniature, indicate depositional energy. Filled polygons group chronologically the LuCA samples; green (9.9-8.2 cal. kyr BP), blue (8.2-7.8 cal. kyr BP), red (7.8-6.4 cal. kyr BP).

using the Marine13 one (Reimer *et al.*, 2013). After calibration, one date (ETH-57406, Table 2.1) was disregarded for being too old. A slump was excised at 668-652 cm depth (Fig. 2.3, see Discussion section for further details). An Age-depth model was built by linear interpolation (Fig. 2.3) and it indicates that the LuCA sedimentary sequence was deposited from ~9.9 to 6.4 cal. kyr BP.

3.2 Terrestrial assemblages

Terrestrial pollen concentration averages values of 11,847 pollen grains g^{-1} (Fig. 2.4). Concentrations are higher at the 350-193 cm depth interval with average values of 23,093 pollen grains g^{-1} . Three barren samples detect a palynological hiatus at 118-102 cm depth (Figs. 2.4 and 2.6). The terrestrial pollen assemblages

show a relative stability lacking marked shifts. Evergreen *Quercus* and *Pinus pinea/halepensis* type dominate the arboreal pollen (AP), while Poaceae and Cichorioideae are the main components of the non-arboreal pollen (NAP). Four terrestrial pollen zones have been identified (zones LuCA-T1 to LuCA-T4; Fig. 2.6).

In **zone LuCA-T1** (710-640 cm depth; 9930-8787 cal. yr BP), evergreen *Quercus* (10-25%) and *Pinus pinea/halepensis* type (10-20%) are the main AP taxa (Fig. 2.6a), with the significant presence of *Quercus suber* (2-10%). Mesophilous taxa, such as deciduous *Quercus*, also appear. The occurrence of *Pinus pinaster* and *Cedrus* is sparse but continuous. Scrubs are dominated by *Erica* type (5%), with the presence of *Juniperus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Cytisus/Genista* type and Cistaceae (*Halimium/Helianthemum* type, *Cistus* type and *Cistus ladanifer* type; Fig. 2.6a). Poaceae is the main herbaceous taxa, with Cichorioideae, *Aster* type and *Artemisia* presenting moderate percentages (Fig. 2.6b). Highest percentages (over a 100% of the TPS) of indeterminate fungal spores are registered during zone LuCA-T1 (Fig. 2.6c).

The **zone LuCA-T2** (640-445 cm depth; 8787-7908 cal. yr BP) presents similar evergreen (*Pinus pinea/halepensis* type, evergreen *Quercus* and *Quercus suber*) and mesophilous (deciduous *Quercus* mainly) AP assemblages than LuCA-T1. Other mesophilous taxa are also present. *Fraxinus* shows continuous curves, while *Alnus*, *Betula* and *Corylus* presences are scattered. The main differences with zone LuCA-T1 are the lower values of Poaceae and the higher ones of Cichorioideae and shrubs, with *Erica* type, *Juniperus*, Cistaceae and

Phillyrea showing the largest proportions (Figs. 2.6a and 2.6b). *Cedrus* percentages are highest in this zone while indeterminate fungal spores show a decreasing trend (Fig. 2.6c).

The most characteristic feature of **zone LuCA-T3** (445-118 cm depth; 7908-7117 cal. yr BP) is the increase in herbaceous and shrub taxa. Cichorioideae presents its highest percentages, Poaceae remaining with the same values (Fig. 2.6b). *Juniperus*, *Tamarix*, *Cytisus/Genista* type, *Erica* type and Cistaceae values increase, *Quercus suber* shows lower percentages. *Betula*, *Corylus* and *Taxus* show discrete occurrences, while *Alnus*, *Pinus nigra/sylvestris* type and *Fraxinus* curves are continuous. Poaceae values peak at the zone top (Fig. 2.6b). Maximum values of microcharcoal concentrations are registered during this zone (Fig. 2.6c).

The **zone LuCA-T4**, (102-42 cm depth; 6985-6484 cal. yr BP) is characterised by high values of Poaceae (Fig. 2.6b). Increasing values of *Pinus pinea/halepensis* type are recorded, in contrast with lower percentages of evergreen *Quercus* and *Quercus suber*. Overall, tree percentages are at the lowest and shrubs present increasing values, mostly *Juniperus* and *Erica* type. Most mesophytes and *Pinus pinaster* are absent from this zone (Fig. 2.6a). Maximum values of *Pseudoschizaea circula* and discrete peaks of *Glomus* occur during this zone (Fig. 2.6c).

3.3 Palaeolimnological assemblages

The concentration of aquatic palynomorphs averages values of 33,795 palynomorphs g⁻¹ (Fig. 2.4). Concentrations increase at the 287-



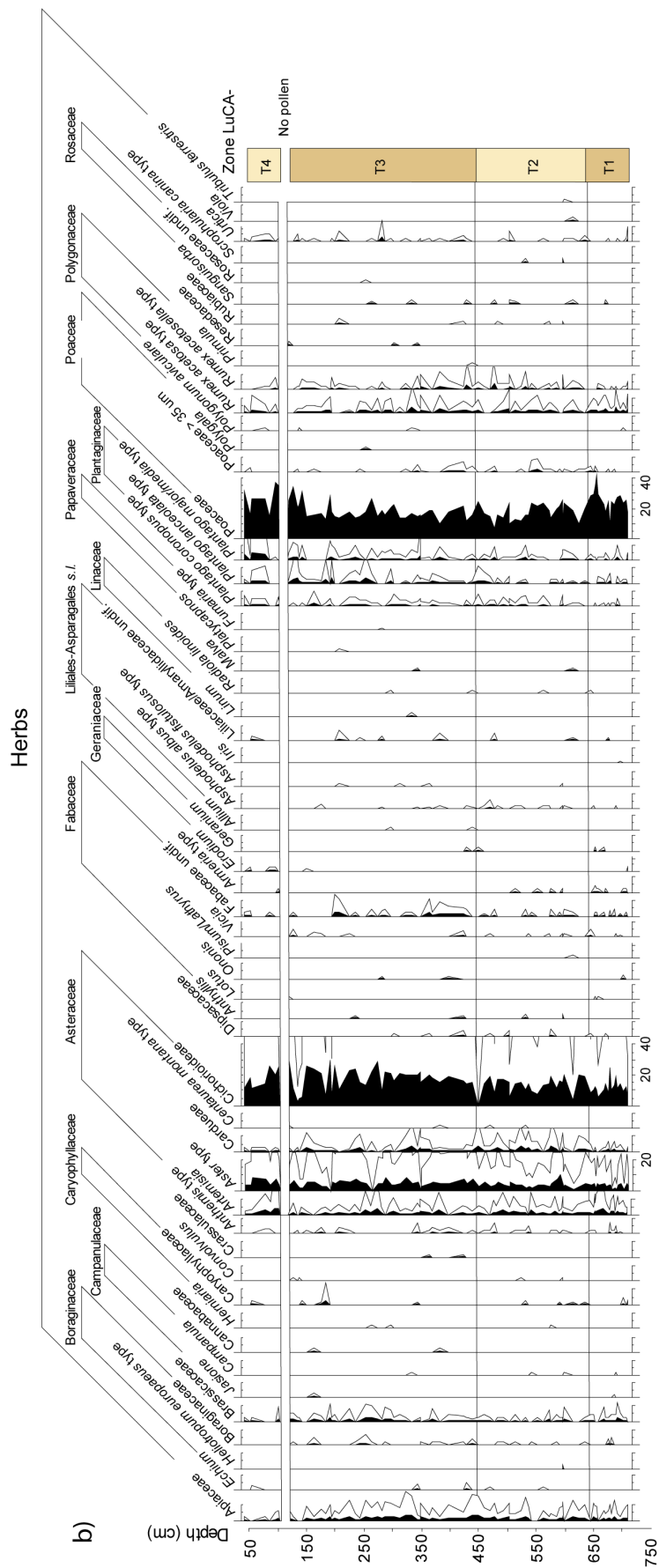


Fig. 2.6. LuCA palynological diagram represented in depth (continued). b) Herbs. Exaggerated values (x 5) have been plotted in white curves.

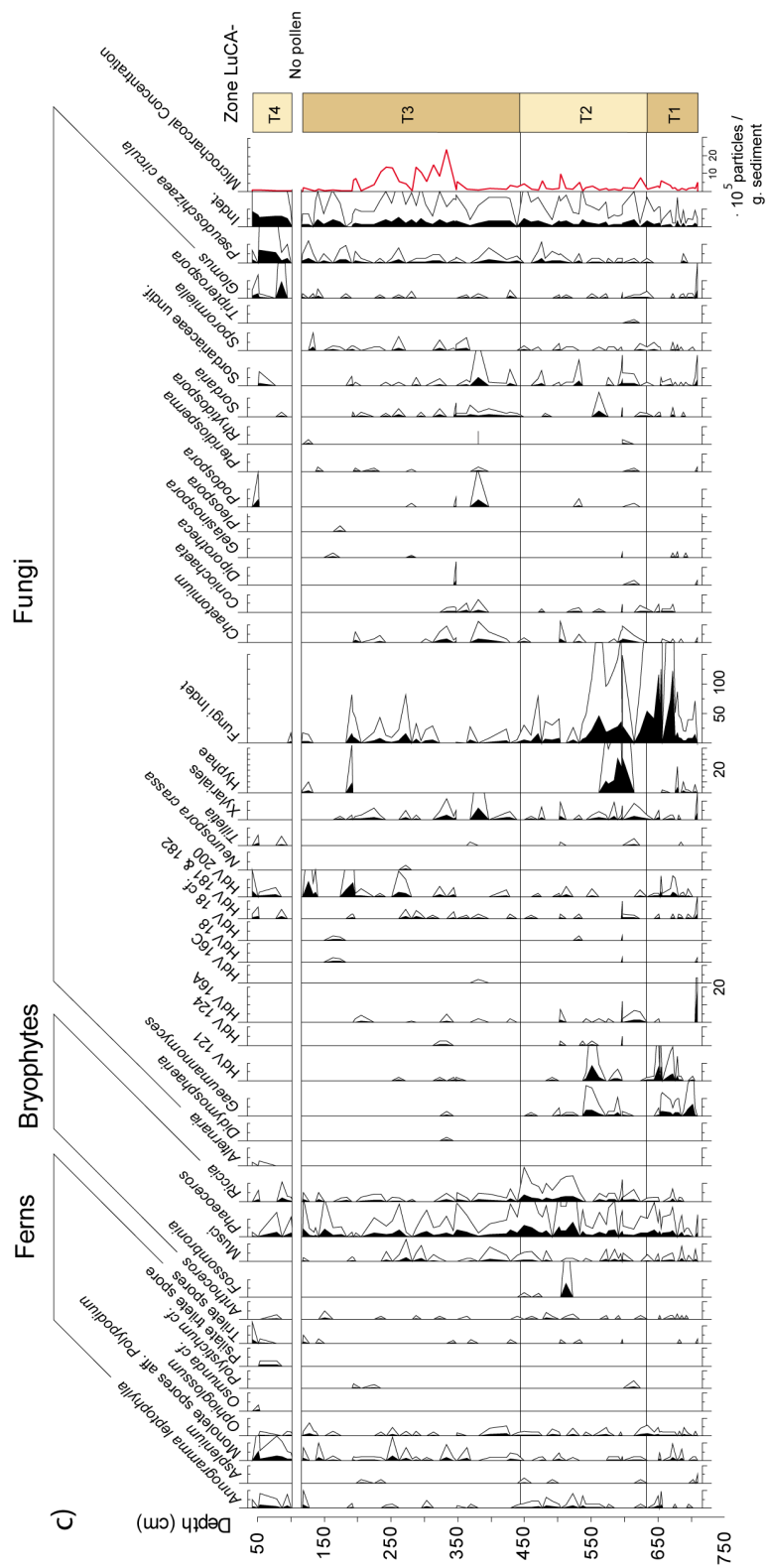


Fig. 2.6. LuCA palynological diagram represented in depth (continued). c) Ferns bryophytes and fungi. Exaggerated values (x 5) have been plotted in white curves.

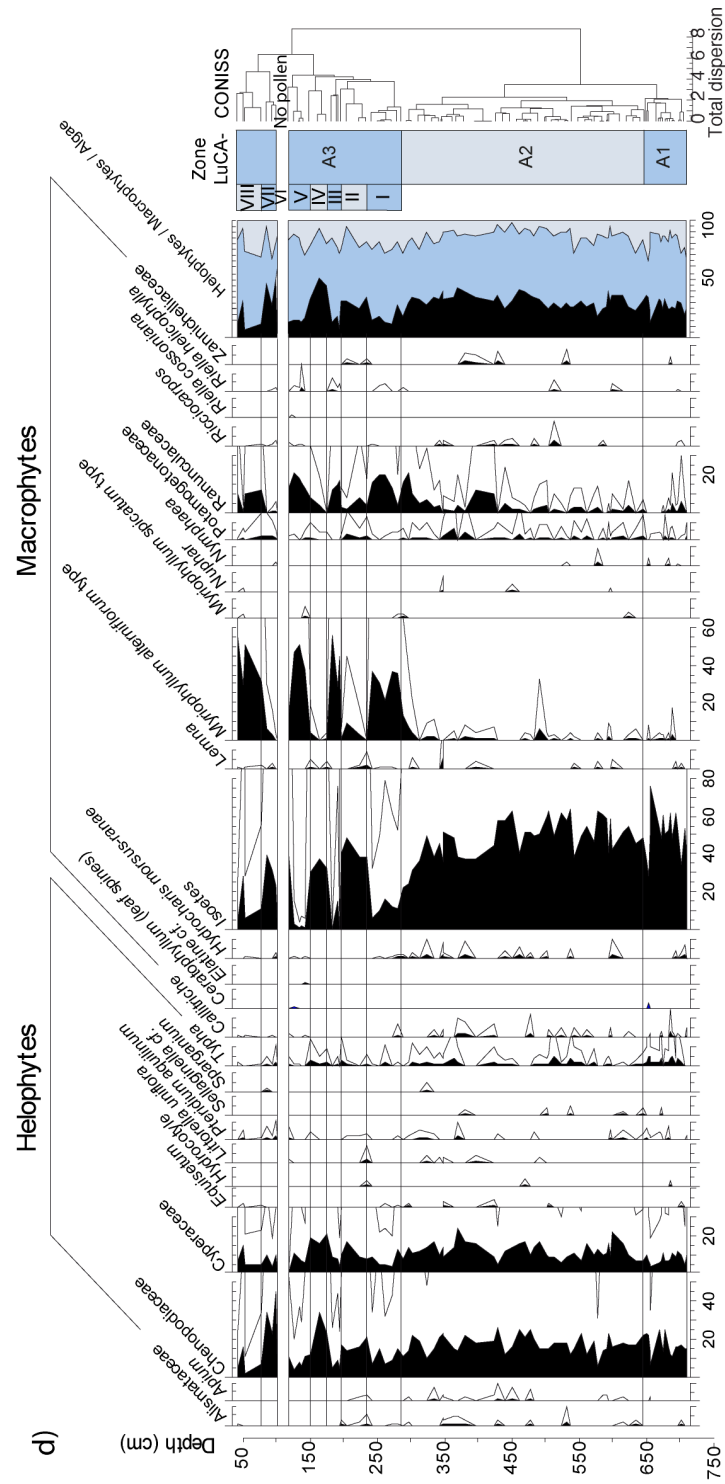


Fig. 2.6. LuCA palynological diagram represented in depth (continued). d) Helophytes and macrophytes and e) algae. Exaggerated values (x 5) have been plotted in white curves.

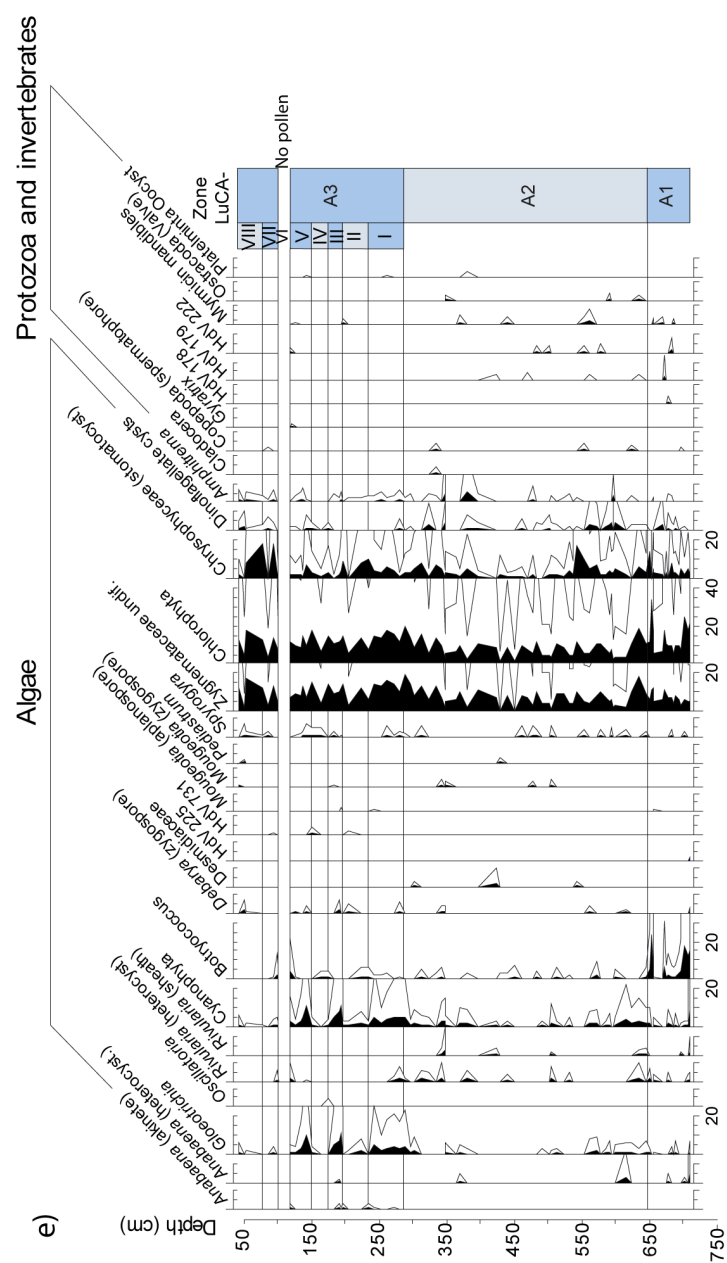


Fig. 2.6. LuCA palynological diagram represented in depth (continued). e) Algae, protozoa and invertebrates. Exaggerated values (x 5) have been plotted in white curves.

193 cm depth interval (average = 100,639 palynomorphs g⁻¹). The aquatic assemblages, contrary to the terrestrial ones, do not show an apparent stability. Notable fluctuations have been detected, highlighting the presence of two alternating palaeolimnological assemblages. Three aquatic zones have been identified (zones LuCA-A1 to LuCA-A3; Fig. 2.6).

The **zone LuCA-A1** (710-652 cm depth; 9930-9041 cal. yr BP) shows high values of macrophytes, mainly *Isoetes*. Other macrophytes are *Myriophyllum alterniflorum* type, Potamogetonaceae, Ranunculaceae, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Callitriche*, *Nymphaea*, *Ricciocarpos*, *Riella* and Zannichelliaceae (Fig. 2.6). Helophytes such as Chenopodiaceae and Cyperaceae present relatively high percentages; as well as the algae Chlorophyta, Zygnemataceae and *Botryococcus* (Fig. 2.6).

In **zone LuCA-A2** (652-292 cm depth; 9041-7863 cal. yr BP) helophyte and algae values are similar to zone LuCA-1. *Isoetes* has declining values coeval to a rise in Ranunculaceae percentages. *Callitriche*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna*, *Riella*, *Ricciocarpos*, and Zannichelliaceae present scattered occurrences (Fig. 2.6d).

The **zone LuCA-A3** (292-42 cm depth; 7863-6487 cal. yr BP) shows the alternation of *Myriophyllum alterniflorum* type/ Ranunculaceae-dominated phases (I, III, V and VII) and *Isoetes*/Chenopodiaceae-dominated ones (II and IV). Phase VI (Fig. 2.6), contains the palynological hiatus (118-102 cm depth).

3.4 Spatiotemporal change in the vegetation structure

NMDS ordination was performed to assess the degree of similarity between contiguous samples and evaluate the spatiotemporal vegetation stability (Fig. 2.7). Upland vegetation shows long-term stability during more than three millennia (Figs. 2.7 and 2.8), and the small-scale fluctuations are most likely related to changes in the phreatic level. The upland taxa with NMDS1 positive loadings (Cichorioideae, *Aster* type, *Cistus* type, and evergreen *Quercus*, Fig. 2.7) thrive in phreatic water-restricted enclaves, many as part of the *monte blanco* scrub (Rivas Martínez 1980; López Albacete, 2009; Figs. 2.1c and 2.1d). Taxa presenting NMDS1 negative loadings (Fig. 2.7) are associated with higher phreatic layer, vernal pools and groundwater discharge areas, such as *Quercus suber*, deciduous *Quercus* and *Tamarix*, together with the *monte negro scrub* (*Erica* type, *Cytisus/Genista* type, *Olea*, *Pistacia*; Figs. 2.1c and 2.1d). Although *Juniperus* populates xerophytic enclaves (Fig. 2.1) in the Doñana area, it is also related with the local availability of high phreatic layer enclaves (Muñoz-Reinoso, 2001; Muñoz-Reinoso and García Novo, 2005). Lastly, *Pinus nigra/sylvestris* type is considered extra-local (long-distance pollen dispersal) Nonetheless, in agreement with the negatively loaded taxa its extant distribution is also restricted by groundwater availability (Blanco *et al.*, 2005).

Aquatic vegetation shows two well-differentiated assemblages (Fig. 2.7). Vivacious taxa (non-woody taxa that present a pluriannual

life cycle) or taxa forming underground resistance structures show positive NMDS1 loadings (Fig. 2.7): Chenopodiaceae species thrive in salt accumulating soils (García Viñas *et al.*, 2005; Muñoz Rodríguez *et al.*, 2017; Rivas Martínez, 1980), Cyperaceae colonise shallow and marginal environments within the marshland, and *Isoetes* live in waterlogged vernal areas (García Murillo *et al.*, 2014; Molina *et al.*, 2011; Rivas Martínez, 1980). Their distribution within the Doñana aquatic environments points to a retraction of flooded areas. Association with Potamogetonaceae, *Lemna* and *Botryococcus*, indicates the survival of shallow slow-running, eutrophic waters, and permanent ponds (García Murillo *et al.*, 2006, 2014; van Geel, 2001; van Wijk, 1988; van Wijk *et al.*, 1988). The macrophytes *Myriophyllum alterniflorum* type and Ranunculaceae, the benthic algae *Gloeotrichia* and Zygnemataceae as well as Chrysophyceae, present negative NMDS1 loadings. In Doñana, *Myriophyllum alterniflorum* and *Ranunculus* subgen. *Batrachium* dominate seasonally flooded areas. During the inundation period, macrophyte blooms deplete the water-dissolved nutrients (Bernués, 1990), so filamentous algal developments are restricted to the benthos (Scott and Marcarelli, 2012; Sánchez Castillo, 2015). Under this weakly buffered environment, Chrysophyceae development, indicative of pH changes (Siver, 1995), is promoted. During summer desiccation, macrophytes survive mainly in the form of seeds (van Wijk, 1988) whereas filamentous algae produce cysts. Overall, this assemblage represents seasonally fluctuant, stagnant and deep, environments.

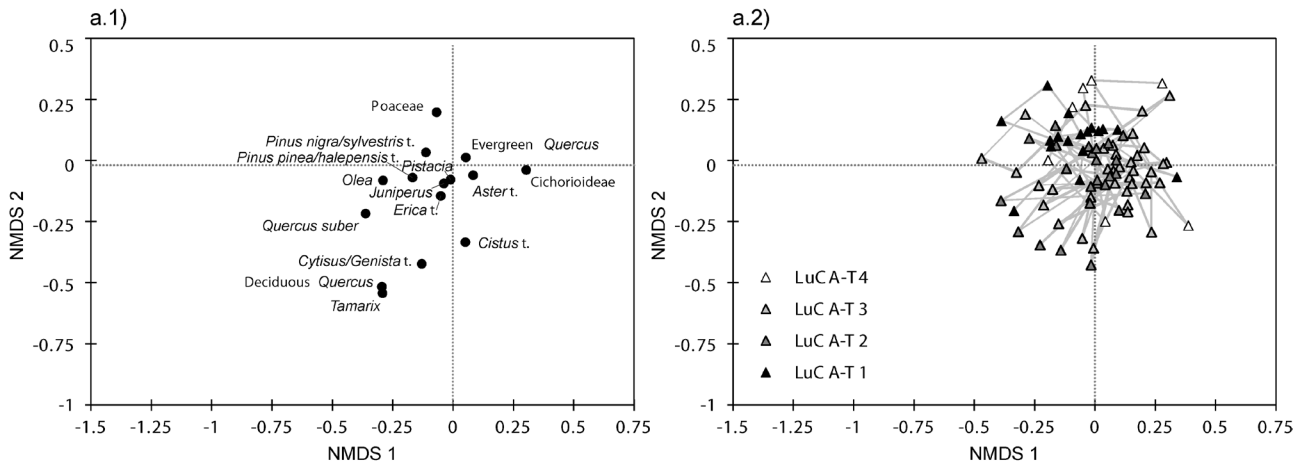
4. DISCUSSION

4.1 Problems of chronological models in transitional environments

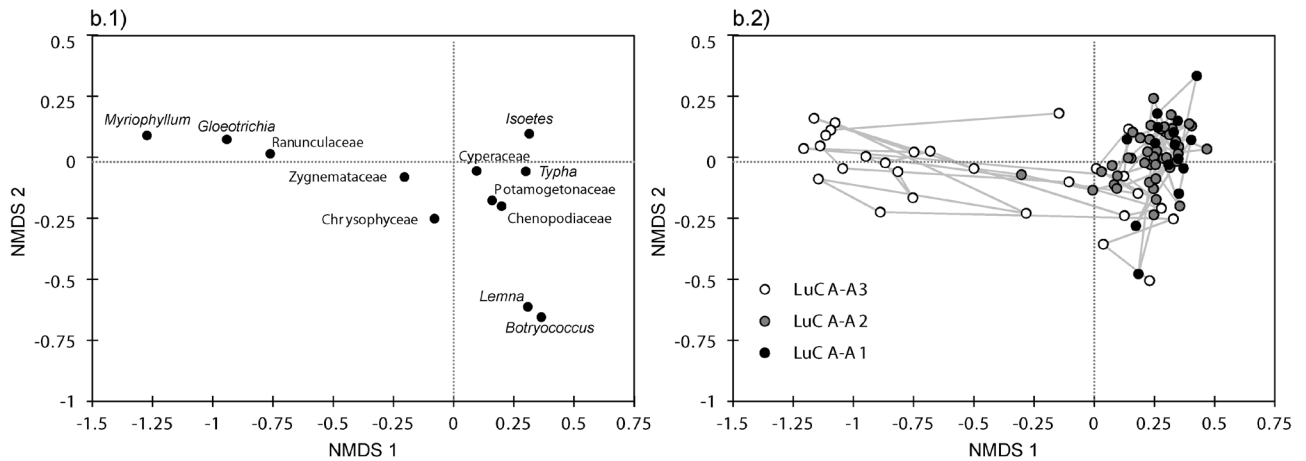
Obtaining accurate chronological frameworks in marine-terrestrial transitional contexts is challenging due to the hard-water and the marine reservoir combined effects. The difficulty of determining whether sediments are of terrestrial, marine or transitional origin hinders the selection of the appropriate calibration curve when calibrating radiocarbon measurements. Wetland vegetation is a source of hard-water effect whose magnitude has not been measured for the LuCA sediment record due to the lack of datable terrestrial macro-remains. To minimise this problem, the levels chosen for radiocarbon dating are those in which aquatic palynomorphs were lower. The magnitude and application of the marine reservoir effect (R) in the Gulf of Cadiz have been source of investigation in the last years (Lario *et al.*, 2010; Rodríguez-Ramírez, 2010; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2009; Rodríguez-Ramírez and Yáñez, 2008; Rodríguez-Vidal *et al.*, 2009). The marine reservoir value changes through time (Soares and Dias, 2006; Lario *et al.*, 2010) and the cited literature is restricted to the last six millennia. The LuCA sequence covers earlier chronologies, preventing the inclusion of regional ΔR values in the age-depth model. However, a marine influence on the estuary is detected below 355 cm depth with the presence of shell remains.

In addition to the problem of the reservoir effect in marine-terrestrial transitional contexts, sediment accumulation rates can be interrupted in these very dynamic environments by punctual high-energy events (e.g. storms and

a) NMDS upland



b) NMDS aquatic



c) NMDS upland vs. aquatic

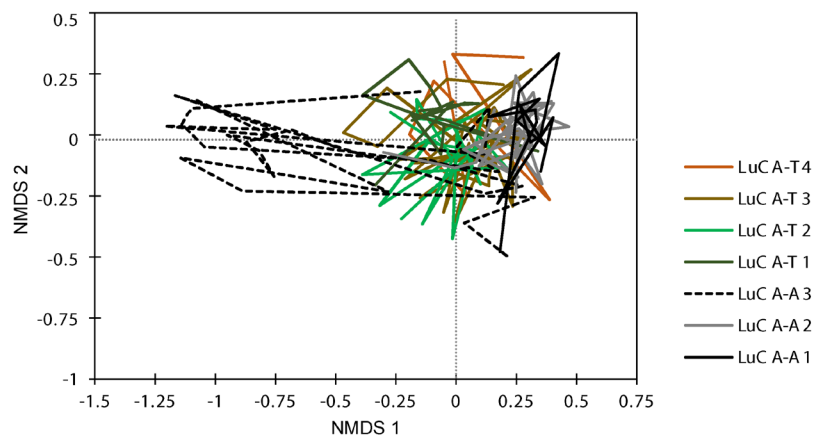


Fig. 2.7. NMDS ordination of the LuCA pollen data. a) NMDS ordination of the upland component; a.1) NMDS upland taxa loadings; a.2) NMDS1 vs. NMDS2 ordination of the LuCA samples sorted by terrestrial pollen zones (LuCA-T1-4). b) NMDS ordination of the aquatic component; b.1) NMDS aquatic taxa loadings; b.2) NMDS1 vs. NMDS2 ordination of the LuCA samples sorted by aquatic palynological zones (LuCA-A1-3). c) Upland NMDS1 vs. aquatic NMDS1 ordination sorted by pollen and palynological zones (LuCA-T1-4 and LuCA-A1-3 respectively).

tsunamis) that may produce abrupt deposition events (slumps). In the case of the LuCA record, particle size distribution (Fig. 2.4) and suite analysis (Fig. 2.5) have identified nine abrupt inputs of coarser materials (Figs. 2.4 and 2.8), although only one of them (668-652 cm depth interval) is significant enough to be incorporated as a slump in the age-depth model (Figs. 2.3 and 2.4, event e).

We agree with Lario *et al.* (2010a) that future improvements in the methods, calibration curves and modelling techniques will mean the refinement of previous age-depth models for this area. In the meantime, we favour a more simplistic chronology, knowing the limitations. The chronology of the input of coarser material detected by particle size analysis (Figs. 2.4 and 2.5) in the LuCA core shows strong correlation with the turbidite events detected by Gràcia *et al.* (2010). The chronological models in Gràcia *et al.* (2010) are built upon marine foraminifera, using the marine calibration curve and corrected for regional ΔR . Minor disagreements between the chronology of the LuCA and the turbidite events (Fig. 2.8) might be related to the reservoir effect, the inherent uncertainties of the radiocarbon ages, and/or the fact that these independent chronological models derive from different sedimentological contexts.

4.2 High-energy events in the Guadalquivir palaeoestuary

Storm and tsunamigenic deposits possess similar sedimentary features (Gràcia *et al.*, 2010; Jaffe *et al.*, 2008; Lario *et al.*, 2010b, 2011; Morton *et al.*, 2007, 2008). On-shore deposits only store the occurrence of extreme marine energy wave events (Lario *et al.*, 2011). The correlation of on-

shore deposits with the off-shore turbidite record is needed to assess the tsunamigenic origin of sedimentary changes (Gràcia *et al.*, 2010; Lario *et al.*, 2011). The LuCA sediment core records nine sandier events likely related to high energy inputs (Figs. 2.4 events a-i, 2.5 and 2.8). Four coarser intrusions have been detected at ~9.9-9.2 cal. kyr BP (Figs. 2.4, events a-d, and 2.8). The lack of correlation between event b and the turbidite record (Gràcia *et al.*, 2010) as well as the presence of shell fragments point to a storm origin of event b (~9.6 cal. kyr BP), whereas the origin of a, c and d is unclear regarding the available evidence.

A 16-cm thick package containing over 40% sand is recorded at ~9.1 cal. kyr BP (Figs 4, event e, and 2.8). Suite analysis reveals the highest depositional energy for the LuCA sequence (Fig. 2.5). The high sand content, together with the presence of shell fragments, most likely indicates an abrupt deposition of marine materials. This event falls within the temporal window of the E10 turbidite (~9.7-9.1 cal. kyr BP; Gràcia *et al.*, 2010; Fig. 2.8), thus supporting the tsunamigenic origin of this 16-cm thick package.

A generalised erosive process of the Guadalquivir watershed is manifested by high sedimentation rates at ~8.2-7.8 cal. kyr BP. Three inputs of coarser material are detected at ~8.2-8.0 cal. kyr BP (Figs. 2.3, events f-h, and 2.8). Uncertainty about the origin of turbidite event E9, around the 8.2 cal. kyr BP event (Gràcia *et al.*, 2010; Fig. 2.8) prevents further conclusions of the origin of these events.

Turbidite event E8 (~6.9-6.6 cal. kyr BP; Gràcia *et al.*, 2010) has been associated

with a palaeotsunami occurring at ~7.0-6.8 cal. kyr BP (Lario *et al.*, 2011). LuCA event i chronology (Figs. 2.4 and 2.8) broadly agrees with E8, however, it does not feature mollusc bioclasts and presents a moderate sand content in comparison with the previous extreme wave events. Probably this is due to the enclosure, and consequent protection of the basin (Figs. 2.5 and 2.8). However, abrupt changes in the aquatic vegetation provide further evidence of a perturbing event, probably a palaeo-tsunami (Fig. 2.8).

4.3 Early to Mid-Holocene Doñana landscape history

4.3.1 Early Holocene tsunamigenic impacts on the landscape

The Late Pleistocene-Early Holocene development of the Doñana spit barrier and the resulting protection of the lagoon at the mouth of the Guadalquivir frames the development of the early LuCA basin (Ruiz *et al.*, 2010). Its present position within the marshlands of the Guadalquivir complex alludes to an intermediate position between two NW-SE confluent tidal channels during the Early Holocene (Rodríguez-Rámirez *et al.*, 1998; Ruiz *et al.*, 2010). Under these palaeogeographic circumstances, *Isoetes* dominance (Figs. 2.6 and 2.8) indicates the prevalence of shallow waterlogged environments in the small basin (Cirujano *et al.*, 2014; Smolders *et al.*, 2002). The relatively high diversity of macrophytes (Fig. 2.6) points to a large heterogeneity within the LuCA limnic network (Cirujano *et al.*, 2014; García Murillo *et al.*, 2006). At this point, millennial persistence of *Isoetes*-dominated assemblages can be attributed to this spatial

heterogeneity and mechanisms of stress survival (i.e. resistance forms - anatomical attributes such as spores, corms, turions, etc. that are related to survival during ecologically unfavourable periods - and propagule bank development; Cirujano *et al.*, 2014; van Wijk, 1988). Quick colonisation processes explain why neither the gradual embankment nor punctual events such as the 9.1 cal. kyr BP tsunami (Fig. 2.8) or other extreme wave events seem to produce long-lasting or major changes in the structure of the Early Holocene LuCA aquatic assemblages (Figs. 2.6 and 2.8).

Contrastingly, Early Holocene stability of the *Pinus-Quercus* assemblages is disrupted by the 9.1 cal. kyr BP tsunami with a rise in Poaceae (Fig. 2.8). Sea-water inundation is shown to have varying impacts on different components of the terrestrial subsystem (Miyamoto *et al.*, 2004; Wu and Dodge, 2005). Ecological traits such as salt tolerance, life-span and population turnover among terrestrial taxa account for differences in individual responses. For instance, regression is more pronounced in salt-sensitive taxa (evergreen *Quercus*, likely *Q. ilex* and *Q. coccifera*) and seeders (*monte blanco* vegetation components; Fig. 2.8), due to seed bank burial/destruction (Miyamoto *et al.*, 2004; Wu and Dodge, 2005). Conversely, more salt-tolerant taxa (*Pinus pinea* and *Quercus suber*) and sprouters (*monte negro* vegetation components) are less affected by sea water inundation (Fig. 2.8; Miyamoto *et al.*, 2004; Wu and Dodge, 2005).

Overall, following our chronological model, terrestrial woody cover seems to take around 200 years to recover to the 9.1 cal. kyr BP tsunami (Fig. 2.8), probably due to longer

life cycles and slower colonisation rhythms from more distant inland sources. Aquatic communities, under partially opened and connected basin conditions, are shown to recover much faster due to downstream recolonisation (Fig. 2.8).

4.3.2 Mid-Holocene ecosystem dynamics: terrestrial stability versus aquatic vulnerability

The Mid-Holocene onset is marked by a rise in sediment accretion rates, attributed to generalised erosion of the Guadalquivir watershed. Even if the echo of the 8.2 cal. kyr BP global event is not as marked in southern Iberian records as in the northern ones (i.e. González-Sampériz *et al.*, 2006; 2009; López Merino *et al.*, 2012; Moreno *et al.*, 2011), the location of the estuary at the mouth of the Guadalquivir might amplify the otherwise subtle response of the southern Iberian records to the increase of aridity (and subsequent eolian erosion) associated to this event.

Enhanced sedimentation and concomitant sea-level rise resulted in a reduction of the depositional energy of the LuCA basin from the onset of the Mid-Holocene (blue polygon in Fig. 2.5; Dabrio *et al.*, 2000; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 1997; Ruiz *et al.*, 2010; Zazo *et al.*, 1994). It is at this time when the LuCA basin becomes a closed environment (red polygon in Fig. 2.5, Fig. 2.8). Indeed, *lucios* (Fig. 2.1) develop as closed environments behind the confluence of watercourse-flanking levées (Rodríguez Ramírez *et al.*, 1998). From ~8 cal. kyr BP onwards, intense and frequent marshland vegetation fluctuations point to successive episodes of enclosure and re-opening of the LuCA basin (Fig. 2.8), although the

mechanisms underlying these transitions are difficult to ascertain. Changes in the balance between freshwater supply, sediment accretion rate, subsidence, and sea level rise are the most likely drivers of these changes.

From the second enclosure episode onwards, *Myriophyllum alterniflorum* type / Ranunculaceae-dominated communities, and Chenopodiaceae/Cyperaceae/*Isoetes*-dominated communities, alternate under closed and partially open/restricted conditions respectively (Fig. 2.8). Major changes in vegetation composition and structure couple with sedimentary basin configuration (Fig. 2.8). Amplitude of the vegetation response shows the elasticity of aquatic communities to changes in the morpho-sedimentary environment.

Aquatic plants live in micro-environmentally very heterogeneous and fluctuating habitats in the Mediterranean (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015; Molina *et al.*, 2011), hence taxa with different ecology may co-exist in the same water bodies (López Albacete 2009; Lumbreras *et al.*, 2009, 2012, 2013). The resilience of the aquatic communities in the Doñana area depends on the high diversity of long viability diaspores and the resistance structures that accumulate in the sediments (Grillas *et al.*, 1993). The LuCA sequence depicts how small changes in the aquatic environment trigger the trespassing of environmental thresholds activating drastic, quick changes in the structure and composition of the aquatic vegetation.

Upland vegetation remains practically unaltered through the 8.2 cal. kyr BP event and thereafter during the Mid-Holocene, despite small fluctuations are also recorded (Fig. 2.8).

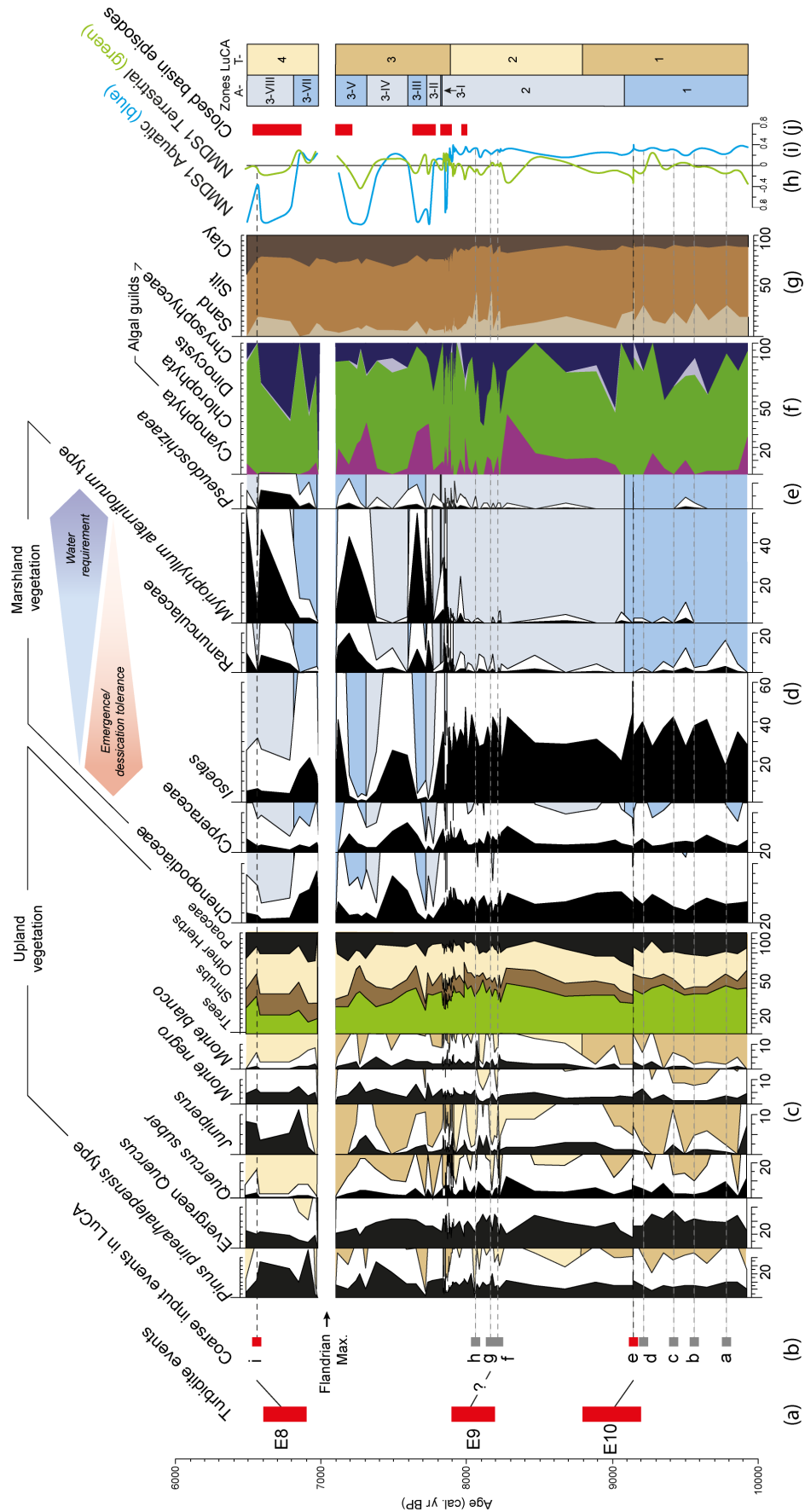


Fig. 2.8. LuCA palaeoecological sequence synthetic diagram, represented in age. a) Turbidite events (Gràcia *et al.*, 2010); b) LuCA coarse input events; c) selected upland vegetation taxa pollen diagram; *Monte negro* includes the sum of the locally edapho-higrophilous shrubs and nanophanerophytes (*Arbutus*, *Calluna vulgaris*, *Cystisus/Genista* type, *Erica* type, *Hedera*, *Ligustrum*, *Myrtus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Prunus*, *Rhamnus*, *Smilax* and *Viburnum*). *Monte blanco* includes the sum of the locally edapho-xerophilous taxa (*Asparagus*, *Cistus* type, *C. ladanifer* type, *Daphne gnidium* type, *Ephedra distachya* type, *E. fragilis* type, *Halimium/Helianthemum* type, *Lamiaceae* 3C and 6C and *Sideritis*). d) Selected marshland vegetation taxa palynological diagram, indicating taxa water requirements; e) *Pseudoschizaea circula* cf.; f) Algal guild proportions; g) LuCA sand, silt and clay sedimentology log; h) NMDS1 factor for terrestrial taxa (green); i) NMDS1 factor for aquatic taxa (blue); j) LuCA closed basin episodes.

Vegetation assemblages dominated by *Pinus*, *Quercus* and *Juniperus* are time transgressive (Figs. 2.8 and 2.9). Local geomorphological dynamics have proven to drive small-scale building and destruction of tree prone habitats (López Albacete, 2009; Muñoz-Reinoso, 2001; Muñoz-Reinoso and de Castro, 2005; Muñoz-Reinoso and García Novo, 2005). This steady ecosystem rejuvenation translates in relatively stable pollen spectra for the dominant trees: *Pinus pinea* and evergreen *Quercus* (Fig. 2.8). However, the dynamics of *Quercus suber* and *Juniperus* suggest major episodes of geomorphological rejuvenation and variation during the Mid-Holocene that mirror in changes of the aquatic communities (Fig. 2.8).

4.3.3 Mid-Holocene terrestrial-estuarine connectivity

Two *Juniperus* species coexist in the study area. *J. oxycedrus* ssp. *macrocarpa* lives under sea-sprayed stations, while *J. phoenicea* ssp. *turbinata* creeps on dunes in on-shore, xerophytic enclaves (López Albacete, 2009; Rivas Martínez, 1980; Fig. 2.1d). The presence of *Juniperus* in LuCA is most likely related to the former species in relation to the inland palaeogeographical position of LuCA. From ~7.8 cal. kyr BP, recurrent episodes of *Juniperus*, with a probable ~200-400 years periodicity following our chronological model, suggest dune development periods. Dune development is promoted under arid, wind-enhanced conditions (Dabrio *et al.*, 1996; Díaz-Paniagua *et al.*, 2015). However, the dune domes, despite being xerophytic enclaves (Muñoz-Reinoso, 2001; Muñoz-Reinoso and de Castro, 2005; Muñoz-Reinoso and García Novo, 2005) function as recharge areas and extend the Doñana aquifer volume (Manzano *et al.*,

2013). Expectedly, dune development periods correspond with closed basin episodes (Fig. 2.8). Aridity translates in a decrease in water supply to the local environments. This would prevent the connection of marginal, marshland areas with the central Guadalquivir mouth. However, groundwater discharges supply the seasonally constrained *Myriophyllum*-*Ranunculaceae* assemblage.

Coupling between the response of aquatic and terrestrial assemblages from ~7.8 cal. kyr BP onwards (Fig. 2.8) supports the view that terrestrial-estuarine connectivity is mediated by groundwater discharges, and ultimately controlled by dune configuration. Previous ~200-400-year periodicity in beach ridges evolution has been associated with solar spot cycles (Zazo *et al.*, 1994), which have, in turn, been related to arid events in the Doñana area (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015). Solar forcing, through its effect on the dominant winds seems to be the most prevailing controlling factor on the Mid-Holocene Doñana environment (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015).

4.3.4 Post-Flandrian development and vulnerability to sea energetic events

The palynological hiatus located between 102-118 cm depth (Fig. 2.4) may be connected with the Flandrian sea level maximum, occurring locally at ~6.9-6.5 cal. kyr BP (Zazo *et al.*, 2008, 1994; Dabrio *et al.*, 2000). Regionally, the Flandrian highstand marks a tipping point in the sea level rise rate towards a deceleration phase causing a transition from vertical aggradation towards lateral progradation (Dabrio *et al.*, 2000; Zazo *et al.*, 2008). This would have promoted the development of wide estuaries in the mouth

of the main rivers of SW Iberia (Rodríguez Vidal *et al.*, 2014). Retraction of the sea allowed for local recovery of the aquatic assemblages, as the river mouth and the estuary development migrated SW (Rodríguez Ramírez, 2008; Ruiz *et al.*, 2010). After a short *Chenopodiaceae*/*Cyperaceae*/*Isoetes* phase, the detachment from the main estuary basin entailed a switch towards groundwater controlled *Myriophyllum* / *Ranunculaceae* assemblages (Fig. 2.8).

The ~6.5 cal. kyr BP extreme wave event, under closed basin conditions, had a large impact on the LuCA vegetation (Fig. 2.8). Contrarily to the previous high energy episodes, rapid recovery of the vegetation structure seems to be restrained by the isolation of the LuCA from other areas of the Guadalquivir's complex of ponds, lagoons, marshes and main estuary basin as the mouth of the river and the development of the estuary moved SW.

4.4 Biogeographical remarks of some tree taxa

The ecological role and natural character of *Pinus pinea* in SW Iberia have been debated both in conservation agendas and policy-making (Blanco *et al.*, 2005; López Albacete, 2009; Pérez Latorre *et al.*, 1999; Rivas Martínez, 1987, 2011). The regional palaeobotanical *Pinus* signal suggests the existence of pinelands in Doñana from the Upper Pleistocene to the Holocene (Jiménez-Moreno *et al.*, 2015; López Sáez *et al.*, 2002; Menéndez Amor and Florschütz, 1964; Stevenson, 1984, 1985; Stevenson and Harrison, 1992; Stevenson and Moore, 1988; Yll *et al.*, 2003). The palynological discrimination of this pine species is suggested by the autoecology of

P. pinea (Blanco *et al.*, 2005; López Albacete, 2009), and supported by the occurrence of *P. pinea* macrofossils (pine cones, bracts, and seeds) in adjacent sites of the Upper Pleistocene (49.2 kyr BP at Gorham Cave, Gibraltar; 18.4 kyr BP at Nerja Cave, Málaga, S Spain), and the Holocene (7.4 and 5.4 cal. kyr BP at Murciélagos Cave, Albuñol, 2.7 cal. kyr BP at Puerto de Santa María, Cádiz, S Spain; Carrión *et al.*, 2008).

The presence of other pine species such as *P. pinaster* and *P. nigra* is supported by the presence of pollen of *P. pinaster* and *P. nigra* / *sylvestris* type (Fig. 2.9) and their macroremains in coastal areas (García Amorena *et al.*, 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010). Plausibly, *P. pinaster* groves, like the Barreiro fossil grove (7.93-7.43 cal. kyr BP, Tagus estuary, Central Portugal, García-Amorena *et al.*, 2007; Fig. 2.1a), or isolated stands, survived the deglaciation along the SW Iberian coast (Carrión *et al.*, 2000). Coastal, low-lying environments were widely spread during the LGM low-stand but disappeared as the sea level rose (García-Amorena *et al.*, 2007). The extinction of the pollen signal of *P. pinaster* prior to the Flandrian maximum (Fig. 2.9) suggests the last remaining stands occupied such low and thus, early flooded areas. On the other hand, *Pinus nigra* macroremains found locally, date from MIS 4 and 3, pointing to an earlier retraction of this species from coastal refugia (Postigo Mijarra *et al.*, 2010a). A prolific fossil record evidences that the past distribution of *P. nigra* well transcends the extant area (Alcalde-Olivares *et al.*, 2000, 2004; Desprat *et al.*, 2015; García-Amorena *et al.*, 2007). However, altitudinal migrations during the Holocene reduced the extension

of Iberian *Pinus nigra* pinelands (Carrión *et al.*, 2010, 2015). It is possible, nonetheless, that some *Pinus nigra* stands remained relict amongst the Guadalquivir flatlands like they nowadays do amongst the *Pinus pinea* forests in the N Iberian Meseta (Franco-Múgica *et al.*, 2004; García-Antón *et al.*, 2011).

The presence of *Taxus* (Fig. 2.9) agrees with the general trend for this species. Still today, individual stands and small groups of *Taxus* survive isolated in the S Iberian ranges. Scattered remains are found across Iberia showing multiple glacial refugia (Gonzalez-Martínez *et al.*, 2010; Uzquiano *et al.*, 2015; Magri *et al.*, 2017). However, the low percentages found evidence its punctual representation in the landscape (Abel Schaad, 2011; Blanco *et al.*, 2005).

Cedrus is another tree taxon worth a discussion. Quaternary macrofossils have never been found, but frequent pollen occurrences along the Tertiary, Pleistocene, and sparser throughout the Holocene are concentrated on the Baetic Ranges (Fierro, 2014; Magri and Parra, 2002; Postigo Mijarra *et al.*, 2010b) and northern Iberian mountains (Aranbarri *et al.*, 2014). The palynological detection of *Cedrus* in SW Europe has been attributed to periods of low tree cover (cold and arid periods, Magri and Parra, 2002; Magri *et al.*, 2017). Interestingly, the LuCA record of *Cedrus* takes place at ~8.2-7.7 cal. kyr BP (Fig. 2.9), just when pollen concentrations are the highest. Cedars have been suggested to take part of relicts of tree vegetation persisting hidden in the Baetic Ranges along the Holocene (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010b). Our data are inconclusive in this respect, but they may be

used to give some support to the hypothesis of Postigo-Mijarra *et al.* (2010b).

The intermittent presence of *Castanea* provides further evidence of the autochthonous character of the sweet chestnut, and the presence of southern Iberian refuges (Fig. 2.9; Anderson *et al.*, 2011; Carrión *et al.*, 2008; García Amorena *et al.*, 2007; Morales-Molino *et al.*, 2011; Pons and Reille, 1988), as well as northern ones (Aranbarri *et al.*, 2016). The Quaternary history of other mesophytes such as *Corylus*, *Betula*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Populus* and *Alnus* is better understood for S Iberia (González-Sampériz *et al.*, 2010; Manzano *et al.*, 2017). Locally, Late Quaternary evidences for these species are also found in El Asperillo (Morales-Molino *et al.*, 2011, Stevenson, 1984) and Mari López (Yll *et al.*, 2003; Zazo *et al.*, 1999). Most of these mesophytes find their SW distribution limits within the Iberian Mediterranean region, generally associated to watercourses (Blanco *et al.*, 2005). Geomorphological research in Doñana has shown the existence of braided palaeo-channels and depressions during the Late Pleistocene (Zazo *et al.*, 2005). Edaphic compensation in these environments could have supported the presence of relict and refuged trees in Doñana. Their depletion during the Mid-Holocene may be linked to the transition towards a groundwater, and thus rainfall-controlled environment. Episodic dry spells along the Mid- and Late Holocene would have eliminated all but the riparian species that have reached the present (e.g. *Fraxinus*, *Populus*, *Salix*; Carrión *et al.*, 2003, 2007; López Albacete, 2009).

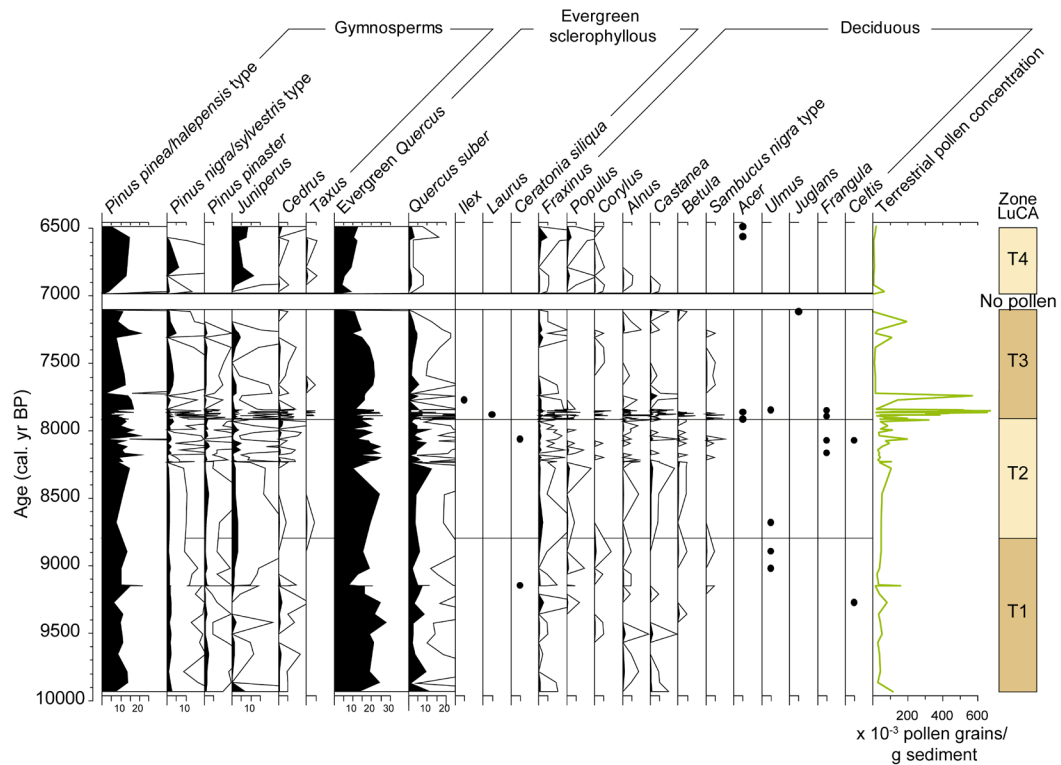


Fig. 2.9. Selected taxa of biogeographical relevance.

5. CONCLUSIONS

The LuCA palaeoecological sequence is connected with the terrestrialisation of the Guadalquivir palaeoestuary. The Holocene history of Doñana is unavoidably linked to the development of the Doñana spit and the consequent infilling of the estuary. The Early Holocene millennial-scale resilience of the upland and aquatic vegetation for a coastal transitional and therefore geomorphologically dynamic system is therefore striking.

The growth of the spit enclosing the estuary, and the concomitant accumulation of sand, sharply contrasts with the relative stability of upland vegetation. However, substrate dynamism rejuvenates the terrestrial ecosystems through periodic destruction, but also has created novel habitats. At a landscape scale, this ensures millennial-scale resilience of the upland forest

vegetation. Connectivity of the LuCA within the heterogeneous limnic network ensuring both *in situ* survival and quick recolonisation processes, is a primary consideration for the Early Holocene marshland vegetation stability.

Contrastingly, from 7.8 cal. kyr BP onwards, after ~400 years of enhanced sedimentation, successive shifts from open to closed sedimentary basin states are associated with abrupt changes in the aquatic communities, alternating between two different vegetation assemblages. These two states are segregated by resistance strategy traits, salt tolerance, water depth, trophic status and hydro-period requirements. Coupling between the ecological trajectories of both the upland and aquatic systems points to a strong terrestrial-estuarine connectivity, channelled through groundwater discharges.

The impact of several high energy events punctuates the Early and Middle Holocene LuCA sedimentary sequence, two of which are synchronous to the local tsunami record (~6.6 and ~9.1 cal. kyr BP). Contrasting impacts of these two events in the aquatic and upland ecosystems manifest the importance of landscape configuration and the contingent history as key elements for coastal protection.

This study contributes to the *Pinus pinea* autochthony debate, and sets the baseline for the understanding of general drivers and forcings directing long-term vegetation change in Doñana. Seemingly, the natural perturbation regime in this area is strongly dependent on wind, uplifting and moving dunes. In turn, rising dunes expand the aquifer volume and its groundwater recharge, finally nurturing both the terrestrial and aquatic ecosystems. Plausibly, the high biodiversity in Doñana has been favoured by the landscape heterogeneity derived from such geomorphological dynamism and small-scale mosaics, both in the upland and the estuarine-marshland ecosystems.

In conclusion, a geo-biosphere approach is needed to understand the patterns and processes of vegetation change in dynamic transitional systems. Substrate dynamism and habitat destruction are rather friends than foes of Doñana. Future perspectives for biodiversity conservation, coastal protection and ecosystem servicing (groundwater availability) in the DNP may depend upon incorporating these deep time answers for present-time questions.

6. REFERENCES

- Abel-Schaad, D. 2011. *Evolución de la vegetación durante el Holoceno reciente en la vertiente extremeña del Sistema Central a partir del análisis palinológico*. PhD Thesis. Universidad de Extremadura.
- Alcalde Olivares, C., García-Amorena, I., Gómez-Manzaneque, F., Maldonado-Ruiz, J., Morla, C., Postigo-Mijarra, J.M., Rubiales, J.M., Sánchez Hernando, L.J. 2004. Nuevos datos de carbones y maderas fósiles de *Pinus pinaster* Aiton en el Holoceno de la Península Ibérica. *Investigaciones Agrarias: Sistemas de Recursos Forestales* Fuera de serie, 152-163.
- Alcalde Olivares, C., García-Amorena, I., Gómez-Manzaneque, F., Maldonado-Ruiz, J., Morla, C., Postigo-Mijarra, J.M. 2000. A study of fossil plant remains at the archaeological site in Lomilla, Aguilar de Campoo, Palencia, Spain. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59 (1), 101-112.
- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 30, 1615-1629.
- Aranbarri, J., Bartolomé, M., Alcolea, M., Sancho, C., Celant, P., González-Sampériz, P., Arenas, C., Magri, D., Rodríguez-Lázaro, J. 2016. Palaeobotanical insights from Early-Mid Holocene fluvial tufas in the Moncayo Natural Park (Iberian Range, NE Spain): regional correlations and biogeographic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 234, 31-43.
- Aranbarri, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B., Moreno, P., Gil-Romera, G., Sevilla-Callejo, M., García-Prieto, E., Di Rita, F., Mata, M.P., Morellón, M., Magri, D., Rodríguez-Lázaro, J., Carrión, J.S. 2014. Rapid climatic changes and resilient vegetation during the Lateglacial and Holocene in a continental region of south-western Europe. *Global and Planetary Change* 114, 50-65.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 81 (2), 169-193.
- Bernués, M. 1990. *Limnología de los ecosistemas acuáticos del Parque Nacional de Doñana*. PhD Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- Blaaw, M. 2010. Methods and code for “classical” age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5, 512-518.
- Blanco, E.C., Costa, M.T., Morla, C.J., Sainz, H. 2005. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta. Barcelona.

- Blott, S.J., Pye, K. 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26, 1237-1248.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., López-Merino, L., Peña, L., Burjachs, F., López-Sáez, J.A., García-Antón, M., Carrión Marco, Y., Uzquiano, P., Postigo, J.M., Barrón, E., Allué, E., Badal, E., Dupré, M., Fierro, E., Manzano, S., Munuera, M., Rubiales, J.M., García Amorena, I., Jiménez Moreno, G., Gil Romera, G., Leroy, S., García-Martínez, M.S., Montoya, E., Fletcher, W., Yll, E., Vieira, M., Rodríguez-Ariza, M.O., Anderson, S., Peñalba, C., Gil García, M.J., Pérez Sanz, A., Albert, R.M., Díez, M.J., Morales, C., Gómez Manzaneque, F., Parra, I., Ruiz Zapata, B., Riera, S., Zapata, L., Ejarque, A., Vegas, T., Rull, V., Scott, L., Andrade, A., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Moreno, E., Hernández-Mateo, L., Ochando, J., Pérez Navarro, M.A., Sánchez Baena, J.J., Riquelme, J.A., Iglesias, R., Franco, F., Chaín, C., Figueiral, I., Grau, E., Matos, M., Jiménez Espejo, F., Arribas, A., Garrido, G., Finlayson, G., Finlayson, C., Ruiz, M., Pérez Jordá, G., Miras Y. 2015. *Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Ministerio de Economía y Competitividad. Madrid.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F. 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene Vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 458-475.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P. 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Late Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27, 2118-2135.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera M. 2000. The interpretation of cluster pine (*Pinus pinaster*) in floristic-phytosociological classifications from a palaeoecological perspective. *The Holocene* 10, 243-252.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J., Chaín, C. 2003. Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13, 839-849.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Sánchez Quirante, 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.
- Cirujano, S., Meco, A., García Murillo, P., Chirino Argenta, M. 2014. *Flora acuática española. Hidrófitos vasculares*. Ed. Gráficas Arias Montano. Madrid.

- Dabrio, C., Zazo, C., Goy, J.L., Sierro, F.J., Borja, F., Lario, J., Gonzalez, J.A., Flores, J.A. 2000. Depositional history of estuarine infill during the last postglacial transgression (Gulf of Cádiz, southern Spain). *Marine Geology* 1162, 381-404.
- Dabrio, C.J., Borja, F., Zazo, C., Boersma, J.R., Lario, J., Goy, J.L., Polo, M.D. 1996. Dunas eólicas y facies asociadas pleistocenas y holocenas en el acantilado del Asperillo (Huelva). *Geogaceta* 20 (5), 1089-1092.
- Desprat, S., Díaz Fernández, P.M., Coulon, T., Ezzat, L., Pessarossi-Langlois, J., Gil, L., Morales-Molino, C., Sánchez-Goñi, M.F. 2015. *Pinus nigra* (European black pine) as the dominant species of the last glacial pinewoods in south western to central Iberia: a morphological study of modern and fossil pollen. *Journal of Biogeography* 42, 1998-2009.
- Díaz-Paniagua, C., Fernandez Zamudio, M.R., Serrano Martin, L., Florencio Díaz, M., Gómez Rodríguez, C., Sousa, A., Sánchez Castillo, P., García-Murillo, P., Siljestrom, P. 2015. *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Díez, M.J., Valdés, B., Fernández, I. 1987. *Atlas polínico de Andalucía Occidental*. Instituto de Desarrollo Regional y Excma. Diputación de Cádiz. Sevilla.
- Erdtman, G. 1979. *Handbook of palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*. Munksgaard. Copenhagen.
- Faegri, K., Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons. Chichester.
- Fierro Enrique, E. 2014. *Paleoambientes en el sureste de España: Nuevos datos palinológicos y discusión en el contexto de la Península Ibérica*. PhD Thesis. Universidad de Murcia.
- Finsinger, W., Tinner, W., Hu, F. 2004. Rapid and accurate estimates of microcharcoal content in pollen slides. In: *Charcoals from the past: cultural and palaeoenvironmental implications: proceedings of the Third International Meeting of Anthracology*, Cavallino-Lecce (Italy), 121-124.
- Folk, R.L., Ward, W.C. 1957. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 31, 514-529.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla, C., Sainz Ollero, H. 2004. Ancient pine forest on inland dunes in the Spanish northern meseta. *Quaternary Research* 63, 1-14.
- García Murillo, P., Bazo, E., Fernández Zamudio, R. 2014. The plants of Doñana National Park's marisma (Spain): a key element for conservation of an emblematic European wetland. *Ciencia UAT* 9 (1), 60-75.

- García Murillo, P., Fernández Zamudio, R., Cirujano, S., Sousa, A. 2006. Aquatic macrophytes in Doñana protected area (SW Spain): An overview. *Limnetica* 25 (1-2), 71-80.
- García Viñas, J.I., Mintegui Aguirre, J.A., Robredo Sánchez, J.C. 2005. *La vegetación en la marisma del Parque Nacional de Doñana en relación con su régimen hidráulico*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- García-Amorena, I., Gómez-Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G., Morla, C. 2007. The Late Quaternary coastal forests of western Iberia: A study of macrorremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254, 448-461.
- García-Antón, M., Franco-Múgica, F., Morla, C., Maldonado, J. 2011. The biogeographical role of *Pinus* forests on the Northern Spanish Meseta: A new Holocene sequence. *Quaternary Science Reviews* 30, 757-768.
- González-Martínez, S.C., Dubreuil, M., Riba, M., Vendramin, G.G., Sebastiani, F., Mayol, M. 2010. Spatial genetic structure of *Taxus baccata* L., on the western Mediterranean Basin: past and present limits to gene movement over a broad geographic scale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 805-815.
- González-Sampériz, P., Utrilla, P., Mazo, C., Valero-Garcés, B., Sopena, M., Morellón, M., Sebastián, M., Moreno, A., Martínez-Beas, M. 2009. Patterns of human occupation during the early Holocene in the Central Ebro Basin (NE Spain) in response to the 8.2 ka climatic event. *Quaternary Research* 71, 121-132.
- 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.
- González-Sampériz P., Leroy S., Carrión J.S., García-Antón M., Gil-García M.J., Figueiral, I. 2010. Steppes, savannahs and botanic gardens during the Pleistocene. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 427-457.
- Gràcia, E., Vizcaino, A., Escutia, C., Asioli, A., Rodés A., Pallàs, R., Garcia-Orellana, J., Lebreiro, S., Goldfinger, C. 2010. Holocene earthquake record offshore Portugal (SW Iberia): testing turbidite paleoseismology in a slow-convergence margin. *Quaternary Science Reviews* 29, 1156-1172.
- Grillas, P., García-Murillo, P., Geertz-hansen, O., Marbá, N., Montes. C., Duarte, C.M., Tan Ham, L., Grossman, A. 1993. Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* 94, 1-6.
- Grimm, E.C. 2011. *Tilia software v.1.7.16*. Springfield IL: Illinois State Museum.
- Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology* 25, 101-110.

- Jaffe, B.E., Morton, R.A., Kortekaas, S., Dawson, A.G., Smith, D.E., Gelfenbaum, G., Foster, I.D.L., Long, D., Shi, S. 2008. Discussion of articles in “Sedimentary features of tsunami deposits”. *Sedimentary Geology* 211, 95-97.
- Jiménez-Moreno, G., Rodríguez-Ramírez A., Pérez-Asensio, J.N., Carrión, J.S., López-Sáez, J.A., Villarías-Robles, J.J.R., Celestino-Pérez, S., Cerrillo-Cuenca, E., León, A., Contreras, C. 2015. Impact of late-Holocene aridification trend, climate variability and geodynamic control on the environment of a coastal area in SW Spain. *The Holocene* 25 (4), 607-617.
- Lario J., Dabrio, C.J., Zazo, C., Goy, J.L., Borja, F., Cabero, A., Bardají, T., Silva, P.G. 2010a. Comment on “Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model” by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 275, 283-286.
- Lario J., Luque, L., Zazo, C., Goy, J.L. Spencer, C., Cabero, A., Bardaji T., Borja, F., Dabrio, C.J., Civis, J., González-Delgado, J.A., Borja, C., Alonso-Azcarate, J. 2010b. Tsunami vs. Storm surge deposits: a review of the sedimentological and geomorphological records of extreme wave events (EWE) during the Holocene in the gulf of Cádiz, Spain. *Zeitschrift für Geomorphologie* 54 (Suppl. 3), 301-316.
- Lario J., Zazo, C., Goy, J.L., Silva, P.G., Bardaji, T., Cabero A., Dabrio, C.J. 2011. Holocene palaeotsunami catalogue of SW Iberia. *Quaternary International* 242, 196-200.
- López Albacete, I. 2009. La vegetación del manto eólico de Doñana. PhD thesis. Universidad de Huelva.
- López-Merino, L., Silva Sánchez, N., Martínez Cortizas, A., Kaal, J., López-Sáez, J.A. 2012. Post-disturbance vegetation dynamics during the Late Pleistocene and the Holocene: An example from NW Iberia. *Global and Planetary Change* 92-93, 58-70.
- López Sáez, J.A., López García, P., Martín Sánchez, M. 2002. Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake in South West Spain: protohistorical and prehistorical vegetation of the Cádiz Bay. *Quaternary International* 93-94, 197-206.
- Lumbreras, A., Olives, A., Quintana, JR., Pardo, C., Molina, J.A. 2009. Ecology of aquatic *Ranunculus* communities under the Mediterranean climate. *Aquatic Botany* 90, 59-66.
- Lumbreras, A., Pardo, C., Molina, J.A. 2013. Bioindicator role of aquatic *Ranunculus* in Mediterranean freshwater habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23, 582-593.
- Lumbreras, A., Tahiri, H., Pinto-Cruz, C., Pardo, C., Molina, J.A. 2012. Habitat Variation in Vernal Pool Ecosystems on Both Sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Coastal Research* 28 (5), 1032-1039.
- Magri, D., Di Rita, F., Arambarri, J., Fletcher, W., Gonzalez-Sampériz, P. 2017. Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews* 163, 23-25.

- Magri, D., Parra, I. 2002. Late Quaternary pollen records from African winds. *Earth and Planetary Letters* 200, 401-408.
- Manzano, M., Custodio, E., Lozano, E., Higuera, H. 2013. Relationships between wetlands and the Doñana coastal aquifer (SW Spain). In: Ribeiro L., Stitger, TY., Chambel, A., Condesso de Melo, M.T., Monteiro JP., Medeiros, A. (Eds.) *Groundwater and Ecosystems. IAH. Selected Papers on Hydrogeology* 18.
- Manzano, S., Carrión, J.S., López-Merino, L., González-Sampériz, P., Munuera, M., Fernández, S., Martín-Lerma, I., Gómez Ferreras, M.C. 2017. Mountain strongholds for woody angiosperms during the Late Pleistocene in SE Iberia. *Catena* 149, 701-712.
- Martí, R., del Moral, J.C. 2002. La invernada de aves acuáticas en España. Serie Técnica. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Martínez F., Montero, G. 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of South Western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology* 175, 1-18.
- Menéndez Amor, J., Florschütz, F. 1973. Resultados del análisis paleobotánico de una capa de turba en las cercanías de Huelva (Andalucía). *Estudios Geológicos* 20, 183-186.
- Miyamoto, S., Martínez, I., Padilla, M., Portillo, A., Ornelas, D. 2004. *Landscape Plant Lists for Salt Tolerance Assessment*. U.S.D.I. Bureau of Reclamation.
- Molina, J.A., Lumbreras, A., Gallardo, T., Agostinelli, E., Casermeiro, MA., Prada, C. 2011. Small-scale *Isoetes* distribution pattern in a Mediterranean vernal pool system. *Acta Botanica Gallica* 158 (1), 27-36.
- Mooney, S.D. Tinner, W. 2011. The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires and Peat* 7, Art. 9.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E. 1991. *Pollen Analysis*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M., García-Antón, M., Zazo, C. 2011. Vegetation and environmental conditions in the Doñana Natural Park coastal area (SW Iberia) at the beginning of the last glacial cycle. *Quaternary Research* 75 (1), 205-212.
- Moreno, A., López-Merino, L., Leira, M., Marco-Barba, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., López-Sáez, J.A., Santos, L., Mata, P., Ito, E. 2011. Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *Journal of Paleolimnology* 46, 327-349.
- Morton, R.A., Gelfenbaum, G., Jaffe, B.E. 2007. Physical criteria for distinguishing sandy tsunami and storm deposits using modern examples. *Sedimentary Geology* 200, 184-207.
- Morton, R.A., Goff, J.R., Nichol, S.L. 2008. Hydrodynamic implications of textural trends in sand deposits of the 2004 tsunami in Sri Lanka. *Sedimentary Geology* 207, 56-64.

- Muñor-Reinoso, J.C., de Castro, F.J. 2005. Application of a statistical water-table model reveals connection between dunes and vegetation at Doñana. *Journal of Arid Environments* 60, 663-679.
- Muñoz Reinoso, J.C. 2001. Vegetation changes and groundwater abstraction in SW Doñana, Spain. *Journal of Hydrology* 242, 197-209.
- Muñoz-Reinoso, J.C., García Novo, F. 2005. Multiscale control of vegetation patterns: the case of Doñana (SW Spain). *Landscape Ecology* 20, 51-61.
- Muñoz-Rodríguez, A.F., San José, I., Márquez-García, B., Infante-Izquierdo, M.D., Polo-Ávila, A., Nieva, F.J.J., Castillo, J.M. 2017. Germination syndromes in response to salinity of Chenopodiaceae halophytes along the intertidal gradient. *Aquatic Botany* 139, 48-56.
- Newton, A., Carruthers, T.J.B., Icely, J. 2012. The coastal syndrome and hotspots on the coast. Estuarine, *Coastal and Shelf Science* 96, 39-47.
- Newton, A., Icely, J., Cristina, S., Brito, A., Cardoso, A.C., Colijin, F., Dalla Riva, S., Gertz, F., Hansen, J., Holmer, M., Ivanova, K., Leppäkoski, E., Mocenni, C., Mudge, S., Murray, N., Pejrup, M., Razinkovas, A., Reizopoulou, S., Pérez-Ruzafa, A., Schernewski, G., Schulbert, H., Seeram, L., Solidoro, C., Viaroli, P., Zaldívar, J-M., 2014. An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 140, 1-28.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin PR., O'Hara, RB., Simpson G.L., Solymos, P., Stevens, HH., Wagner, H. 2012. Package "vegan" 2.0-5. *Community ecology package for R*.
- Pérez Latorre, A.V., Galán de Mera, A., Cabezudo, B. 1999. Propuesta de aproximación sintáxonomica sobre las comunidades de gimnospermas de la provincia Bética (España). *Acta Botanica Malacitana* 24, 257-262.
- Pons, A., Reille, M. 1988. The Holocene and Late Pleistocene pollen record from (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography Paleoclimatology, Palaeoecology* 66, 243-263.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., Zazo, C. 2010a. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the Lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295, 332-343.
- Postigo-Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., García, S. 2010b. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 416-426.
- Reille, M. 1992. *Pollen et Spores d'Europe et Afrique du Nord*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie. Marseille.

- Reille, M. 1995. *Pollen et Spores d'Europe et Afrique du Nord*. Supplement 1. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie. Marseille.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hafflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55 (4), 1869-1887.
- Rendón, M.A., Green, A.J., Aguilera, E., Almaraz, P. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biological Conservation* 141 (5), 1378-1388.
- Rivas Martínez, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Rivas Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España (Memoria del mapa de vegetación potencial de España). *Itinera Geobotánica* 18, Tomos 1-2.
- Rivas Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S., Valdés, E. 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2, 5-190.
- Rodríguez Ramírez, A. 1997. *Geomorfología del Parque Nacional de Doñana y su Entorno*. Organismo Autonomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid
- Rodríguez-Ramírez, A. 2010. Comment on "Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model" by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 275, 290-291.
- Rodríguez-Ramírez, A., Morales J.A., Borrego, J., San Miguel, E.G. 2009. Reply to the comment on "Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model" by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 263, 123-125.
- Rodríguez-Ramírez, A., Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L.M., Clemente, L., Cantano, M., Belluomini, G., Manfra, L., Improta, S. 1997. Evolución de la costa atlántica onubense (SO España) desde el máximo flandriense a la actualidad. *Boletín Geológico y Minero* 108 (4-5), 465-475.
- Rodríguez-Ramírez, A., Yáñez-Camacho, C. 2008. Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model. *Marine Geology* 254, 187-196.

- Rodríguez-Vidal, J., Bardají, T., Zazo C., Goy, J.L., Borja, F., Dabrio, C.J., Lario, J., Cáceres, L.M., Ruiz, F., Abad, M. 2014. Coastal dunes and marshes in Doñana National Park. In: Gutiérrez, F., Gutiérrez, M. *Landscapes and Landforms of Spain*. World Geomorphological Landscapes. Springer. Dordrecht.
- Rodríguez-Vidal, J., Ruiz, F., Cáceres, L.M. 2009. Comment on “Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model” by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 263, 120-122
- Ruiz, F., Pozo, M., Carretero, M.I., Abad, M., González-Regalado, M.L., Muñoz, J.M., Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L.M., Pendón, J.G., Prudêncio, M.I., Dias, M.I. 2010. Birth, evolution and death of a lagoon, Late Pleistocene to Holocene palaeoenvironmental reconstruction of the Doñana National Park (SW Spain). In: Friedman, A.G. (Ed.) *Lagoons: Biology, Management and Environmental Impact*. Nove Science Publishers.
- Ruiz, F., Rodríguez-Ramírez, A., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., Yáñez, C., Clemente, L., González-Regalado, M.L., Abad, M., De Andrés J.R. 2002. Cambios paleoambientales en la desembocadura del río Guadalquivir durante el Holoceno reciente. *Geogaceta* 31, 167-170.
- Saenz Laín, C. 1982. Polen de la flora de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2, 191-270.
- Sánchez Castillo, P.M. 2015. Diversidad Morfológica y estrategias reproductoras en algas filamentosas de las marismas y lagunas de Doñana. In: Díaz-Paniagua, C. (Coord.) *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Scott, J.T., Marcarelli, A.M. 2012. Cyanobacteria in freshwater benthic environments. In: Whitton, B. (Ed.): *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*. Springer.
- Siver, P.A. 1995. The distribution of chrysophytes along environmental gradients: their use as biological indicators. In: Sandgren, C.D., Smol, J.P. & Kristiansen, J. (Eds.): *Chrysophyte algae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soares, A.M.M., Dias, J.M.A. 2006. Coastal upwelling and radiocarbon — evidence for temporal fluctuations in ocean reservoir effect off Portugal during the Holocene. *Radiocarbon* 48 (1), 45-60.
- Sousa, A., García-Murillo, P. 2005. *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente.
- Sousa, A., García-Murillo, P., Morales, J., and García-Barrón, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the coastal lagoons in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66, 1508-1514.
- Smolders, A.P.J., Lucassen E.C.H.E.T., Roelofs J.G.M. 2002. The isoetid environment biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany* 73, 325-350.

- Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12, 243-268.
- Stevenson, A.C., Moore, P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations of a valley mire at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15, 339-361.
- Stevenson, A.C, Harrison, R.J. 1992. Ancient forests in Spain: a model for land use and dry forest management in south-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58, 227-247.
- Stevenson, A.C. 1984. Studies on the vegetational history of SW Spain III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11, 527-551.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13, 615-621.
- Tanner, W.F. 1991. Application of suite statistics to stratigraphy and sea level changes. In: Syvitski, J.P.M. (Ed.) *Principles, Methods and Applications of Particle Size Analysis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Uzquiano, P., Allué, E., Antolín, F., Burjachs, F., Picornel, L., Piqué, R., Zapata, L. 2015. All about yew: on the trail of *Taxus baccata* in southwest Europe by means of integrated palaeobotanical and archaeobotanical studies. *Vegetation History and Archaeobotany* 24 (1), 229-247.
- van Geel, B. 2001. Non-pollen palynomorphs. In: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M. (Eds.) *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- van Wijk, R.J. 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquatic Botany* 31, 211-258.
- van Wijk, R.J., van Goor E.M.J., Verkley, J.A.C. 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. II. Autoecological characteristics, with emphasis on salt tolerance, intraspecific variation and isoenzyme patterns. *Aquatic Botany* 32, 239-260.
- Wu, L., Dodge, L. 2005. Landscape Plant Salt Tolerance Selection Guide for Recycled Water Irrigation. *A Special Report for the Elvenia J Slosson Endowment Fund, University of California, Davis*, Article 40.
- Yáñez, C., Rodríguez Ramírez, A., Carrión, J.S. 2006. Cambios en la Vegetación de la franja litoral de las marismas de Doñana durante el Holoceno reciente. *Anales de Biología* 28, 85-94.
- Yll, E.I., Zazo, C., Goy, J.L., Pérez Olbiol, R., Pantaleón-Cano, J., Civis, J., Dabrio, C., González, A., Borja, F., Soler, V., Lario, J., Luque, L., Sierro, F., González-Hernández, F.M., Lezine, A.M., Denèfle, M., Roure, J.M. 2003. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. In: Ruiz Zapata B. (Ed.), *Quaternary Climatic Changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares.

- Zazo, C., Dabrio, C.J., Goy, J.L., Lario, J., Cabero, A., Silva, P.G., Bardají T., Mercier, N., Borja, F., Roquero, E. 2008. The coastal archives of the last 15 ka. in the Atlantic-Mediterranean Spanish linkage area: sea level and climate change. *Quaternary International* 181, 72-87.
- Zazo, C., Goy, J.L., Somoza, L., Dabrio, C.J., Belluomini G., Impronta, S., Lario, J., Bardají, T., Silva, P.G. 1994. Holocene sequence of sea level fluctuations in relation to climatic trends in the Atlantic-Mediterranean linkage coast. *Journal of Coastal Research* 10 (4), 933-945.
- Zazo, C., Dabrio, C., González, A., Sierro, F., Yll, E.I., Goy, J.L., Luque, L., Panataleón-Cano, J., Soler, V., Roure, J.M., Lario, J., Hoyos, M., Borja, F. 1999. The record of the latter glacial and interglacial periods in the Guadalquivir marshlands (Mari López drilling, S.W. Spain). *Geogaceta* 26, 119-122.
- Zunzunegui, M. 1997. *Respuestas de la Vegetación a Ambientes Fluctuantes en el Parque Nacional de Doñana*. PhD Thesis. Universidad de Sevilla.

3

When dynamism is the baseline: long-term ecology of a Mediterranean seasonal wetland in the Doñana National Park (Southwestern Europe)



1. INTRODUCTION

Above 80% of the European wetlands are under threat (Custodio, 2001). Seasonal wetlands, particularly, are extremely sensitive to perturbations and amongst the most receding type of wetlands (Blaustein and Schwartz, 2001; Keeley and Zedler, 1998). Seasonal wetlands are small, shallow, oligotrophic water bodies, waterlogged during the rainy season only, and exceptionally during all seasons in extremely rainy years (Camacho *et al.*, 2009). Owing to their singularity, they are key habitats that provide many ecosystem services, such as water provisioning and purification (Camacho *et al.*, 2009; Kumar *et al.*, 2017).

These ephemeral habitats lie often on Mediterranean climate areas, withstanding strong human pressures. Not surprisingly, Mediterranean wetlands have demised at an alarming rate during the last century, and large conservation efforts are taking place in order to restore them and prevent their extinction (Silva *et al.*, 2007), including their consideration as priority conservation habitat by the European Union (Habitat 3170*, 92/43/EEC). In addition to the already lost wetlands, the increasing

aridity trend projected for the Mediterranean areas under the current global change scenario (Barredo *et al.*, 2016) will surely trigger new waves of wetland demise, hence conservation efforts become even more critical (Blaustein and Schwartz, 2001). It is in this context where the need for a wide temporal approach has been identified (Sousa and García Murillo, 2005). Wetlands store landscape- and local-scale information allowing a long-term environmental monitoring key for the evaluation of ecological dynamics under different climate scenarios (e.g. Valero-Garcés *et al.*, 2000; Vegas-Vilarrúbia *et al.*, 2011), as well as the identification of baseline conditions useful for their management (e.g. Daoud-Bouattour *et al.*, 2011; López-Merino *et al.*, 2011; Willis *et al.*, 2010).

Here the palaeoecological study of the Laguna del Sopotón, a wetland located in the Doñana National Park (DNP, Southwestern Spain), is presented. The DNP is a hallmark site for conservation declared UNESCO Biosphere Reserve, UNESCO World Heritage Site, and Ramsar Wetland Site. This paradigmatic setting provides an excellent natural laboratory for environmental research. First, because its

geomorphological dynamism of mobile and sub-mobile dunes promotes the appearance and disappearance of vernal wetlands (López Albacete, 2009; Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997). Second, because the DNP is a biodiversity hotspot due to its complex palaeogeographic history in the southwesternmost corner of Europe (García-Murillo *et al.*, 2014; Médail and Quézel, 1999). Lastly, due to the cultural significance of the area, with historical records documenting changes in land use and the landscape (García García, 2016; Granados, 1987; Gómez-Baggethun *et al.*, 2012).

With the overarching aim of recovering palaeoecological data useful for the conservation and management of vernal wetlands in the DNP, the objectives of this work are three-fold. First, to assess the dynamism and lifespan of dune-supported water bodies. Second, to reconstruct long-term upland and wetland vegetation dynamics and their response to environmental change. Finally, to shed light on the autochthonous character of key and critically endangered taxa.

2. MATERIAL AND METHODS

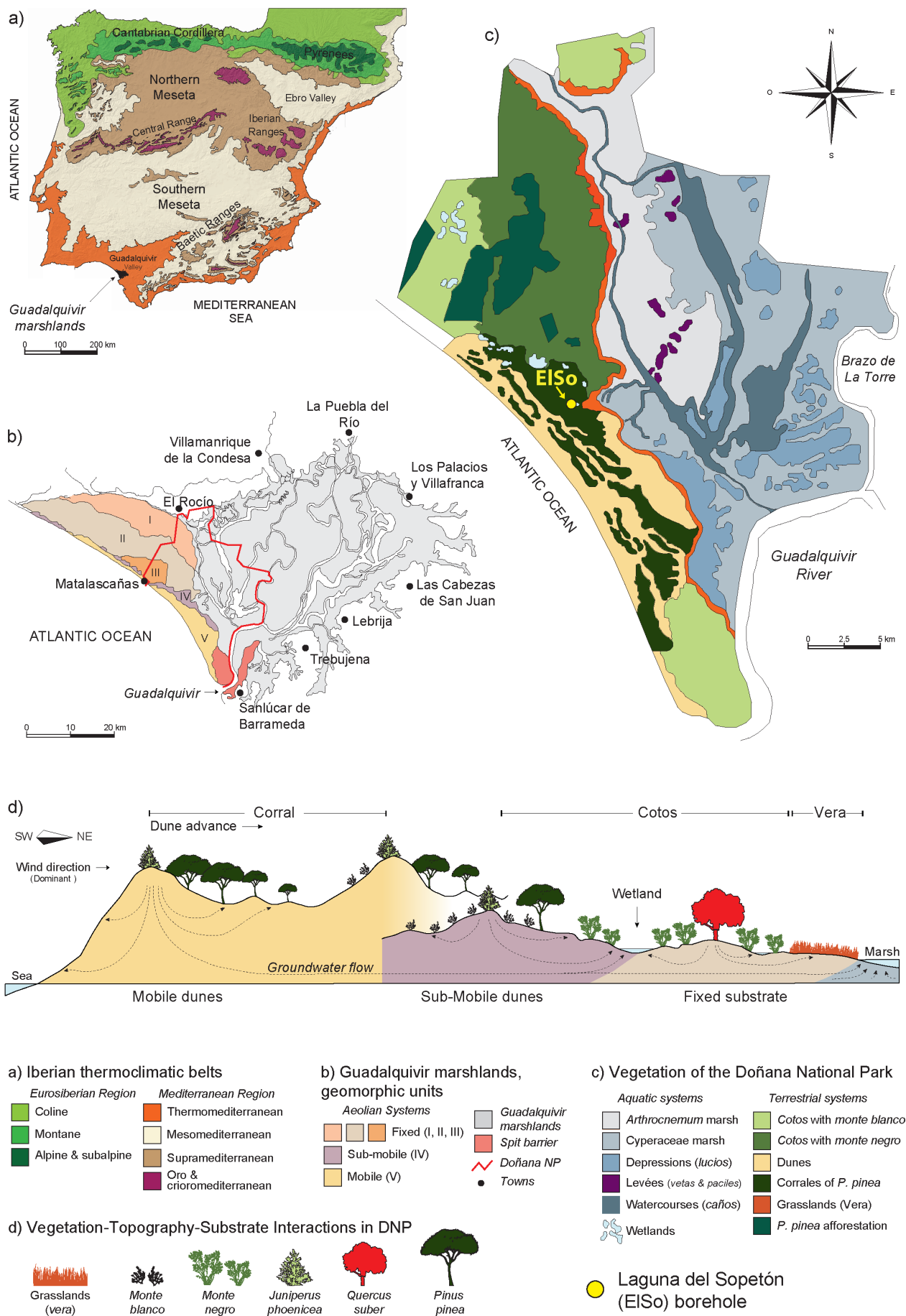
2.1 Regional and local environmental settings

The DNP is located on the right bank of the mouth of the Guadalquivir River, in the Southwestern part of the Iberian Peninsula (Fig. 3.1a). Under a typically Mediterranean climate, the annual average temperature is 16.7 °C. Precipitation occurs mostly in autumn and winter, averaging

~543 mm annually (1978-2007 period). SW winds are dominant with a prevalence of 22.5% of the days in this direction (Jiménez Moreno *et al.*, 2015).

The eastern sector of the DNP is covered by an extensive seasonal marshland of 140,000 ha, isolated from the Atlantic Ocean by a mobile dune complex and a spit barrier. To the west, it contacts with an extensive aeolian complex (Rodríguez Ramírez, 1997; Fig. 3.1b). The marshlands and the aeolian complex are separated by a transitional fringe of graminoid pastures locally known as *vera* (3.1c and 1d). The aeolian complex and the spit barrier are of littoral origin. They comprise mobile, sub-mobile and mobile dune systems. The mobile dune system consists of parallel dune trains slowly advancing north and westwards into the marshland. The dune crests are vegetated by *Ammophila arenaria*, *Artemisia crithmifolia*, *Armeria pungens* and *Juniperus phoenicea* ssp. *turbinata*, while the interdunal depressions are covered by *Pinus pinea* (Figs. 3.1c and 3.1d). The advancing dunes bury the pines in the leeward front, while regeneration occurs on the windward side of the precedent dune (López Albacete, 2009; Fig. 3.1d). Recruitment of *P. pinea* is related to groundwater levels, occupying intermediary sandy ridges at the dune slacks. This position provides flood and drought protection for the seedlings (Muñoz-Reinoso and de Castro, 2005; Fig. 3.1d).

Fig. 3.1. Regional and local environmental settings of the study area. a) Iberian thermoclimatic belts (modified from Manzano *et al.*, 2017). The studied region is marked in black. b) Guadalquivir marshlands and geomorphic units in the Doñana National Park (DNP, demarcated in red) and surroundings (after López Albacete, 2009 and Rodríguez Ramírez, 1997). c) Main aquatic and terrestrial systems in the DNP and associated vegetation (from Zunzunegui, 1997 and own data). The location of the ElSo core is marked with a yellow dot. d) SW-NE transect of the DNP showing vegetation-topography-substrate interactions (modified from López Albacete, 2009; Manzano *et al.*, 2013; Rivas Martínez *et al.*, 1980, and own data).



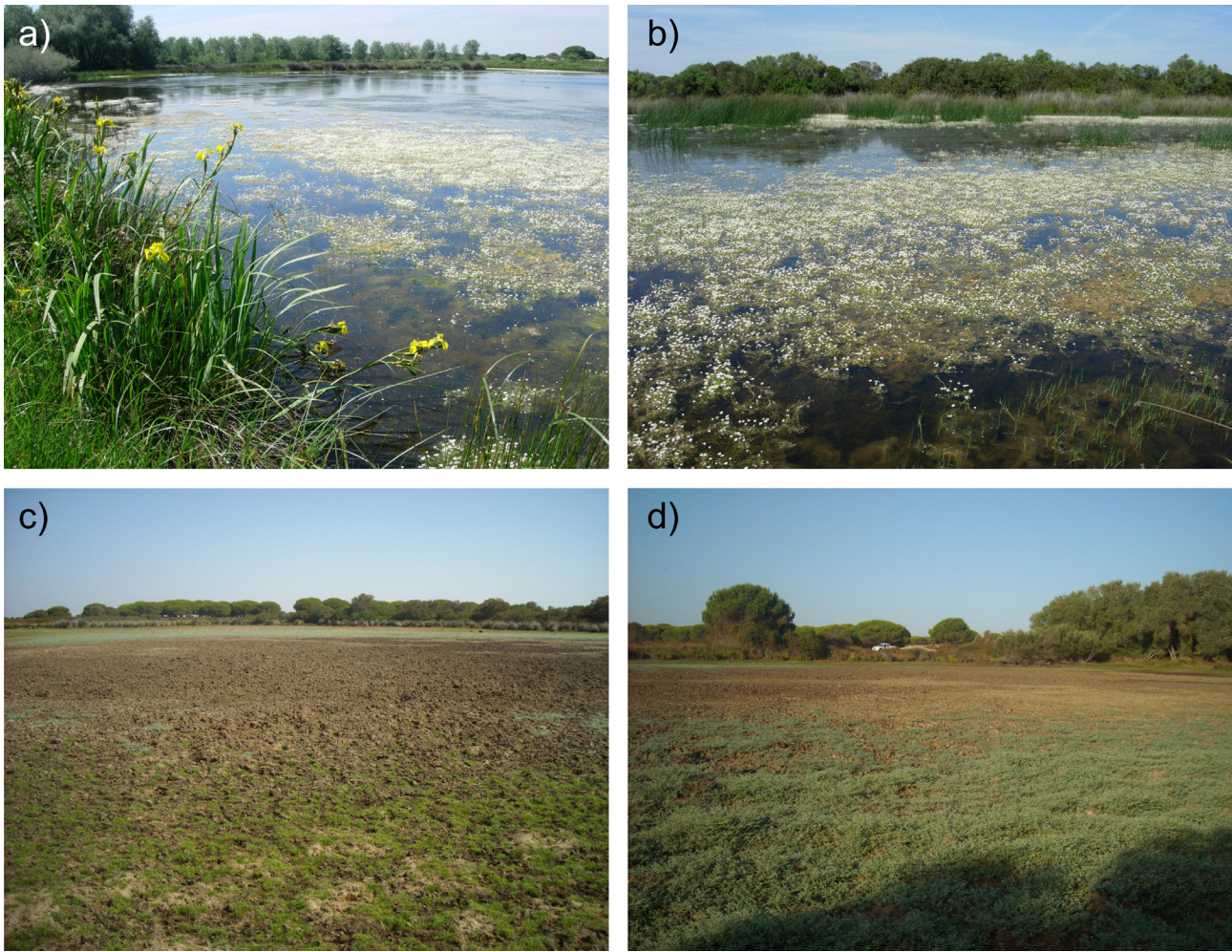


Fig. 3.2. Pictures showing the Laguna del Sopotón wetland, inundated during the spring 2009 (a, b) and dry, during the summer 2012 (c, d), when cored. Photos by S. Manzano and P. García Murillo.

The stabilised systems are the remains of ancient dunes that span inland in E-NE direction (Figs. 3.1c and 1d). Their vegetation is locally known as *cotos*. *Cotos* are extensive savannoid formations spread over the stable sands and where vegetation segregates along a groundwater level gradient. On the one hand, *monte blanco*, a sparse scrubland with *Halimium halimifolium* and *Stauracanthus genistoides*, and usually accompanied by *Juniperus phoenicea* ssp. *turbinata*, dominates the more xeric enclaves. On the other hand, *monte negro*, an intricate nanophanerophytic Ericaceae and gorse scrub, together with *Quercus suber*, vegetate lower, moister areas (Figs. 3.1c and 3.1d; López Albacete, 2009; Rivas Martínez, 1980).

More than 3000 water bodies are found in the dune depressions of Doñana (Díaz-Paniagua *et al.*, 2010; Florencio *et al.*, 2014). Most of them only emerge during the wet season, except for a series of 8 permanent and semi-permanent ponds that appear in the hinge between the sub-mobile and stabilised dune systems (Fig. 3.1b, aeolian systems IV and V). These are the largest upland water bodies, spanning 1.4-45 ha and with maximum water depths of 0.7-3.4 m (Díaz-Paniagua and Aragonés, 2015). Wetland vegetation consists of concentric bands. Deeper, central areas are vegetated by submersed macrophytes,

such as *Chara connivens*, *Chara galioides*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia obtusifolia* and species belonging to the *Ranunculus peltatus* complex. Marginal areas undergoing immersion-emersion cycles are vegetated by grasses, such as *Panicum repens*, *Agrostis stolonifera* and *Cynodon dactylon*, when desiccated. The outer rim of the wetlands is covered by helophytes, mainly Juncaceae and Cyperaceae (*Juncus acutus*, *J. maritimus*, *J. effusus*, *Scirpoides holoschoenus*), which contact with the upland *monte negro* or *monte blanco* communities (Sousa and García-Murillo, 2005).

The Laguna del Sopetón (ElSo) is a small semi-permanent pond (37% of the years undergoing summer desiccation) located near the western margin of the marshlands (Fig. 3.2), between the *vera* and the dune fields (Figs. 3.1b and 3.1c; 36° 57' 32.14" N, 6° 27' 03.69" W, Datum WGS84, 3 m asl). Maximum waterlogging covers 2.3 ha and reaches 70 cm depth (Díaz-Paniagua and Aragonés, 2015). Water is supplied mainly through groundwater discharges, and secondarily by surface runoff. In extremely rainy years, the pond connects with the Guadalquivir marshlands through a small temporary channel locally known as *caño*. Vegetation in ElSo follows the banded pattern described above. In addition, it also incorporated *Hydrocharis morsus-ranae* and *Ricciocarpos natans* until a few decades ago (Rivas Martínez *et al.*, 1980), two species with a critical conservation status included in the Spanish Red List (Garilletei and Albertos, 2012; Moreno, 2008).

2.2 Coring, sedimentological analysis and radiocarbon dating

ElSo was cored in September 2012, when the pond was dry. A 360-cm-long core was retrieved by mechanical percussion and stored in plastic casings at 4 °C prior to visual description and subsampling for further analyses. In order to get the chronological framework of the recovered ElSo core, nine samples were sent for AMS radiocarbon dating to two laboratories, the ETH Laboratory of Ion Beam Physics (Switzerland) and the Poznan Radiocarbon Laboratory (Poland; Table 3.1). The analyses were performed on bulk sediment total organic carbon. The obtained radiocarbon dates were calibrated using the IntCal13.14C terrestrial calibration curve (Reimer *et al.*, 2013) and incorporated into the building of an age-depth model using linear interpolation and considering the top of the core as the coring date (AD 2012). The model was done using the Clam package for R (Blaaw, 2010).

Organic matter (OM) and carbonate (CaCO_3) contents, together with the magnetic susceptibility (MS), were measured on 40 samples at Brunel University London (UK). Loss-on-ignition at 550 °C and 950 °C was used to measure OM and CaCO_3 contents respectively (Heiri *et al.*, 2001). MS analysis was performed with the MS2B sensor of a Bartington MS2 susceptibility meter. The dried bulk samples were packaged in 10 cm³ plastic pots and low frequency measurements were taken twice at room temperature. Blank readings were obtained before and after each sample measurement to correct possible drifts. The average value of the two corrected measurements was taken as the final value (κ). κ values were normalised to sample mass (χ in m³ kg⁻¹).

Table 3.1. ElSo radiocarbon dates.

Laboratory Code	Depth (cm)	Thickness (cm)	Calibration curve*	Radiocarbon Age (yr BP)	Calibrated age ranges (yr cal. BP)**
Surface	0			-62 (AD 2012)	
Poz-53794	48	2	IntCal13.14C	135 ± 25	59-151
Poz-53795	70	2	IntCal13.14C	215 ± 25	147-188
ETH-75301	90	2	IntCal13.14C	353 ± 27	316-407
ETH-75302	92	2	IntCal13.14C	435 ± 35	439-533
ETH-75304	151	2	IntCal13.14C	1707 ± 28	1552-1637
Poz-53800	192	4	IntCal13.14C	4925 ± 35	5597-5721
ETH-75308	228	10	IntCal13.14C	4505 ± 30	5047-5021
Poz-53802	318	7	IntCal13.14C	7790 ± 40	8506-8636

*Reimer *et al.* (2013). **95% confidence intervals.

2.3 Palynological analysis

Palynological analysis was carried out at the Universidad de Murcia (Spain) in 100 samples using a sample weight of ~5-15 g. The chemical treatment involved HF for silicate elimination, HCl for carbonate dissolution and NaOH for organic matter removal (Moore *et al.*, 1991). Density separation was also incorporated (Erdtman, 1979). Concentration was estimated through the addition of known-concentration *Lycopodium* spore tablets (Stockmarr, 1971). Palynomorph counting was completed under a light microscope at ×400 magnifications, and at ×1000 magnifications with immersion oil when required. Pollen and spore identification was aided with the Universidad de Murcia reference collection, pollen atlases, and keys (Díez *et al.*, 1987; Fægri and Iversen, 1989; Moore *et al.*, 1991; Reille, 1992, 1995; Sáenz Laín, 1982). Non-pollen palynomorphs (NPPs) nomenclature largely follows van Geel (2001).

The upland pollen sum included a minimum of 200 pollen grains of upland taxa (trees, shrubs and herbs), excluding aquatic taxa and Chenopodiaceae, whose main habitat

in Doñana is the marshland (Rivas Martínez *et al.*, 1980). Percentages of fern, bryophyte and fungal spores, as well as of other non-algal NPPs, were calculated in relation to the upland sum. However, percentages of macrophytes, helophytes (including Chenopodiaceae), and algal microremains were calculated in relation to an independent wetland sum. Palynological diagrams were plotted with Tilia 1.7.16 (Grimm, 2011). Palynological rarefaction and Pielou's evenness index were estimated independently for the wetland and upland data series using the Past software (Hammer *et al.*, 2001). The sample at 188-190 cm depth was excluded from the wetland diversity estimates for taphonomic reasons (see Discussion).

Microcharcoal particles larger than 10 µm were studied on the palynological slides and separated in two categories: smaller than 100 µm and larger than 100 µm. A minimum of 200 items (microcharcoal particles and *Lycopodium* spores) was counted per sample in order to calculate microcharcoal concentrations (Finsinger *et al.*, 2004; Mooney and Tinner, 2011).

3. RESULTS

3.1 Sedimentological record and age-depth model

The ElSo core presents three dark layers with higher contents of organic matter at 300-297, 190-143 and 90-0 cm, alternating abruptly with sand packages (Fig. 3.3). Accumulation rates oscillate between 0.01-0.05 cm yr⁻¹ in the sand packages and 0.11-0.26 cm yr⁻¹ in the organic layers (Fig. 3.3). CaCO₃ and OM contents are low in the sand packages, while their values increase in the organic layers (Fig. 3.3). MS values are consistent with this trend. The ElSo core spans from ~8.4 cal. kyr BP until the present, with the three darker organic layers spanning at ~6843-6540 cal. yr BP, ~1910-1635 cal. yr BP and < ~400 cal. yr BP.

3.2 Palynological records

Although 100 samples of the ElSo core were palynologically studied, only 39 samples, distributed in three polleniferous packages, contained palynomorphs. The three polleniferous packages (ElSo-1 to ElSo-3) corresponded with the organic layers, while the sand packages were barren (Figs. 3.3 and 3.4).

In **Zone ElSo-1** (two samples, 300-297 cm, ~6843-6540 cal. yr BP, ~4893-4590 BC), the upland and wetland palynological concentrations are the lowest of the three organic layers, averaging ~20,900 and ~79,900 palynomorphs g⁻¹ respectively (Fig. 3.3). Open landscapes dominate the upland vegetation (Fig. 3.4). Poaceae is the taxa dominating the upland assemblage with percentages of ~35%. Cichorioideae is also an important herbaceous element, with percentages of ~10%. The *monte blanco* taxa prevail over the *monte negro*

taxa, with *Halimium/Helianthemum* type as the dominating shrub (~10-15%). Evergreen *Quercus* is the most prevalent tree taxon (~5-10%), with the secondary presence of *Pinus pinea/halepensis* type and *Quercus suber*. The NPP HdV 200 shows high values (60-250%), especially at the lower sample. Macrophytes are the main assemblage of the wetland vegetation (Fig. 3.4), with *Myriophyllum alterniflorum* type (~30-35%) and *Potamogeton* (~7-10%) as the best-represented ones, while *Gloeotrichia* is the most abundant algal taxa (~10-15%). Microcharcoal values are consistently low (Fig. 3.3).

In **Zone ElSo-2** (11 samples, 190-143 cm, ~1910-1635 cal. yr BP, AD ~40-315), the upland and wetland palynological concentrations are an order of magnitude larger than in the previous zone, averaging ~219,300 and ~976,600 palynomorphs g⁻¹ respectively (Fig. 3.3). *Halimium/Helianthemum* type dominates the upland vegetation (~90%) in the bottom sample of the zone. However, the herbaceous component, with Poaceae (~35-70%), Cichorioideae (~10%) and *Aster* type (~5%), dominates the rest of the zone (Fig. 3.4). The tree stratum is represented by *Pinus pinea/halepensis* type (~5-10%), evergreen *Quercus* (~5%) and *Quercus suber* (~5%), and becomes more important in the middle part of the zone (~1850-1700 cal. yr BP; Fig. 3.4). The *monte negro* scrub (*Erica* type, *Phillyrea*, *Olea*, *Pistacia*; ~5-10%), and some wetland taxa (*Myriophyllum alterniflorum* type, ~24-42%; Ranunculaceae, ~5-11%; *Gloeotrichia*, 12-18%), are also more abundant in the central part of the zone (Fig. 3.4), as well as the microcharcoal particles <100 µm (Fig. 3.3). On the contrary, the *monte blanco* elements (*Halimium/Helianthemum* type, *Cistus* type) and *Juniperus*,

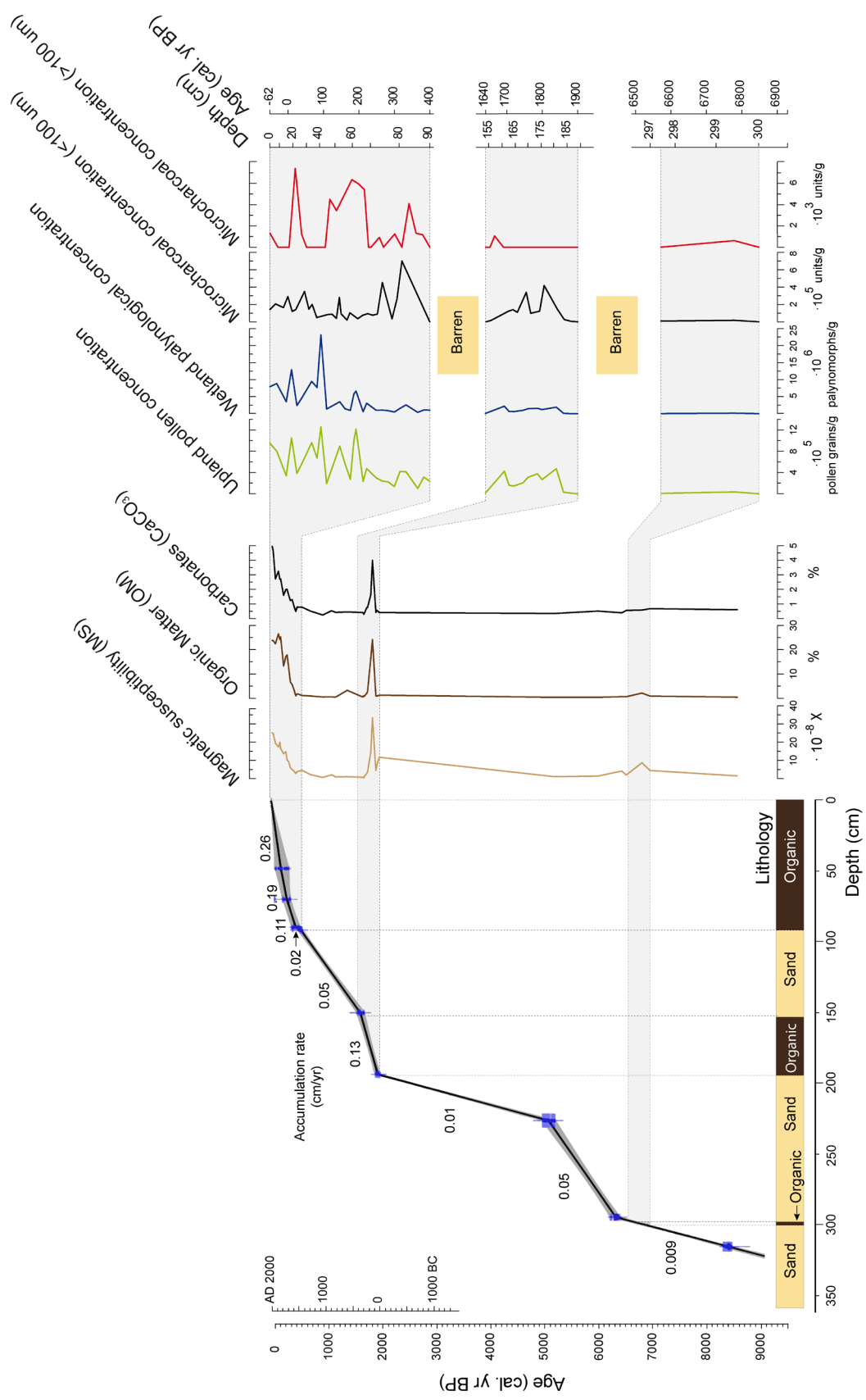


Fig. 3.3. Age-depth model of the ElSo sequence including lithology (bottom) and, from left to right: magnetic susceptibility, organic matter and carbonate content, upland and wetland palynomorph concentration and microcharcoal concentrations (<100 µm and >100 µm). Grey shading marks the polleniferous sections of the sequence.

together with Zannichelliaceae, Chrysophyceae, Zygnemataceae and *Botryococcus* are better represented at the bottom and top parts of the zone (Fig. 3.4). Indeterminate fungal spores, fungal hyphae and *Glomus* display a similar pattern (Fig. 3.4). Upland diversity estimates show a peak reaching highest values in the central part of ElSo-2 (AD ~100-250), while wetland diversity estimates show two peaks with high values at the onset and top of the zone (before AD ~100 and after AD ~250; Fig. 3.5).

In **Zone ElSo-3** (26 samples, 90-0 cm, < ~400 cal. yr BP, AD ~1550-2012), the upland and wetland palynological concentrations are high, averaging 5,454,000 and 4,366,000 palynomorphs g⁻¹ respectively (Fig. 3.3). Although Poaceae is again the main component of the upland vegetation (~40-70%), a rising trend in tree and shrub pollen is observed (Fig. 3.4). Evergreen *Quercus* and *Pinus pinea/halepensis* type are the best represented trees (Fig. 3.4). *Juniperus* and the *monte blanco* elements are more prevalent from AD ~1750 onwards. In the same fashion, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Cytisus/Genista* type and *Pteridium aquilinum* are better represented towards the top of the zone. *Eucalyptus* appears at AD ~1920. The wetland vegetation is dominated by *Myriophyllum alterniflorum* type and Chrysophyceae, both displaying opposite see-saw patterns. The former shows a decreasing trend from AD ~1750 onwards, while the latter shows an increasing trend and peaks every 50-100 years (Fig. 3.4). *Gloeotrichia*, *Botryococcus* and *Spirogyra* are more important at the onset of the zone, decreasing their values after AD ~1750 (Fig. 3.4). Microcharcoal particles <100 µm show higher concentrations at AD ~1550-1750. Microcharcoal particles >100 µm show more abrupt dynamics, with maxima at AD

~1630, ~1780-1860 and ~1940. Wetland and upland diversity estimates display opposite trends, with an upland increasing trend and a wetland decreasing trend (Fig. 3.5).

4. DISCUSSION

4.1 The palaeoecological record of a Doñana seasonal wetland

4.1.1 Origin of the organic layers in the ElSo palaeoecological record

The recovered ElSo core cuts across three organic layers and three sand packages (Fig. 3.3). The oldest organic layer ElSo-1 is 3 cm thick only, spanning ~303 years (~6843-6540 cal. yr BP). It is most likely that ElSo-1 belongs to a hydromorphic soil that developed when an excess of moisture prevented total decomposition of the organic matter and allowed soil formation. This could have happened after the deflation of a previously existing dune nearing the phreatic layer to the soil surface. Although total decomposition did not happen, as the organic matter content is higher than in the previous and following sand packages and samples were not barren, the ElSo-1 phase is characterised by the lowest upland and wetland palynomorph concentrations of the three organic layers (Fig. 3.3). This is probably related to the poor pollen preservation in soils compared to wetland deposits (Dimbleby, 1961). The wetland vegetation represents either periodic stagnant waters or the occasional development of ephemeral pools in an edapho-hygrophilous environment, such as an interdune depression (López Albacete, 2009). The reconstructed upland vegetation provides further evidence in this direction (Fig. 3.6). It features a very open

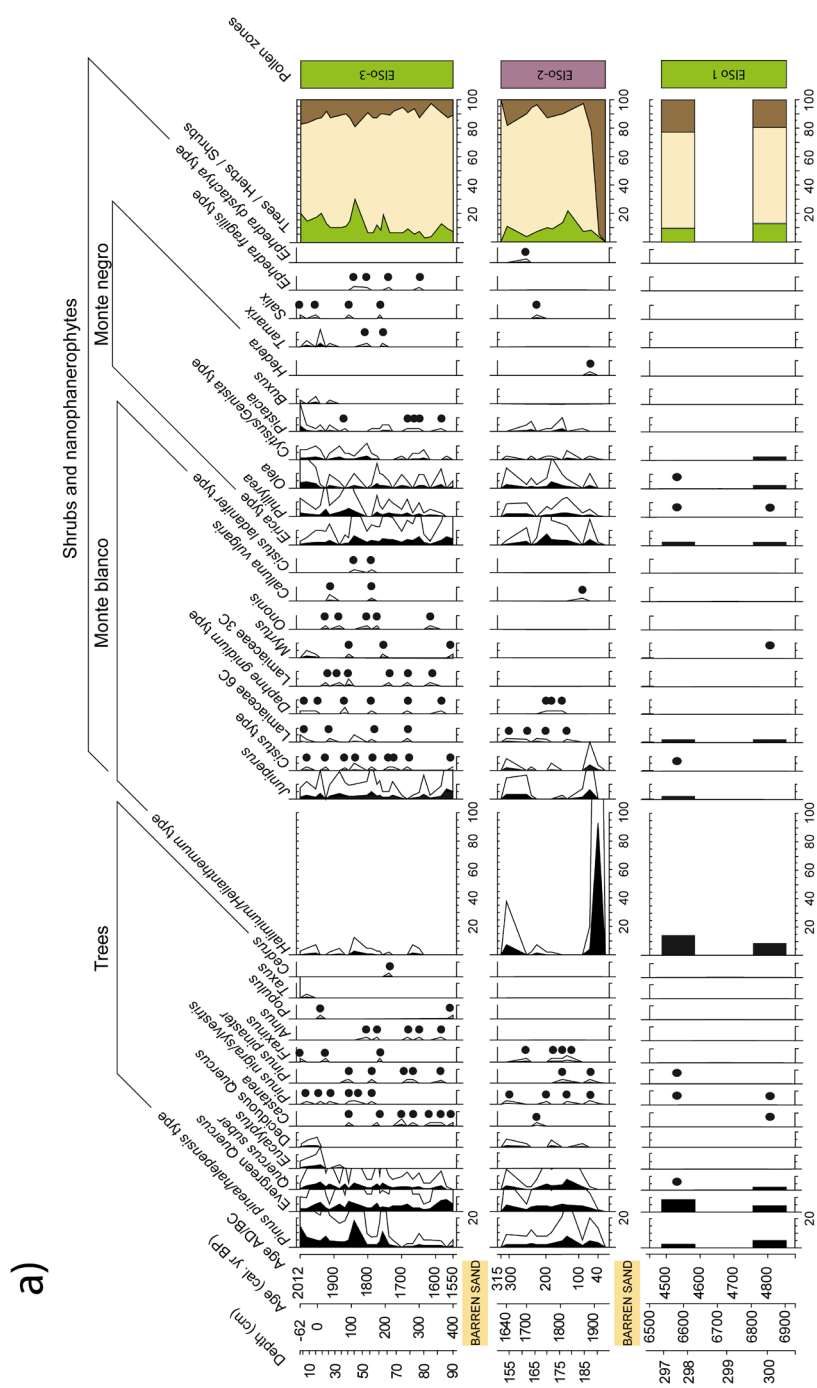


Fig. 3.4. Palynological diagram of the ElSo core plotted against age. a) Trees, shrubs and nanophanerophytes. Exaggeration curves ($\times 5$) are plotted in white.

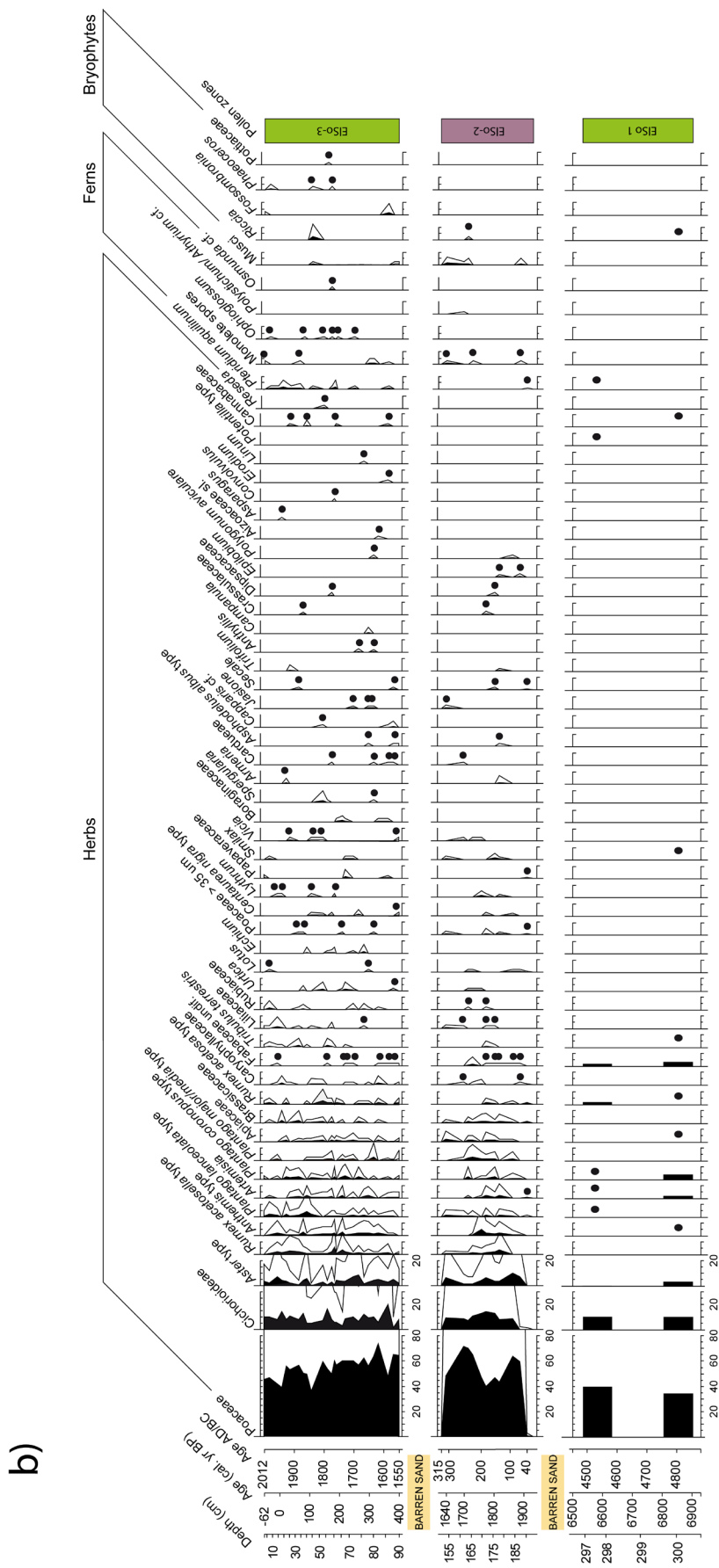


Fig. 3.4. Palynological diagram of the ElSo core plotted against age (continued). b) Herbs, ferns and bryophytes.

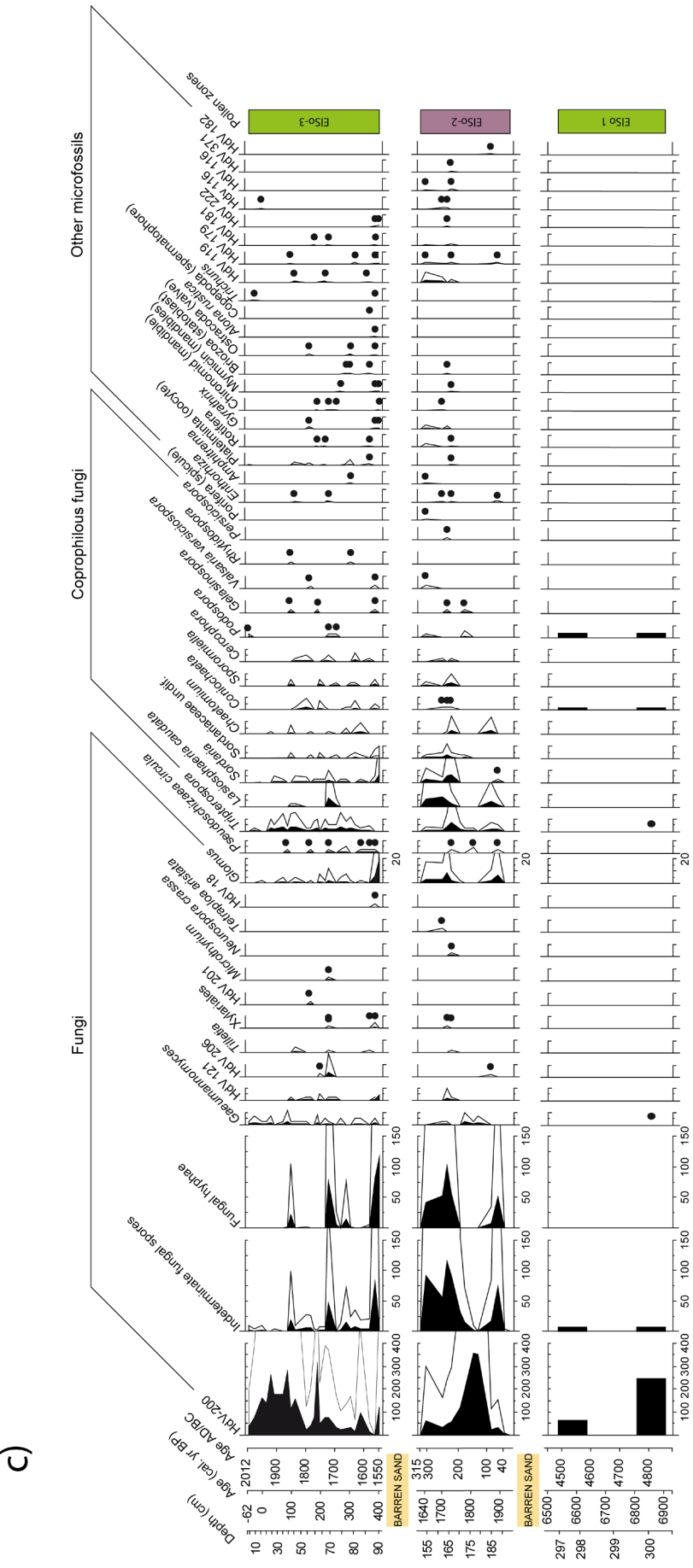


Fig. 3.4. Palynological diagram of the ElSo core plotted against age (continued). c) Fungal remains and other NPPs.

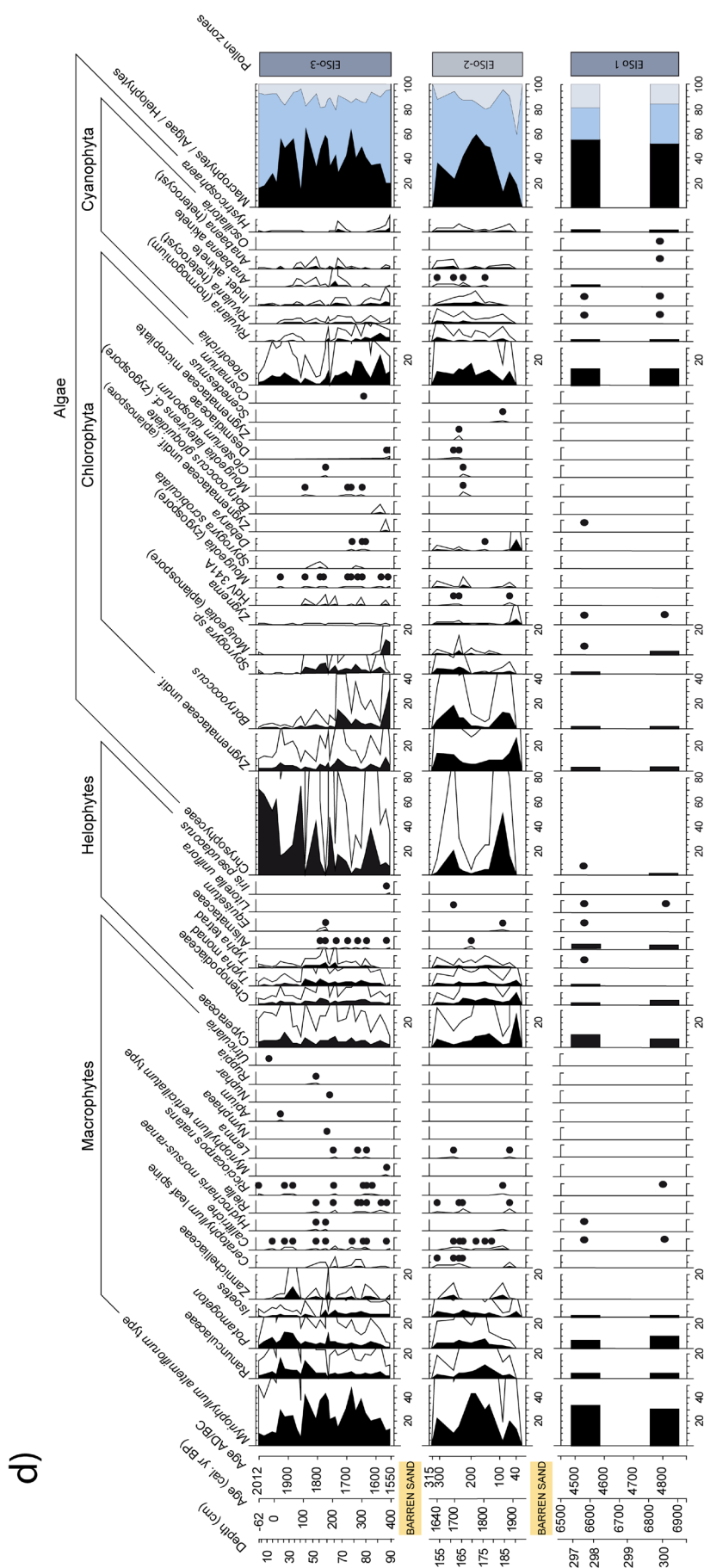


Fig.3.4. Palynological diagram of the ElSo core plotted against age (continued) d) Macrophytes, helophytes and algal remains.

landscape dominated by grasses and rockroses (*Halimium/Helianthemum* type). Locally, rockroses include psammophilous (*Halimium commutatum*, *H. halimifolium*) and pioneer (*H. halimifolium*) species on the windward side of mobile dunes (Zunzunegui *et al.*, 1997).

The development of the hydromorphic soil depicted by the ElSo-1 organic layer at ~6843-6540 cal. yr BP, is coeval with the Flandrian sea-level maximum, occurring locally at ~6900-6500 cal. yr BP (Zazo *et al.*, 1994). Higher sea levels translate into higher aquifer discharge levels, triggering a rise in the phreatic layer (Werner and Simmons, 2009). The end of the Flandrian transgression at ~6500 cal. yr BP, would have contributed to a decrease in the phreatic layer and prompted the mobilisation of sand (Fig. 3.6). Local dune expansion episodes have been attributed to the regional development of an aridity trend from ~5000 cal. yr BP (Fletcher *et al.*, 2007; Jiménez-Moreno *et al.*, 2015). Indeed, the ElSo-1 organic layer is topped by a 107-cm thick sand package, depositing at rates of 0.05-0.01 cm yr⁻¹ during ~4600 years (Figs. 3.4 and 3.6).

The subsequent organic layers ElSo-2 and ElSo-3, have a total thickness of 47 and 90 cm respectively. Their larger thickness, higher organic matter levels, higher accumulation rates, and the larger palynological concentration (Fig. 3.3), evidence the development of two wetland environments in more recent periods, at AD ~40 and AD ~1550, spanning ~275 and 462 years respectively (Figs. 3.4 and 3.5).

4.1.2 The first wetland phase (AD ~40-315)

The onset of the ElSo-2 organic layer is framed within the last centuries of the Ibero-Roman Humid Period (IRHP, 5th century BC - 5th

century AD). The IRHP is coincident with the most negative phases of the NAO, which result in intensified autumn and winter precipitation regimes in the South of the Iberian Peninsula (Ramos-Román *et al.*, 2016). Under moister circumstances with enhanced groundwater discharges and a higher phreatic layer, the expansion of a denser upland vegetation traps dunes, stabilising the geomorphological profile and allowing the development of hydromorphic soils (Dabrio *et al.*, 1996; Fig. 3.5).

The basal sample of the ElSo-2 organic layer shows very high percentages of *Halimium/Helianthemum* type (Fig. 3.4), pointing to the development of a rockrose formation on the windward side of a deflated dune. In this sample, upland and wetland palynomorph concentrations are comparable to those found in the ElSo-1 organic layer (Fig. 3.3), suggesting that the ElSo-2 wetland phase occurred after the development of a hydromorphic soil in a dune depression (Fig. 3.6). High percentages of *monte blanco* and *Juniperus*, likely the inland dune-crest species *Juniperus phoenicea* ssp. *turbinata*, indicates an undulating landscape. Sinuous dune landscapes in Doñana enhance water supply to the lower lying environments (Manzano *et al.*, 2002; Muñoz Reinoso and de Castro, 2005), promoting the emergence of water bodies (Fig. 3.1d).

Three wetland sub-phases wetland are identified in ElSo-2 after the development of the previous hydromorphic soil: AD ~50-100, AD ~100-250, and AD ~250-315. They are likely climatically-induced by changes in solar irradiation and NAO conditions (Fig. 3.5). The first wetland sub-phase (AD ~50-100) pictures a surrounding mobile substrate, as evidenced by the notable presence of indeterminate fungal

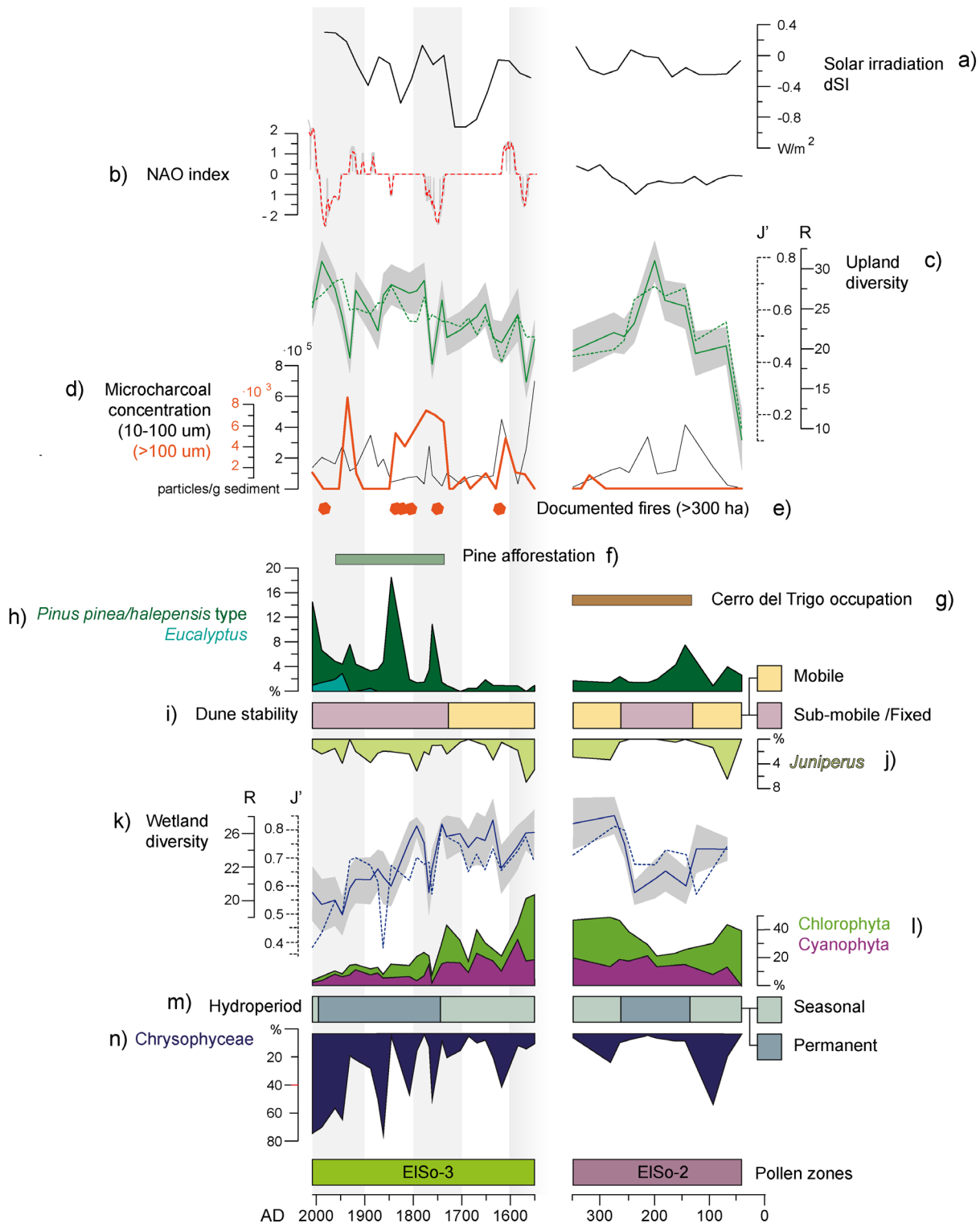


Fig. 3.5. Chronology of palaeoecological and palaeoclimate changes during the ElSo-2 and ElSo-3 wetland phases. a) Solar irradiation (Solanki *et al.*, 2004). b) NAO index (red dashed line from Trouet *et al.*, 2009; solid line from Olsen *et al.*, 2012). c) Upland palynological rarefaction (R) and Pielou's evenness index (J'). d) Microcharcoal concentrations (<100 μm and >100 μm). e) Documented fires of more than 300 ha (Sousa and García Murillo, 2005). f) Documented *Pinus pinea* afforestation (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015). g) Occupation of the Cerro del Trigo Roman fishing and salting factory (Campos *et al.*, 2002). h) Percentage records of *Pinus pinea/halepensis* type and *Eucalyptus* pollen. i) Inferred dune mobility at a landscape scale. j) Percentage record of *Juniperus* pollen. k) Wetland palynological rarefaction (R) and Pielou's evenness index (J'). l) Percentage records of Chlorophyta and Cyanophyta. m) Inferred hydroperiod for the ElSo wetland. n) Percentage record of Chrysophyceae.

spores, fungal hyphae and *Glomus* (Fig. 3.4). This first wetland sub-phase shows the co-occurrence of ecologically divergent algal taxa (Fig. 3.6): Chlorophyta-Cyanophyta (eutrophic habitats), and Chrysophyceae (oligotrophic, weakly buffered habitats), indicating a marked seasonal character. Eutrophic phases correspond to the waterlogged season, whereas oligotrophic conditions dominate during the desiccation process. The seasonal, temporary character of the first ElSo-2 wetland sub-phase is also supported by the presence of *Riella* (Cirujano, 1988).

The second ElSo-2 wetland sub-phase (AD ~100-250) is synchronous with a more negative NAO phase (Fig. 3.5). In this sub-phase, a decrease in the *monte blanco* is detected, while a development of the *monte negro* hygrophilous scrub (*Erica* type, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia*) together with the higher presence of evergreen *Quercus* and *Quercus* suber (Fig. 3.4) evidences a rise in the groundwater levels (Dabrio *et al.*, 1996). This change in the upland vegetation mirrors in the wetland environment. The proliferation of macrophytes commanded by *Myriophyllum alterniflorum* type, Ranunculaceae and *Potamogeton* together with the sharp decrease in Chrysophyceae and Chlorophyta point to the development of a permanent water table (Fig. 3.5).

During the last ElSo-2 wetland sub-phase (AD ~250-315), a reactivation of the dune systems is identified, likely linked to a more positive NAO mode (Fig. 3.5). The reactivation of the dune systems and the less humid conditions are evidenced by the larger importance of *Juniperus* and the *monte blanco* together with the decrease in the *monte negro* elements (Figs. 3.4 and 3.5). In addition, these changes in the

upland vegetation are, again, reflected in the wetland environment. The previous permanent water body returns to a seasonally contrasting stage. This is manifested by the co-concurrence of Chrysophyceae, Chlorophyta and *Riella* (Figs. 4 and 5).

Diversity estimates (palynological rarefaction and evenness) of both the upland and wetland palynological assemblages present similar curves. However, upland and wetland diversity dynamics display inverse trends (Fig. 3.5). Wetland palynological diversity presents higher values during the reconstructed seasonal wetland sub-phases (AD ~50-100 and AD ~100-250), while it shows lower values during the reconstructed permanent wetland sub-phase (AD ~250-315). Upland palynological diversity, on the contrary, peaks during the most humid period when the wetland was permanent (Fig. 3.5). On the one hand, wetland diversity responds favourably to seasonal inundation-desiccation cycles, as species of different ecological affinities could coexist in space and in time; while the more stable conditions of a permanent waterbody host taxa with similar ecological affinities. On the other hand, the diversity of the upland landscape is fostered under moister conditions, when the *monte negro* scrub is prominent and the substrate is stabilised (Fig. 3.4). In sum, both upland and wetland diversity trends are controlled by changes in groundwater supply linked to precipitation, and ultimately by the geomorphological configuration of the surrounding landscape, which defines the aquifer volume and recharge surface (Manzano *et al.*, 2002).

It is noteworthy that for most of the ElSo-2 timespan, the fishing-and-salting Roman factory of Cerro del Trigo (2nd-6th centuries

AD) was active (Fig. 3.5). This settlement was situated 10 km S of the ElSo wetland, near the Guadalquivir palaeoestuary (Campos *et al.*, 2002; Rodríguez Ramírez *et al.*, 2016). The maximum values of coprophilous fungi and a small rise in microcharcoal particles (>100 µm) detected during the last century of the zone ElSo-2 could indicate the intensification of the human pressure (Fig. 3.5). However, the lack of further evidence impedes a conclusion, as fire and grazing indicators could be influenced by both natural (higher fuel load triggering wildfires, and wild fauna) or anthropogenic causes.

4.1.3 The second wetland phase (AD ~1550-present)

The onset of the second wetland phase (ElSo-3) is associated to a wet period (AD 1580-1650, Rodrigo *et al.*, 1999). High percentages of *Juniperus*, *Glomus* and fungal hyphae evidence the existence of an undulating, mobile substrate at the onset of this second wetland phase, similar to the onset of the previous ElSo-2 wetland phase (Figs. 3.4, 3.5 and 3.6). However, the early ElSo-3 landscape displays an open character, with holm and cork oaks as the dominant trees, and pines as secondary elements.

The environmental dynamics showed during this second wetland phase are not only linked to climate (i.e. more humid conditions) but also to human activities (Fig. 3.5). The Doñana area has been managed as a hunting reserve since the 14th century AD (Granados, 1987; Sousa and García-Murillo, 2005). The intensification of animal husbandry and timber production for the Dukes of Medina Sidonia after AD 1628 marks a historical land-use change for the area (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015; Granados, 1987; Sousa and García-Murillo,

2005). The historical archives record increased elimination of forest cover and psammophilous species for thatching, which consequently exposed the sandy substrate (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015; García García, 2016). At this moment, *Pinus pinea* was only restricted to the southern tip of the Doñana spit barrier (García García, 2016; García-Murillo, unpub. data).

A pulse of enhanced westerlies under the arid and colder conditions of the first decades of the 18th century provoked the aeolian reactivation in Doñana (Costas *et al.*, 2012; Rodrigo *et al.*, 1999). To the east, on the Doñana spit barrier, an active dune system developed (Fig. 3.1b), whereas to the west of the DNP the undulating dune landscape was deflated (geomorphic units I-III; Fig. 3.1b). This regional-scale landscape smoothing is recorded in the ElSo sequence with a demise in *Juniperus* (Fig. 3.5), which colonises dune crests. Dune flattening and aeolian reactivation was also documented by contemporary chroniclers and state managers, as populations were concerned that the advancing dunes could bury the nearby human settlements (Granados, 1988).

This general concern that nearby populations had with the advancing dunes marked a tipping point in the management of Doñana. To address this concern, an extensive afforestation with *Pinus pinea* was commissioned to trap the advancing dunes since AD 1737, lasting until the second half of the 20th century (López Albacete, 2009). A rising trend in the percentages of *P. pinea* in the topmost part of the ElSo palynological record shows the importance of pines in the landscape in recent times (Fig. 3.5). Higher background values of *Juniperus* provide palaeoenvironmental support for the effectiveness of the pine afforestation in

dune fixation at a landscape scale, as recorded in documentary archives (Sousa *et al.*, 2005). However, fluctuations in *Pinus* and *Juniperus* records indicate local substrate dynamism linked to changes in solar insolation and in the NAO modes (Fig. 3.5). Solar-controlled dune movements and reshaping force continuous but spatially uneven physiographical rejuvenation, which in turn diversifies the Doñana landscapes (Muñoz Reinoso and García Novo, 2005). This translates as a positive trend in the estimates of upland palynological diversity spanning until nowadays (Fig. 3.5). Indeed, the secular coexistence of stabilised substrates to the west and of parallel trends of advancing dunes in the surroundings of the larger, permanent ponds is recorded in contemporary maps. The maps show modifications in shape and extension of the ponds as a consequence of dune advance (Sousa and García Murillo, 2005). These maps do not depict the ElSo pond until the 19th century (Sousa and García Murillo, 2005), which is striking given it is currently one of the larger wetlands in the area. Its absence in the early maps, hence, has to be related to the hydro-period of the wetland. Plausibly, cartographers interested in rangeland management and animal husbandry would have overlooked a wetland desiccating during the summer.

The ElSo-3 wetland phase has different sub-phases depending on the seasonal *versus* permanent features of the water body. The first ElSo-3 sub-phase shows an aquatic environment with a seasonal character from the onset of the wetland phase to the mid-18th century, displaying coexisting oligotrophic and eutrophic algal taxa, *Ceratophyllum* and *Riella* (Figs. 3.4 and 3.5). Diversity estimates remain stable during this first sub-phase.

A second ElSo-3 wetland sub-phase from AD ~1750 on, shows permanent conditions inferred from the large increase in the representation of the oligotrophic Chrysophyceae algae remains and the disappearance of meso-eutrophic algal taxa and *Riella* (Fig. 3.4). The wetland permanent conditions meant a simplification of the aquatic environment that translated into a decrease in the wetland diversity due to the extinction of the palynological signal of some helophytes (e.g. Alismataceae), macrophytes (e.g. *Riella*, *Ceratophyllum*) and algae (e.g. *Spyrogyra scrobiculata*, *Mougeotia latevirens*) associated with fluctuating, rather than permanent, environments (Fig. 3.4). The transition from a seasonal to a permanent wetland (Fig. 3.5) is coeval to the onset of pine afforestation in AD 1737 at Doñana (Sousa and García-Murillo, 2005).

The amelioration of the climate after the Little Ice Age, in the late 1800s, could have influenced the change in the land use detected in the ElSo palaeoecological record with the decrease in silvicultural practices and the plantation of *Eucalyptus* (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015; Figs. 3.4 and 3.5). In addition, lower coprophilous fungi values are noticeable in the most recent stages of the ElSo wetland. The lower values recorder in the coprophilous fungi record are synchronous with the declaration of the DNP in 1969 (Fig. 3.4), when human presence and animal husbandry in the Doñana area were strongly restricted (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015).

The urban development of Matalascañas and the establishment of intensive irrigated farming next to the DNP have controlled the ecological dynamics of Doñana for the last 50

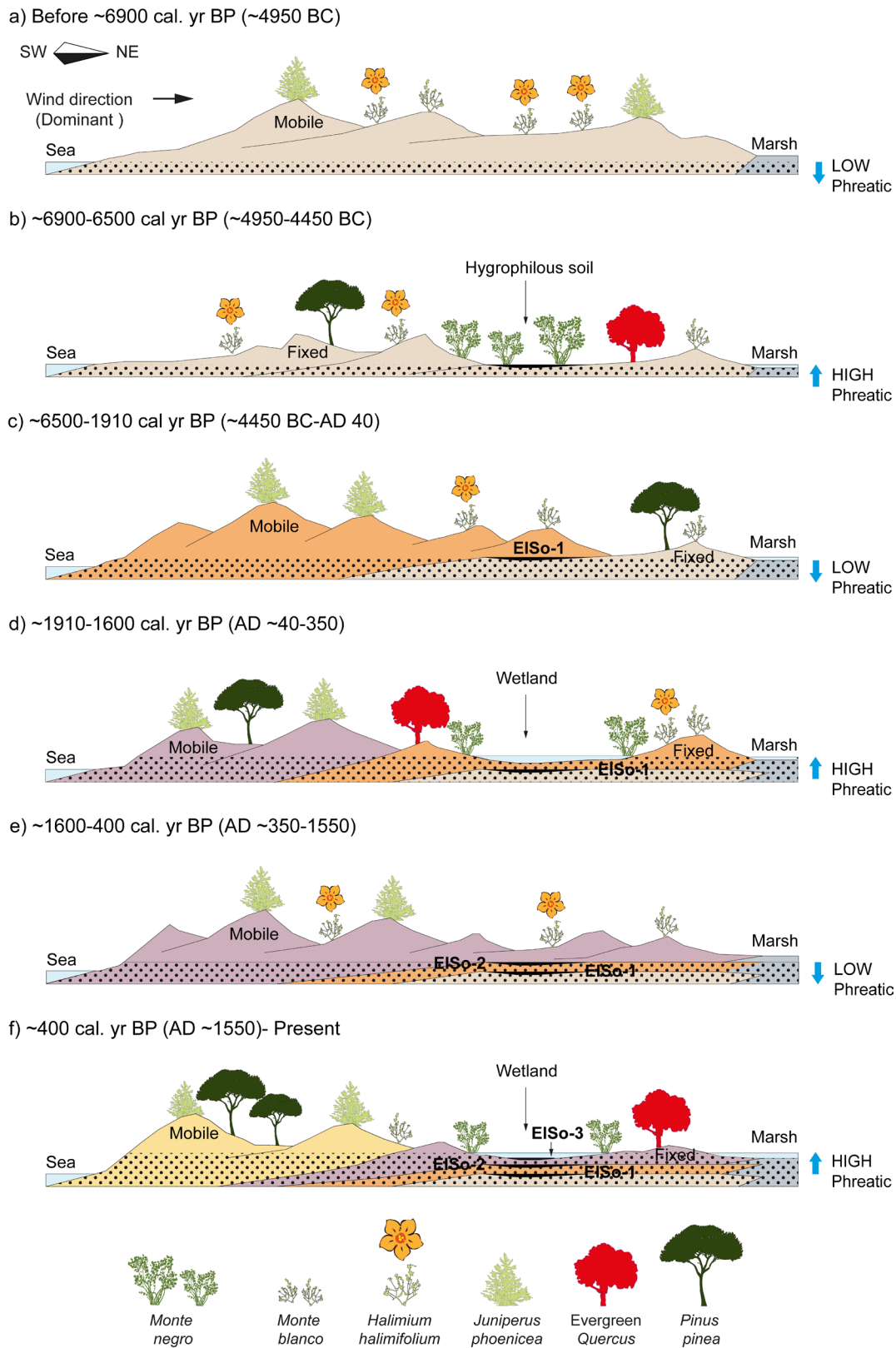


Fig. 3.6. Formation of the EISo sequence through time. The alternation of low and high phreatic levels through time affects the development of vegetation, impacting on dune mobility. Humid periods promote the development of denser vegetation, fixing the substrate and allowing the formation of hydrophilous soils (b) or wetlands (d, f). During drier periods, low phreatic levels hamper the development of vegetation, allowing dune mobility (a, c, e). The subsequent development of mobile aeolian systems buries the organic edaphic or wetland deposits (c, d). Colour code of the developing dune systems follows the aeolian geomorphic units of Fig. 1b.

years (Rodríguez and De Stefano, 2013). The anthropogenic activities rely on groundwater extraction, competing with the Guadalquivir marshes and surrounding wetlands for water (Muñoz Reinoso, 1996). Abusive, sometimes illegal, groundwater extraction (Rodríguez and De Stefano, 2013) superimposed to a decreasing precipitation trend (Rodrigo *et al.*, 1999) explain the general demise of the wetlands of Doñana. The most patent evidences of this demise are the disappearance of some of the larger ponds (e.g. Laguna del Brezo), the switch from a permanent to a temporary hydroperiod in other ponds (e.g. Laguna del Taraje, Laguna Dulce, Charco del Toro), and the general reduction in their size (Díaz-Paniagua and Aragonés, 2015; Serrano and Serrano, 1996; Sousa and García-Murillo, 2005). The two latter circumstances are the case of the ElSo wetland (Fig. 3.2), which accordingly shows wetland diversity minima during the last 50 years (Fig. 3.5).

4.2 Biogeographical and conservation remarks

4.2.1 On the autochthonous character of *Pinus pinea*

The naturalness of *Pinus pinea* in SW Iberia has been widely debated during the last decades (e.g. López Albacete, 2009; Martínez and Montero, 2004; Pérez Latorre *et al.*, 1999). Phytosociological floristic interpretations, supported on the general assumption that the present-day presence of *Pinus pinea* in SW Iberia derives from the 18th century afforestation (Rivas Martínez, 1987), have dominated the 20th century scientific literature (López Albacete, 2009). The ElSo palaeoecological record supports the occurrence of this species since the Mid-Holocene, much earlier than the

18th century plantations (Fig. 3.5). This agrees with the palaeoecological evidence in Doñana (Jiménez-Moreno *et al.*, 2015; Yll *et al.*, 2003; see LuCA palaeoecological record in Chapter 2) and the broader SW Iberia (e.g. Menéndez-Amor and Florschütz, 1964; López Sáez *et al.*, 2002; Stevenson, 1985, 1984; Stevenson and Harrison, 1992; Stevenson and Moore, 1988), supporting the presence of this species from, at least, the late Pleistocene. The ascription of *Pinus pinea/halepensis* type to *Pinus pinea* is supported by the coetaneous occurrence of *Pinus pinea* pinecones, bracts and seeds across the region (see Martínez and Montero, 2004 for review).

Palaeobotanical evidence endorses, thus, the autochthonous character of *Pinus pinea* in the sandy environments of SW Iberia. *Pinus pinea* relationship with substrate dynamism suggests its architect role locally. Its presence has been related to increasing landscape diversification, and thus a positive upland diversity response. However, to date, only the ElSo sequence provides enough resolution to assess the ecological role of this pine locally. Further palaeobotanical evidence is needed to define more precisely the role of this pine and whether natural *Pinus pinea* formations and pine afforestation can have a comparable ecological role.

4.2.2 On the critically endangered *Hydrocharis morsus-ranae* and *Ricciocarpos natans*

The populations of the critically endangered *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae, Magnoliophyta) and *Ricciocarpos natans* (Ricciaceae, Marchantiophyta) in the DNP represent relict populations at the edge of their distribution areas (Garilleti and Albertos, 2012;

Moreno, 2008). Both species have a wide distribution range, usually thriving in quiet waters under temperate climate. A demise in the Iberian populations during the 20th century has left a few isolated populations on the brink of extinction (Cirujano *et al.*, 1998; García Murillo *et al.*, 2000). Their distribution is so restricted in the Iberian Peninsula that doubts on their autochthonous character in the DNP have arisen in the last decade (DNP technical office, pers. comm.). Their presence along the ElSo sequence is proof of their naturalness in Doñana. Furthermore, botanical collections prove that populations have never been very abundant during the last century and that their emplacement has jumped between water bodies within the DNP (Cirujano *et al.*, 1998; García Murillo *et al.*, 2000). The exploration of more wetlands in the area will help in ascertaining their present distribution. That is, whether their sparse presence responds to a general regression or rather their occurrence has always been scant, following stepping-stone dynamics between ponds. This evidence will be able to inform the design of future conservation strategies for these endangered taxa.

4.2.3 Baseline conditions and conservation perspectives

The ElSo sequence evidences the capital role of substrate dynamism in the biodiversity dynamics of the area. Waterlogged environments form in the dune valleys, where hygrophilous soils or ponds develop depending of the position of the phreatic layer (Manzano, 2001; Muñoz Reinoso, 1996). In turn, the phreatic level is related to the groundwater stored in the dune aquifer whose volume depends on the size and shape of the dunes (Manzano *et al.*, 2002).

Wind is a major driver of the ecological dynamics of Doñana. Considering the inherent uncertainty of radiocarbon-based age-depth modelling, the lifespan of the ElSo organic layers (~303, ~275 and ~462 years; Fig. 3.3) seems to be tuned to the 200-400-year rhythmicity found by Zazo *et al.* (1994) in the evolution of the beach ridges of the Doñana spit barrier. This periodicity, attributed to sunspot cycles (Zazo *et al.*, 1994), has also been found in the Early to Mid-Holocene sequence from the Lucio de la Cancela de la Aulaga at the Doñana marshlands (see Chapter 2), pointing to enhanced westerlies episodes as major drivers of substrate dynamism (Costas *et al.*, 2012).

At a landscape scale, however, the impact of wind is not even. Dune development and movement, prompting physiographical rejuvenation, responds to local, variable factors (Rodríguez-Vidal *et al.*, 2014). The consequent landscape heterogeneity, promotes an environmental mosaicism in which ecologically different wetlands at different senescence stages coexist (Florencio *et al.*, 2014). Therefore, the Doñana substrate dynamism and geomorphological heterogeneity are the baseline.

Under the projected scenarios of global change (Barredo *et al.*, 2016), the ongoing aridification trend most likely will place the Doñana temporary pools in the brink of extinction. The future of Doñana's highly diverse and heterogeneous environments will then rely on the agreement between stakeholders to balance resource extraction, biodiversity conservation and adequate ecological restoration. To date, the ongoing, massive groundwater extraction, contributing in the same direction as global change, are accelerating the

rates of environmental degradation and wetland destruction. Proof of this degradation can already be found in the total desiccation of some of the formerly permanent ponds of the DNP (Díaz-Paniagua and Aragonés, 2015; Serrano and Serrano, 1996; Sousa and García-Murillo, 2005).

5. CONCLUSIONS

The global demise of temporary wetlands is a worldwide problem. In Europe, the highest concentration of seasonal wetlands is located in the Mediterranean area, with Doñana as a hotspot. In Doñana, both upland and wetland dynamics seem to be controlled by solar activity modulating wind regimes, hence affecting dune development and movement and, therefore, the lifespan of interdune hygrophilous environments.

Although wetland development depends on the sinuosity of the landscape, it relies on groundwater supply. This means that the alternation of arid and humid periods with the resulting landscape-scale creation and destruction of water bodies is a natural dynamic in the area. Therefore, the Doñana geomorphological diversity and dynamism is the baseline condition for these kind of environmental systems. It modulates water connectivity between upland and wetland environments and controls biodiversity trajectories. This dynamism has to be considered for management, conservation and restoration in Doñana in order to harmonize nature preservation and human exploitation under the current scenario of global change.

6. REFERENCES

- Barredo, I., Caudullo G., Dosio, A. 2016. Mediterranean habitat loss under future climate conditions: Assessing impacts on the Natura 2000 protected area network. *Applied Geography* 75, 83-92.
- Blaustein, L., Schwartz, S.S. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47 (4), 303-312.
- Camacho, A., Borja, C., Valero-Garcés, B., Sahuquillo, M., Cirujano, S., Soria, J.M, Rico, E., De La Hera, A., Santamans, A.C., García De Domingo, A., Chicote, A., Gosálvez, R.U. 2009. 3170* Lagunas y charcas temporales mediterráneas (*). In: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid.
- Campos, J.M., Gómez Toscano, A., Vidal, N.O., Pérez, J.A., Gómez, C. 2002. La factoría romana del Cerro del Trigo (Doñana, Almonte, Huelva). *Anuario arqueológico de Andalucía, 1999-III-1*, 330-348.
- Cirujano, S., Meco, A., García Murillo, P., Chirino Argenta, M. 2014. *Flora acuática española. Hidrófitos vasculares*. Ed. Gráficas Arias Montano. Madrid.
- Cirujano, S., Medina, L., García Murillo, P., Espinar J.L. 1998. *Ricciocarpos natans* (L.) Corda (Ricciaceae) en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 56 (2), 366-368.
- Cirujano, S., Montes, C., Martino, P., Enríquez, S., García Murillo, P. 1988. Contribución al estudio del género *Riella* Montype (Sphaerocarpales, Riellaceae). *Limnetica* 4, 41-50.
- Dabrio, C.J., Borja, F., Zazo, C., Boersma, J.R., Lario, J., Goy, J.L., Polo, M.P. 1996. Dunas eólicas y facies asociadas pleistocenas y holocenas en el acantilado del Asperillo (Huelva). *Geogaceta* 20 (5), 1089-1092.
- Daoud-Boattour, A., Muller, S.D., Ferchichi-Ben Jamaa, H., Ben Saad-Limam, S., Rhazi, L., Soulié-Märsche, I., Rouissi, M., Touatti, B., Ben Haj Jilani, I., Mokthar Gammar, A., Ghrabi-Gammar Z. 2011. Conservation of Mediterranean wetlands: Interest of historical approach. *Comptes Rendus Biologies* 334, 742-756.
- Díaz Paniagua, C., Aragonés, D. 2015. Permanent and temporary ponds in Doñana National Park (SW Spain) are threatened by desiccation. *Limnetica* 34 (2), 407-424.
- Díaz-Paniagua, C., Fernández Zamudio, M.R., Serrano Martin, L., Florencio Díaz, M., Gómez Rodríguez, C., Sousa, A., Sánchez Castillo, P., García-Murillo, P., Siljestrom, P. 2015. *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.

- Díaz-Paniagua, C., Fernández-Zamudio, R., Florencio, M., García-Murillo, P., Gómez-Rodríguez, C., Porthault, A., Serrano, L., Siljeström, P. 2010. Temporary ponds from the Doñana national park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica* 29, 41-58.
- Dimbleby, G.W. 1961. Soil pollen analysis. *European Journal of Soil Science* 12 (1), 1-10.
- Florencio, M., Serrano, L., Siljeström, P., Fernandez-Zamudio, R., Garcia-Murillo, P., Díaz-Paniagua, C. 2014. The influence of geomorphology on the composition of aquatic flora and fauna within a temporary pond network. *Limnetica* 33 (2), 327-340.
- García García, F. 2016. *Doñana en su historia*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- García-Murillo, P., Cirujano, S., Medina, L., Sousa, A. 2000. ¿Se extinguirá *Hydrocharis morsus-ranae* L. de la Península Ibérica? *Portugaliae Acta Biologica* 19, 149-158.
- García-Murillo, P., Bazo, E., Fernández Zamudio, R. 2014. The plants of Doñana National Park's marisma (Spain): a key element for conservation of an emblematic European wetland. *Ciencia UAT* 9 (1), 60-75.
- Garilleti, B., Albertos, B. (Coords.). 2012. *Atlas y Libro Rojo de los Briofitos amenazados de España*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- Gómez-Bagghetun, E., Reytez-García, V., Olsson, P., Montes, C. 2012. Traditional ecological knowledge and community resilience to environmental extremes: A case study in Doñana, SW Spain. *Global Environmental Change* 22 (3), 640-650.
- Granados, M. 1987. *Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana*. PhD Thesis. Universidad de Sevilla.
- Granados, M., Martín, A., García Novo, F. 1988. Long-term vegetation changes on the stabilized dunes of Doñana National Park (SW Spain). *Vegetatio* 75, 73-80.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Keeley, J.E., Zedler, P.H. 1998. Characterization and global distribution of vernal pools. In: Witham, C.W., Bauder, E.T., Belk, D., Ferren, W.R., Ornduff, R. *Ecology, Conservation and Management of Vernal Pool Ecosystems. Proceedings from a 1996 Conference*. California Native Plant Society. Sacramento.
- Kumar, R., McInnes, R.J., Everard, M., Gardner, R.C., Kulindwa, K.A.A., Wittmer, H., Infante Mata, D. 2017. *Integrating multiple wetland values into decision-making*. Ramsar Policy Brief No. 2. Ramsar Convention Secretariat. Gland.
- López Albacete I. 2009 *Vegetación del manto eólico de Doñana*. PhD Thesis. Universidad de Huelva.

- López-Sáez, J.A., López García, P., Martín Sánchez, M. 2002. Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake in South West Spain: protohistorical and prehistorical vegetation in Cádiz Bay. *Quaternary International* 93-94, 197-206.
- Manzano, M. 2001. Clasificación de los humedales de Doñana atendiendo a su funcionamiento hidrológico. *Hidrogeología y Recursos Hidráulicos*, 57-75.
- Manzano, M., Borja, F., Montes, C. 2002. Metodología de tipificación hidrológica de los humedales españoles con vistas a su valoración funcional y a su gestión. Aplicación a los humedales de Doñana. *Boletín Geológico y Minero* 113 (3), 313-330.
- Martínez, F. Montero, G. 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of South western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology* 175, 1-18.
- Médail, F., Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin, setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13, 1510-1513.
- Menéndez Amor, J., Florschütz F. 1973. Resultados del análisis paleobotánico de una capa de turba en las cercanías de Huelva (Andalucía). *Estudios Geológicos* 20, 183-186.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M., García-Antón, M., Zazo, C. 2011. Vegetation and environmental conditions in the Doñana Natural Park coastal area (SW Iberia) at the beginning of the last glacial cycle. *Quaternary Research* 75 (1), 205-212.
- Moreno, J.C. (Coord.). 2008. *Lista Roja 2008 de la flora vascular española. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid.
- Muñor-Reinoso, J.C., de Castro, F.J. 2005. Application of a statistical water-table model reveals connection between dunes and vegetation at Doñana. *Journal of Arid Environments* 60, 663-679.
- Muñoz Reinoso, J.C. 1996. Tipología de las descargas sobre arenas de la reserva biológica de Doñana. *Limnética* 12 (2), 51-63 .
- Muñoz-Reinoso, J.C., García Novo, F. 2005. Multiscale control of vegetation patterns: the case of Doñana (SW Spain). *Landscape Ecology* 20, 51-61.
- Olsen, J., Anderson, N.J., Knudsen, M.F. 2012. Variability of the North Atlantic Oscillation over the past 5200 years. *Nature Geosciences* 5, 808-812.
- Pérez Latorre, A.V., Galán de Mera, A., Cabezudo, B. 1999. Propuesta de aproximación sintáxonomica sobre las comunidades de gimnospermas de la provincia Bética (España). *Acta Botanica Malacitana* 24, 257-262.
- Ramos-Román, M.J., Jiménez-Moreno, G., Anderson, R.S., García-Alix, A., Toney, J.L., Jiménez-Espejo, F.J., Carrión, J.S. 2016. Centennial-scale vegetation and North Atlantic Oscillation changes during the Late Holocene in the southern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 143, 84-95.

- Rivas Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S., Valdés, E. 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2, 5-190.
- Rodrigo, F.S., Esteban Parra, M.J., Pozo Vazquez, D., Castro-Díez, Y. 1999. A 500 year precipitation record in Southern Spain. *International Journal of Climatology* 19, 1233-1253.
- Rodríguez Ramírez, A. 1997. *Geomorfología del Parque Nacional de Doñana y su Entorno*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid
- Rodríguez-Ramírez, A., Villarías-Robles, J.J.R., Pérez-Asensio, J.N., Santos, A., Morales, J.A., Celestino-Pérez, S., León, A., Santos-Arévalo, F.J. 2016. Geomorphological record of extreme wave events during Roman times in the Guadalquivir estuary (Gulf of Cádiz, SW Spain): An archaeological and palaeogeographical approach. *Geomorphology* 261, 103-118.
- Rodríguez-Vidal, J., Bardají, T., Zazo, C., Goy, J.L., Borja, F., Dabrio, C.J., Lario, J., L.M., Ruiz, F., Abad, M. 2014. Coastal dunes and marshes in Doñana National Park. In: Gutiérrez, F. and Gutiérrez, M., (Eds.), *Landscapes and landforms of Spain. World Geomorphological Landscapes*. Springer. Dordrecht.
- Rodríguez, J., De Stefano, L. 2013. Intensively irrigated agriculture in the north-west of Doñana. In: De Stefano, L., Llamas, M.R., (Eds.) *Water, Agriculture and the Environment in Spain: can we square the circle?* Taylor & Francis Group. London.
- Ruiz, F., Rodríguez-Vidal, J., Abad, M., Cáceres, L.M., Carretero, M., Pozo, M., Rodríguez-Llanes, J.M., Gómez-Toscano, F., Izquierdo, T., Font, E., Toscano, A. 2013. Sedimentological and geomorphological imprints of Holocene tsunamis in southwestern Spain: An approach to establish the recurrence period. *Geomorphology* 203, 97-104.
- Sánchez Castillo, P.M. 2015. Diversidad morfológica y estrategias reproductoras en algas filamentosas de las marismas y lagunas de Doñana. In: Díaz-Paniagua, C. (Coord.). *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Serrano, L., Serrano, L. 1996. Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management* 46, 229-238.
- Silva, J.P., Phillips, L., Jones, W., Eldridge, J., O'Hara, E. 2007. *LIFE III. LIFE and Europe's wetlands. Restoring a vital ecosystem*. Environment Directorate General. European Comission.
- Solanki, S.K., Usoskin, I.G., Kromer, B., Schülssler, M., Beer, J. 2004. Unusual activity of the Sun during recent decades compared to the previous 11,000 years. *Nature* 431, 1084-1087.

- Sousa Martín, A., García Barrón, L., Morales, J., García Murillo, P. 2006. Post-Little Ice Age warming and desiccation of the continental wetlands of the aeolian sheet in the Huelva region (SW Spain). *Limnetica* 25 (1-2), 57-70.
- Sousa Martín, A., García Murillo, P., Sahin, S., Morales, J., García Barrón, L. 2010. Wetland place names as indicators of manifestations of recent climate change in SW Spain (Doñana Natural Park). *Climatic Change* 100 (3), 525-557.
- Sousa, A., García-Murillo, P. 2005. *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Sousa, A., García-Murillo, P., Morales, J., and García-Barrón, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the coastal ponds in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66, 1508-1514.
- Sousa, A., Morales, J., Vetter, M., García-Barrón, L. 2015. Tendencias y Causas de los cambios a escala secular en las lagunas de Doñana. In: Díaz-Paniagua, C. (Coord.). *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Stevenson, A.C. 1984. Studies on the vegetational history of S.W. Spain. III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11, 527-551.
- Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of SW Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12, 293-314.
- Stevenson, A.C. Harrison, R.J. 1992. Ancient forests in Spain. A model for land-use and dry forest management in S.W. Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58, 227-247.
- Stevenson, A.C., Moore, P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV: Palynological investigations at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15, 339-361.
- Trouet, V., Esper, J., Graham, N. E., Baker, A., Scourse, J. D., Frank, D.C. 2009. Persistent positive North Atlantic Oscillation mode dominated the medieval climate anomaly. *Science* 324, 78-80.
- 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 International* 73-74, 29-46.
- Vegas-Vilarrúbia, T., Rull, V., Montoya, E., Safont, E. 2011. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics. *Quaternary Science Reviews* 30, 2361-2388.

- Werner, A.D., Simmons, C.T. 2009. Impact of Sea-Level Rise on Sea Water Intrusion in Coastal Aquifers. *Ground Water* 47, 197-204.
- Willis, K.J., Bailey, R.M., Bhagwat, S.A., Birks, H.J.B. 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 583-591.
- Yll, E.I., Zazo, C., Goy, J.L., Pérez-Obiol, R., Pantaleón-Cano, J., Civis, J., Dabrio, C., González, A., Borja, F., Soler, V., Lario, J., Luque, L., Sierro, F., González-Hernández, F.M., Lezine, A.M., Denèfle, M. Roure, J.M. 2003. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. In: Ruiz-Zapata B, (Ed.) *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares.
- Zazo, C., Goy, J.L., Somoza, L., Dabrio, C.J., Belluomini G., Impronta, S., Lario, J., Bardají, T., Silva, P.G. 1994. Holocene sequence of sea level fluctuations in relation to climatic trends in the Atlantic-Mediterranean linkage coast. *Journal of Coastal Research* 10 (4), 933-945.
- Zedler, J.B., Kercher, S. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environmental Resources* 30, 39-74.
- Zunzunegui, M., Barradas, M.C., García Novo, F. 1997. Autoecological notes of *Halimium halimifolium* at Doñana National Park. *Lagascalia* 19 (1-2), 725-736.

4

A palaeoecological approach to understanding the
past and present of Sierra Nevada, a Southwestern
European biodiversity hotspot



1. INTRODUCTION

Mediterranean-climate regions are hotspots of biodiversity (Myers *et al.*, 2000). The Mediterranean basin, in particular, is the most diverse and heterogeneous of the Mediterranean-climate hotspots (Médail and Quézel, 1997, 1999; Myers *et al.*, 2000). However, the spatial distribution of biodiversity in the Mediterranean basin is not even, mountains having played a key role in the basin's biodiversity accumulation and survival through time (Manzano *et al.*, 2017; Médail and Quézel, 1997, 1999). Altitudinally-controlled vegetation mountain belts provide niches for mediterranean, submediterranean and temperate taxa survival (Blanca, 2000), the belt boundaries being flexible to climate changes (Gabherr *et al.*, 2010; Nagy and Gabherr, 2009). The importance of Mediterranean mountain areas is not only linked to their biodiversity, they also provide many ecosystem services (Grêt-Regamey *et al.*, 2010; Körner, 2004; Meybeck *et al.*, 2001; Woodwell, 2004). Unfortunately, both the fragile mountain environments and their services are threatened due to the large anthropogenic pressure they experience (Díaz *et al.*, 2003)

Although Mediterranean mountainous environments are fragile, their sensitivity to long-term environmental variability is still understudied (Díaz *et al.*, 2003). Under the current global change scenario, conservation issues should consider long-term ecology approaches (Willis and Bhagwat, 2010; Willis *et al.*, 2007), and Mediterranean mountain environments provide the ideal setting to explore complex biological interactions and vegetation trends through time (Carrión *et al.*, 2002, 2007, 2010; Vogiatziakis, 2012).

The Sierra Nevada mountain range (S Iberia) is one of the highest ranges in Europe. Its heterogeneous geology, physiography and palaeoecological history are responsible for Sierra Nevada being the western Mediterranean most important biodiversity hotspot (Blanca, 2000; Lorite, 2016). It was declared a UNESCO Biosphere Reserve in 1986, a Natural Park in 1989, and a National Park in 1999 (Gómez-Ortiz *et al.*, 2005). Sierra Nevada houses ~30% of the Iberian and ~20% of the European flora, covering all European floristic elements and biotypes (Blanca, 2000; Blanco *et al.*, 2005;

Lorite, 2016). Therefore, Sierra Nevada is an ideal setting to understanding the effect that long-term environmental forcings have in the biodiverse Mediterranean mountain environments.

Here we present a high-resolution, multi-proxy palaeoecological reconstruction of the Laguna de la Mosca lacustrine site (2896 m asl) using palynological, charcoal, macroremains, magnetic susceptibility and grain size analyses. The aim of the environmental reconstruction of this paradigmatic Western Mediterranean mountain setting is to detect vegetation changes and explore the drivers triggering those changes in the Sierra Nevada mountains during the Holocene. This is of special interest to provide a palaeoecological explanation for the present-day complex and diverse Sierra Nevada landscape. Furthermore, the palaeoecological reconstruction of the vegetation assembly and succession during the well-known aridification trend detected in S Iberia during the Holocene (Anderson *et al.*, 2011; Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 2003, 2010) could be used as an analogous for the future response of mountain vegetation to the projected northwards expansion of the European Mediterranean climate area within the global change scenario.

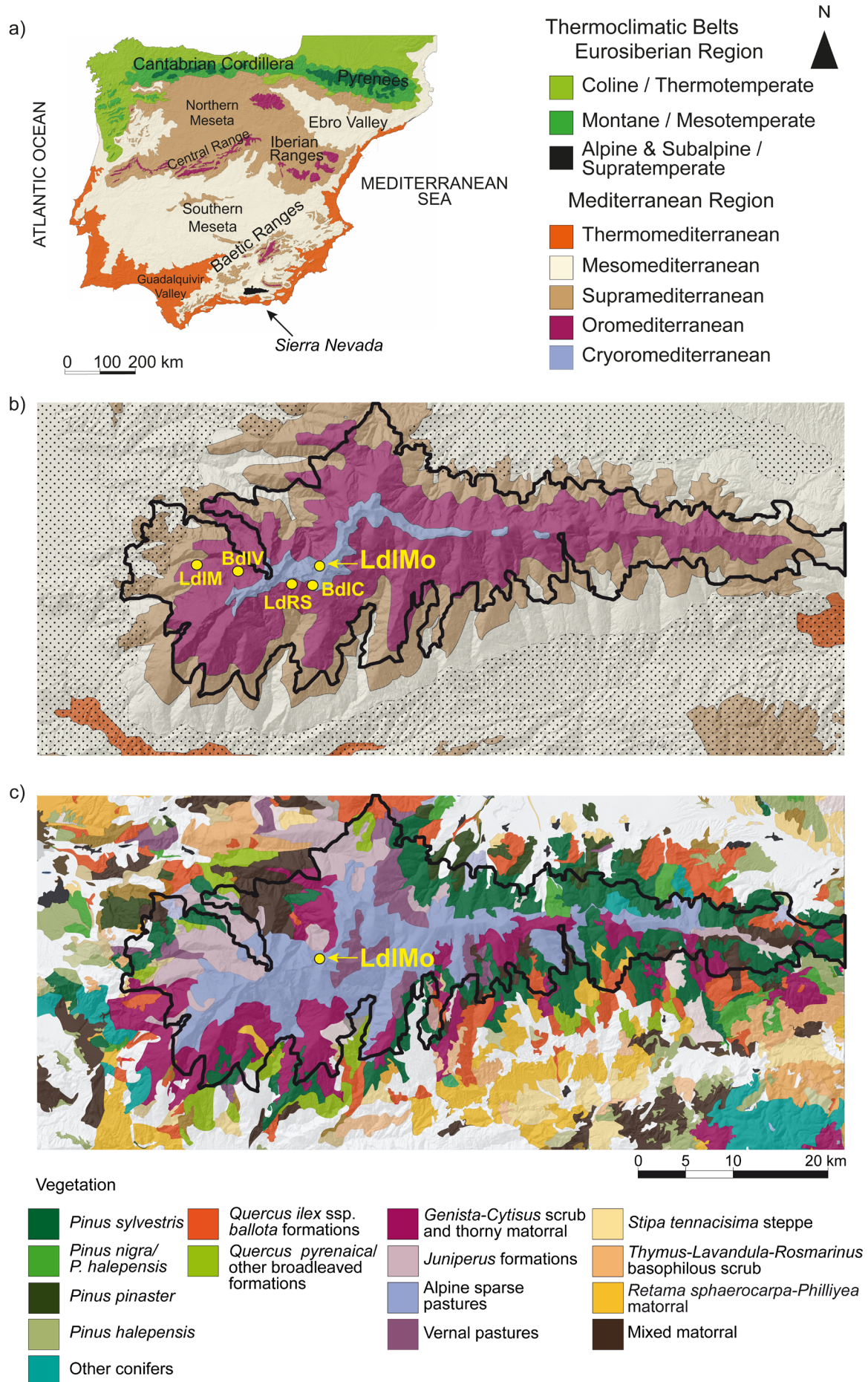
2. MATERIAL AND METHODS

2.1 Regional, physical and environmental setting

The Sierra Nevada mountains are located in the Baetic Ranges at the south-eastern corner of the Iberian Peninsula (Fig. 4.1a). Covering 90 km in length, Sierra Nevada runs E-W, parallel to the coast, housing the highest Iberian peaks. Metamorphic siliceous materials (micaschists) are dominant at the central part of the massif; while to the S and W, the massif is framed by calcareous materials such as limestone and dolomite (Delgado Calvo-Flores *et al.*, 2001; Fig. 4.1b). Sierra Nevada was extensively glaciated during the last glacial maximum (LGM), and evidence of glaciers spanning over 2000-2200 m asl and 2300-2400 m asl in the N and S faces of the mountains respectively, is found.

The vegetation in Sierra Nevada is distributed along an altitudinal gradient, and affected by the lithology (Molero Mesa *et al.*, 1992; Fig. 4.1c). On the detritic, alkaline Quaternary materials surrounding the massif, open *Pinus halepensis* woodlands with *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia* and *Retama sphaerocarpa* dominate the thermomediterranean belt (<700 m asl; Valle 1985, 2003). *Quercus ilex* ssp. *ballota* dominates the meso- and supramediterranean belts (700-1900 m asl), with an understorey of Cistaceae (*Cistus*, *Helianthemum*, *Fumana*) in the mesomediterranean belt, and of woody Lamiaceae (*Rosmarinus officinalis*, *Salvia*,

Fig. 4.1. Study area. a) Iberian thermoclimatic belts (after Manzano *et al.*, 2017). b) Sierra Nevada thermoclimatic belts, lithology (from Rams Sánchez, 2007 and Valle, 1985, 2003), shading indicates calcareous and dolomitic substrates, while blank areas indicate siliceous materials (after Delgado Calvo-Flores *et al.*, 2001 and Rams Sánchez, 2007). The coring site (LdlMo) and other Sierra Nevada palaeoenvironmental records discussed in the text are indicated, as well as the Sierra Nevada National Park boundary. c) Vegetation units of the Sierra Nevada area (modified from REDIAM, Red de Información Ambiental de Andalucía, and own data).



Thymus, *Teucrium*) in the supramediterranean one. Scattered stands of *Quercus faginea* ssp. *faginea* appear in the supramediterranean belt, sometimes with *Acer opalus* ssp. *granatense*. In the oromediterranean belt (>1800-1900 m asl), sparse pinelands of *Pinus sylvestris* ssp. *nevadensis* and *P. nigra* ssp. *salzmanii* alternate with a creeping scrub of *Juniperus sabina* and *J. communis* ssp. *hemisphaerica*, frequently as part of a thorny matorral. On dolomites, important in the western areas, edaphic restrictions hamper the development of forests. *Pinus pinaster* ssp. *acutisquama*-*Juniperus phoenicea*/oxycedrus assemblages dominate the landscape with *P. halepensis* taking over *P. pinaster* in the lower altitude, more thermic and xeric enclaves. Individuals of *P. nigra* ssp. *salzmanii* populate the higher elevation areas (Valle, 1985, 2003).

On siliceous substrates, the mesomediterranean belt (700-1500 m asl) is dominated by *Q. ilex* ssp. *ballota* and *Q. coccifera* (on arid enclaves) with an understorey of *R. sphaerocarpa*, *Cytisus fontanesii*, *C. grandiflorus*, and Cistaceae (*Cistus monspeliensis*, *C. salviifolius*). In the supramediterranean (1500-1900 m asl), the evergreen oak formations incorporate *Adenocarpus decorticans* in the understory. However, in altered sites a thorny matorral of *Cotoneaster granatensis*, *Berberis hispanica*, *Crataegus monogyna*, *Prunus ramburii*, and *Rosa* sp. become abundant. Scattered within this vegetation belt, *Quercus pyrenaica* groves mark the timberline, sometimes enriched by *Sorbus aria*, *Acer opalus* ssp. *granatense* and *Fraxinus angustifolia*, and more rarely with *Betula pendula* ssp. *fontqueri* and *Salix caprea* (Valle, 1985, 2003). The treeless oromediterranean belt (2700-3000 m asl) is covered by pastures

as well as prostrated and cushion-like shrubs. It is noteworthy the *Genista versicolor*-*Juniperus communis* ssp. *nana* community, and the sparse scrub in altered and pronounced slopes dominated by woody Brassicaceae (*Hormatophylla spinosa*, *Vella spinosa*), *Arenaria pungens* ssp. *pungens*, *Reseda complicata* and *Sideritis glacialis* (Valle, 1985, 2003). Patchy waterlogged pastures (*borreguiles*) develop in small depressions and over impermeable soils. They are dominated by mosses and sedges and incorporate many singular floristic elements like *Plantago nivalis*, *Aconitum nevadensis* or *Potentilla nevadensis* (Lorite *et al.*, 2003). The highest altitudes, comprised in the cryoromediterranean belt (>2700-3000 m), are vegetated by sparse pastures of great floristic endemism (*Festuca clementei*, *Nevadensia purpurea*, *Leontodon boryi*, *Viola crassiuscula*, *Herniaria boissieri*, *A. pungens* ssp. *pungens*, *A. tetraquetra*, *Linaria glacialis*; Fernández-Calzada, 2007; Fernández-Calzada and Molero Mesa, 2011).

2.2 Sediment sampling

Linked to the past glacial history of Sierra Nevada, around 42 permanent lakes are found over 2600 m asl. One of them is the Laguna de la Mosca (LdlMo, 2889 m asl, 37° 3.58' N, 3° 18.88' W; Fig. 4.1), a small lake with a maximum depth of 3.4 m, a surface of 0.48 ha, and a drainage area of 39.7 ha. LdlMo is located in the foot of the north-facing Mulhacén cirque on metamorphic micaschists (Fig. 4.1). The lake sits above the modern treeline, in the cryoromediterranean belt (Fig. 4.1). Two sediment cores were retrieved from the lake bottom using a floating platform in September 2013. A 190-cm long sediment core was collected using a Livingston corer. As the top 15 cm of the sediment core showed sediment

mixing, a short core of 20 cm was sampled using a universal corer (Aquatic Research Inc.).

2.3 Palaeoecological analyses and radiocarbon dating

Sixteen samples from the long sediment core were selected for AMS radiocarbon dating, and one sample from the short core for ICP-MS Plutonium dating (Table 4.1). Radiocarbon dates were calibrated with the IntCal13.14C calibration curve (Reimer *et al.*, 2013) and used together with the Pu date and AD 2013 as the top of the sequence to build an age-depth model (Fig. 4.2) by linear interpolation using the Clam.R software (Blaaw, 2010). Six radiocarbon dates were considered reversals and not included in the model. The composite sequence was built based on the coherence of the age-depth model. An overlapping section of 3 cm was discarded from the long core.

Magnetic susceptibility (MS) was measured using a Bartington MS2E meter with readings every 5 mm in the long core. No MS measurements were obtained from the short core. **Organic matter** (OM) and **grain size distribution** were analysed in 44 samples. OM content was measured after combustion at 450 °C for 4 hours (Davies, 1974). Grain size distribution was obtained using a Coulter LS230 laser diffraction particle size analyser after the pre-treatment of the samples with Calgon and water, as well as mixing in an ultrasonic bath.

Palynological analysis was performed every 2.5 cm on 0.5 cm-thick samples (75 samples) in the long core, and every cm on 0.5 cm-thick samples in the short core (15 samples). Samples were processed according to Moore *et al.* (1991), including density separation

following Erdtman (1979). *Lycopodium* tablets were added to the samples at the onset of the process in order to calculate concentrations (Stockmarr, 1971). Palynological counting and identification ($\times 400$ -1000 magnification) were assisted by the Universidad de Murcia's palynological reference collection, as well as keys and atlases (Díez *et al.*, 1987; Faegri and Iversen, 1989; Moore *et al.*, 1991; Reille, 1992, 1995; Sáenz Laín, 1982). Vascular plant taxonomy follows Flora Iberica (www.floraiberica.es). Non-pollen palynomorphs (NPP) nomenclature follows van Geel (2001). The pollen sum consisted in of a minimum of 200 (average of 285) upland pollen grains (trees, shrubs and herbs). Due to the local presence of woody Brassicaceae (*Hormatophylla spinosa* and *Vella spinosa*), Brassicaceae taxa were considered shrubs rather than herbs. Percentages of all taxa were calculated on the basis of this pollen sum. **Microcharcoal** particles were counted on the palynological slides following Finsinger *et al.* (2004) and Mooney and Tinner (2010). The pollen diagram was zoned in four zones using Cavalli-Sforza chord distance based CONISS analysis. Only taxa with percentages >5% were included in the analysis. Zonation analysis and diagram plotting were performed using Tilia (Grimm, 1991).

Arthropod, seed and charcoal **macroremains** were extracted in 160 samples after deflocculating 1 cm³ of sediment in Na₄P₂O₇ and sieving through 250 and 125 µm meshes. Counting and identification were performed at $\times 25$ -50 magnification. No macroremains were recovered in the top 5 cm.

Table 4.1. LdlMo Plutonium and radiocarbon dates.

Laboratory Code	Depth (cm)	Method	Age (yr BP)	Calibrated age (cal. yr BP)**	Median age (cal. yr BP)
	Surface	Present	-63 (AD 2013)		-63
	3,75	Plutonium	-13 (AD 1963)		-13
D-AMS 005126	25	14C	1700 ± 29	1545-1696	1602
D-AMS 005127	33	14C	2003 ± 21	1898-1994	1953
D-AMS 004807	40.5	14C	906 ± 28	745-913	842**
D-AMS 005128	44.5	14C	3747 ± 30	3986-4161	4109
D-AMS 005129	51	14C	2375 ± 34	2337-2605	2405**
D-AMS 005130	66	14C	4153 ± 31	4578-4826	4698
D-AMS 005131	77	14C	29,671 ± 245	28,506-29,247	28,876**
D-AMS 005132	82	14C	6275 ± 40	7027-7113	7211
D-AMS 005133	84	14C	5256 ± 36	5928-6178	6019**
D-AMS 005134	90.5	14C	6229 ± 42	7008-7255	7155**
D-AMS 004379	127.5	14C	6910 ± 34	7674-7825	7736
D-AMS 004380	136	14C	6785 ± 43	7576-7683	7632
D-AMS 004381	154	14C	6548 ± 31	7422-7551	7456
D-AMS 004382	165	14C	6791 ± 41	7579-7684	7635
D-AMS 004383	181	14C	7403 ± 36	8168-8332	8250
D-AMS 004384	182	14C	7334 ± 38	8023-8284	8125

*Reimer *et al.* (2013), 95% confidence intervals. **Excluded from the age model.

3. RESULTS

3.1 Sediment accumulation rates and magnetic susceptibility record

According to the age-depth model, the LdlMo sediments started to accumulate at ~8.4 cal. kyr BP (Fig. 4.2). Sediment accumulation rates (SAR) are highest before ~7.3 cal. kyr BP (82 cm), with an overall decreasing trend afterwards. The MS record shows high variability throughout the whole sequence (Fig. 4.2).

3.2 Palaeoecological record

The **zone LdlMo-1** (~8.4-7.3 cal. kyr BP; 189-94 cm) shows the largest arboreal percentages for the whole record (Fig. 4.3). It registers the

largest presence of *Pinus sylvestris/nigra* type (up to 60%), *Pinus halepensis/pinea* type, *Pinus pinaster* and *Betula*. Shrubs present low values, with *Juniperus* and *Cytisus/Genista* type as the most important shrubby types. Poaceae dominates the herbaceous assemblage, which also shows a notorious presence of Caryophyllaceae with recurring peaks in the percentages of *Herniaria* and *Spergularia* (Fig. 4.3). Cyperaceae and *Botrychium lunaria* are the most abundant types of the hygro-hydrophyte component, which is poorly developed (Fig. 4.3). The percentages of Zygnemataceae, and the concentrations of *Daphnia* eggs and seeds are fluctuant. The macro- and microcharcoal influx records show see-saw patterns (Fig. 4.3). The onset of LdlMo-1 is characterised

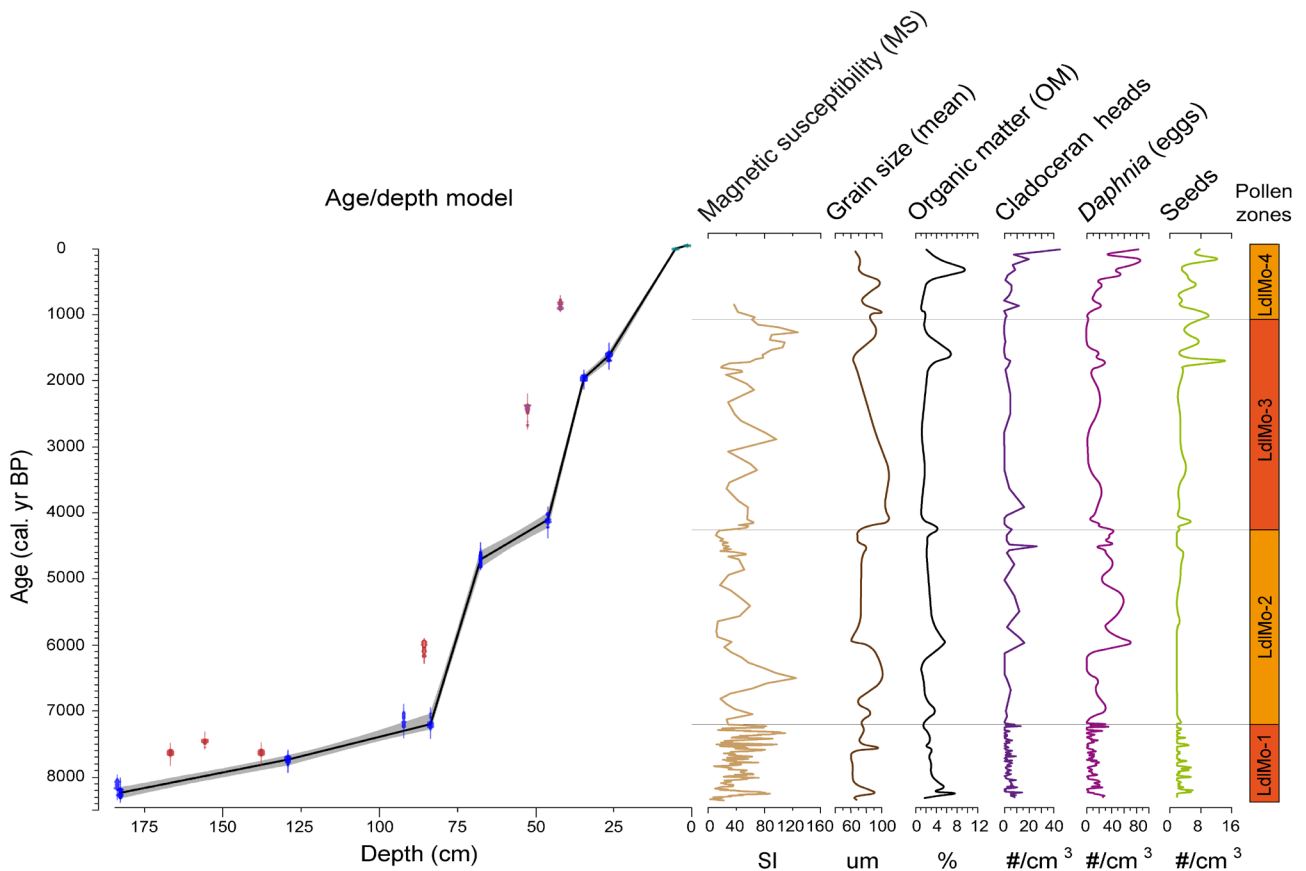


Fig. 4.2. Age-depth model of the LdlMo lacustrine core. Records of magnetic susceptibility, grain size mean, organic matter content, cladoceran heads, *Daphnia* eggs and seed concentration are also included.

by a rise in mean grain size, reaching 65 μm . This is coeval to a peak in OM that precedes a progressive decrease spanning to the top of the zone (Fig. 4.2).

The **zone LdlMo-2** (~7.3-4.2 cal. kyr BP; 94-49 cm) is characterised by landscape stability. *Pinus* and *Quercus* percentages remain constant, ~25% and 5-10% respectively, whereas *Quercus suber* displays the largest values in the whole record (Fig. 4.3). This zone shows the vanishing of the pollen signal of mesophytic taxa such as *Castanea* (at ~7 cal. kyr BP), *Corylus* (at ~5 cal. kyr BP) and *Betula* (at ~4.5 cal. kyr BP). *Cytisus/Genista* type percentages show decreasing values coeval to the increasing values of the *Juniperus*-Brassicaceae assemblage (Fig. 4.3). The herbaceous component shows

increasing values, commanded by Poaceae, Caryophyllaceae and *Herniaria*, together with Chenopodiaceae, Ranunculaceae and *Artemisia* (Fig. 4.3). The microcharcoal influx record displays low, constant values contrasting with the oscillating values displayed by the macrocharcoal influx record. However, the top of the zone shows a peak in the microcharcoal influx (Fig. 4.3). Lacustrine vegetation is better represented in this zone than in the previous one, with larger values of Cyperaceae, Alismataceae and *Potamogeton* (Fig. 4.3). The upland vegetation stability contrasts with the algal fluctuations. Zygnemataceae peaks are coeval with those in Chrysophyceae, *Anabaena* and Cladoceran heads (Figs. 4.2 and 4.3). Grain size and OM records also show fluctuating values (Fig. 4.2).

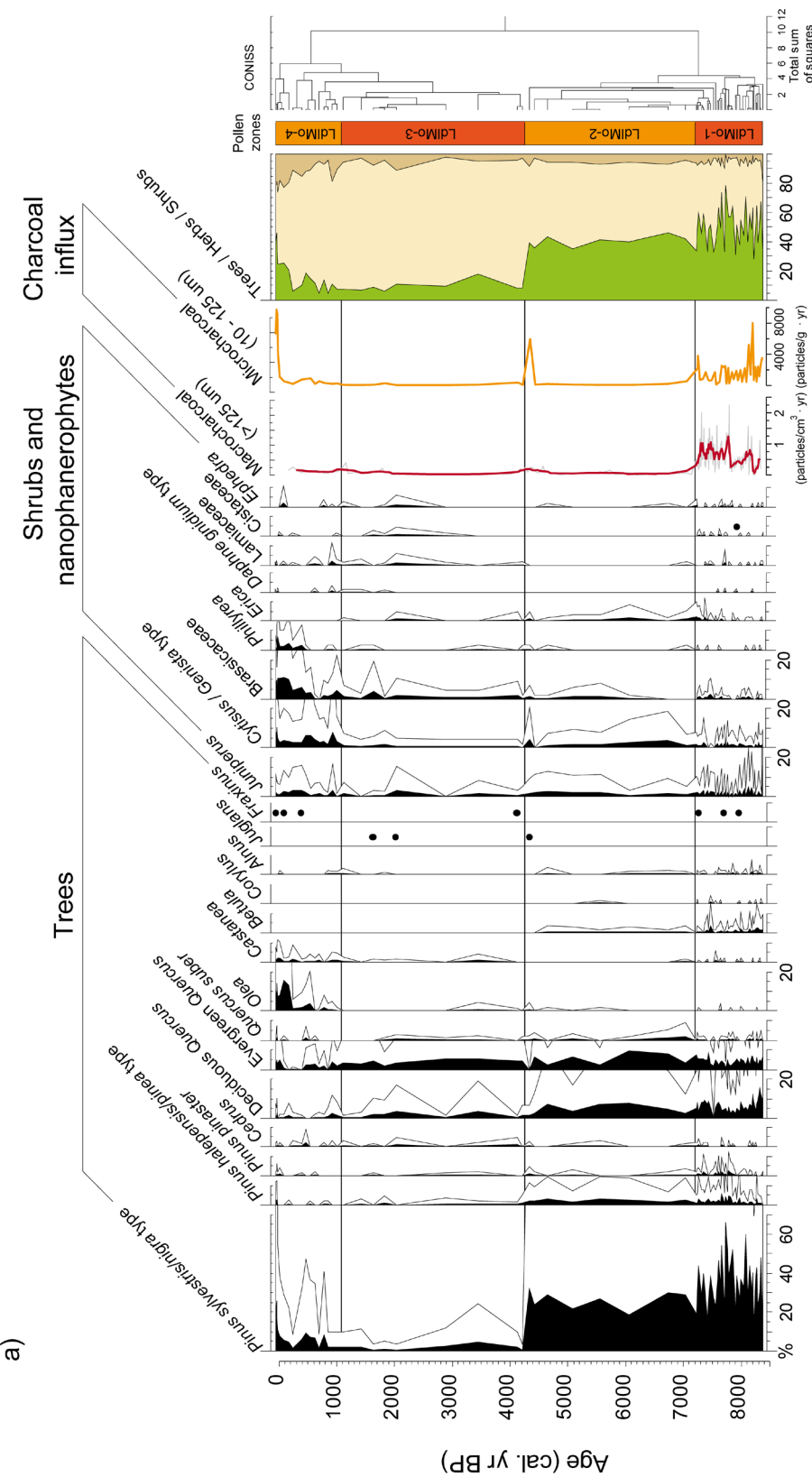


Fig. 4.3. Palynological (selected taxa) and charcoal diagram of the LdlMo lacustrine core plotted in age. a) Trees, shrubs, nanophanerophytes and charcoal influx. Exaggeration curves (x5) are plotted in white. The complete palynological diagram is available in Supplementary information 1.

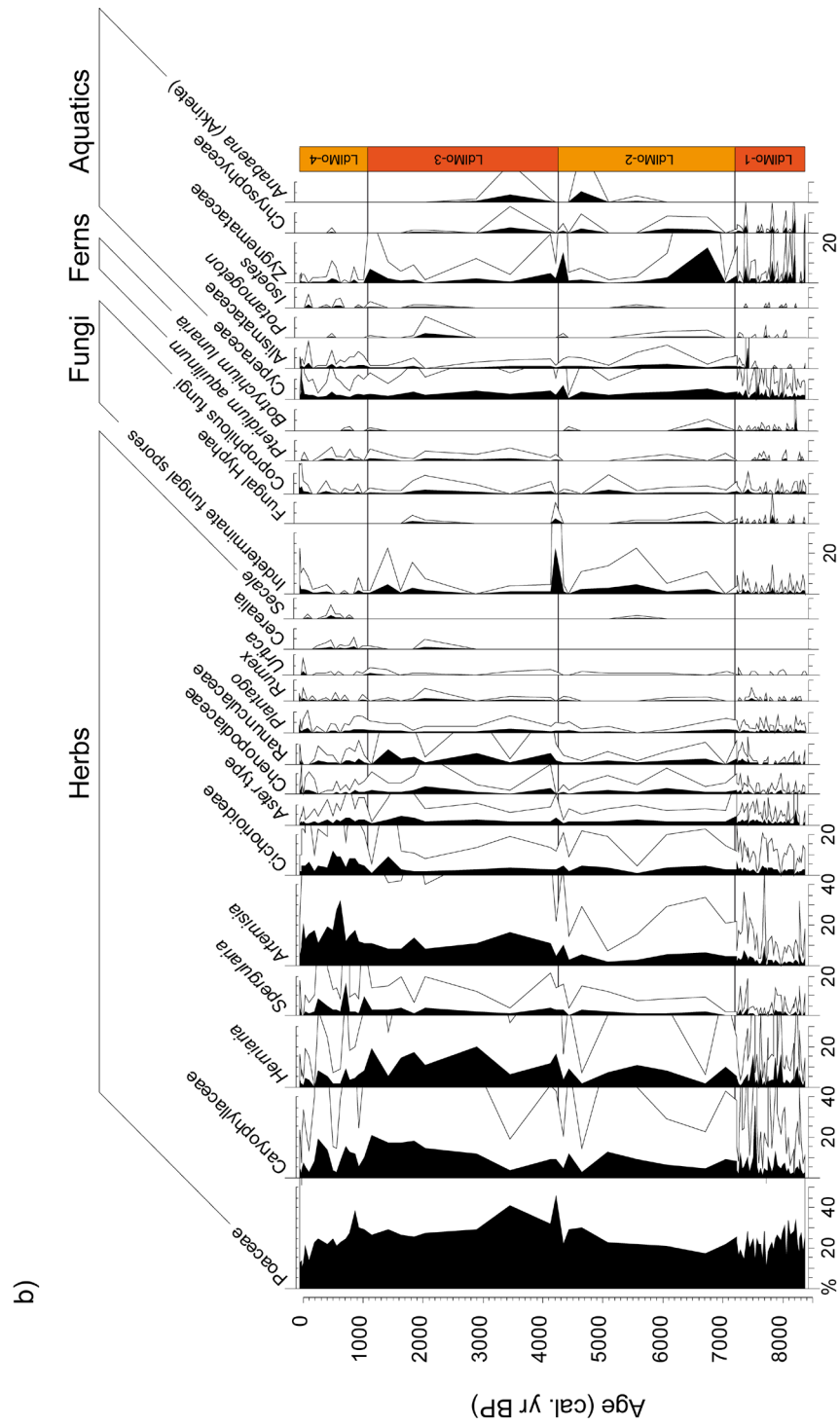


Fig. 4.3. Palynological (selected taxa) and charcoal diagram of the LdlMo lacustrine core plotted in age (continued). b) Herbs, fungi, ferns and aquatic taxa.

The **zone LdlMo-3** (~4.2-1.1 cal. kyr BP; 49-18 cm) shows low arboreal percentages, with a significant decrease in the values of *P. sylvestris/nigra* type, *P. halepensis/pinea* type and deciduous *Quercus* (Fig. 4.3). However, evergreen *Quercus* show similar values than in the previous zone. *Quercus suber* disappears at ~1.8 cal. kyr BP. *Juniperus*, *Cytisus/Genista* type and Brassicaceae are the most represented shrubby taxa. Mediterranean thermophytes and draught-tolerant taxa (*Phillyrea*, Lamiaceae, *Ephedra fragilis* type, *Daphne gnidium* type and Cistaceae) are more prevalent from ~3 cal. kyr BP onwards (Fig. 4.3). Poaceae dominates the herbaceous component, peaking at the onset of the zone and slowing decreasing its values while Caryophyllaceae percentages increase. *Artemisia* becomes frequent in this zone, with average values of ~10%. Other herbaceous types such as Cichorioideae, *Aster* type, Chenopodiaceae and Ranunculaceae are also more prevalent. The wetland assemblage (e.g. Cyperaceae, *Pteridium aquilinum* and scattered occurrences of *Potamogeton*, *Anabaena* and Zygnemataceae) lower its importance (Fig. 4.3). Micro- and macrocharcoal influxes are low, the latter slightly increasing its values from ~2 cal. kyr BP, when a larger presence of seeds has also been detected (Fig. 4.3). Grain size distribution and OM content show two distinct episodes. Between ~4.2 and ~2.8 cal. kyr BP, grain size increases from 71 to 85 μm and OM from 1 to 2%. Grain size, then, exhibits a gradual decrease followed by another steep rise near the top of the zone (~1.7 cal. kyr BP), when OM rises from 1 to 8% (Fig. 4.2). w

The **zone LdlMo-4** (< ~1.1 cal. kyr BP; 18-0 cm) shows an increase in arboreal pollen, mainly due to *Pinus sylvestris/nigra* type, *Olea* and *Castanea* (Fig. 4.3). Alpine (*Juniperus*,

Cytisus/Genista type and Brassicaceae) and thermophytic taxa (*Phillyrea*) also present increasing values. The most prominent feature of the herbaceous stratum in this zone is the see-saw pattern presented by the Caryophyllaceae-*Herniaria-Spergularia* assemblage, which is opposite to the pattern displayed by *Artemisia*. Deciduous *Quercus* vs. evergreen *Quercus/Quercus suber* also present alternating peak patterns (Fig. 4.3). Cerealia and *Secale* are recorded in this zone. Wetland taxa are represented by Cyperaceae, Alismataceae, *Isoetes* and the local presence of seeds (Figs. 4.2 and 3). Invertebrate remains show an increasing trend towards the top of the core, with coprophilous fungi following the same trend. Macro- and microcharcoal influx records show low values, the latter increasing abruptly in recent decades (Fig. 4.3). Grain size distribution and OM content present fluctuating values (Fig. 4.2).

4. DISCUSSION

Lacustrine sedimentation and peat accumulation in Sierra Nevada started during the Holocene with the melting of the snow. This is reflected in the oldest dates of available palaeoarchives in the area, which follow three chronological patterns of accretion likely connected with climate events. The accumulation of lacustrine sediments in the south facing of the mountain massif, exemplified by the LdRS record (3020 m asl, Fig. 4.1), started at ~11.5 cal. kyr BP, the Holocene onset (Anderson *et al.*, 2011). However, peat formation in the north facing of Sierra Nevada, as shown by the BdlV record (2945 m asl, Fig. 4.1) started at ~8.2 cal. kyr BP (Jiménez-Moreno and Anderson, 2012). The

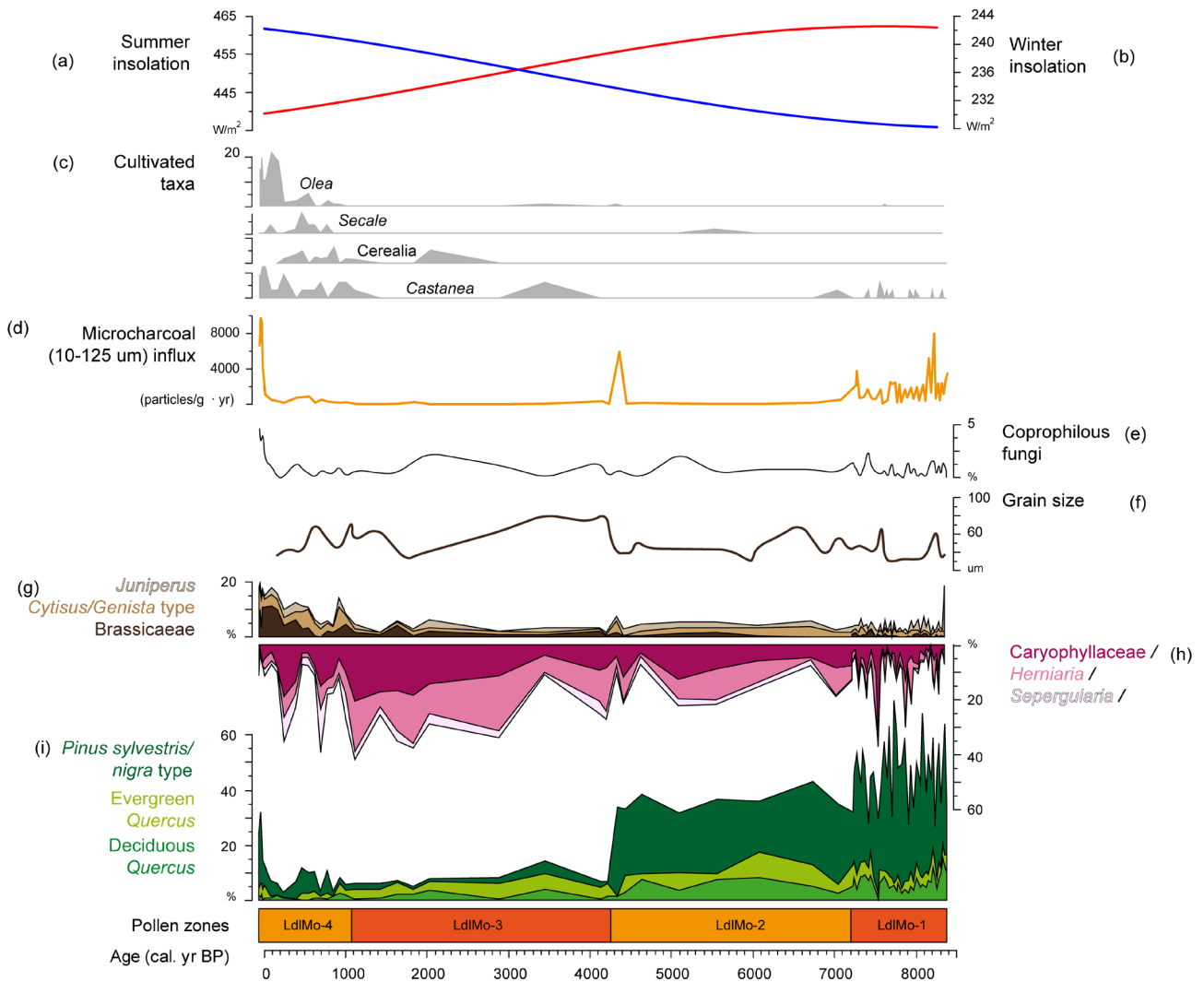


Fig. 4.4. Chronology of the Holocene landscape changes in Sierra Nevada after the LdlMo palaeoecological analysis. a) and b) Summer and winter insolation at 37°N (Laskar *et al.*, 2004). c) Percentage curves of likely cultivated taxa. d) Microcharcoal (10–125 µm) influx. e) Coprophilous fungi (%), f) Grain size. Percentage curves of: g) subalpine scrub (Brassicaceae, *Cytisus/Genista* type and *Juniperus*), h) cryomediterranean pastures (*Caryophyllaceae*, *Herniaria* and *Spergularia*), and i) deciduous and evergreen *Quercus* and *Pinus sylvestris/nigra* type.

LdlMo (this study, 2889 m asl, Fig. 4.1) is in the northern slope of the massif, and the timing of the beginning of the lacustrine sediment accumulation agrees with the previously observed trend in peat accumulation in BdlV, as the oldest sediments date back to ~8.4 cal. kyr BP. After the complete deglaciation during the Early Holocene and the retraction of the permanent snowline, high sediment and peat accumulation rates show a large environmental

dynamism and the prevalence of wet conditions for peat formation, respectively. It is likely that, as reconstructed for the BdlV record, the LdlMo basin was formerly occupied by permanent snow, and it was just when the snow disappeared that environmental archives started to accumulate sediments and/or peat (Jiménez-Moreno and Anderson, 2012). A third chronology for the onset of available deposits is detected in both, northern and southern slopes of Sierra Nevada.

The south facing BdlC record (2992 m asl, Fig. 4.1) shows peat accumulation from ~4.5 cal. kyr BP (Ramos-Román *et al.*, 2016), while the north facing LdlM record (2497 m asl, Fig. 4.1) presents lacustrine sedimentation from ~4.1 cal. kyr BP (Jiménez-Moreno *et al.*, 2013).

4.1 Long-term vegetation response to environmental change

4.1.1 A wet Early Holocene with increased seasonality and aridity pulses (~8.4-7.3 cal. kyr BP): the importance of high-altitude *Pinus* forests

The maximum extension of pinewoods in Sierra Nevada is documented by the notable presence of *Pinus sylvestris/nigra* type during the Early Holocene in the LdRS and BdlV records (Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno and Anderson, 2012), a picture also reconstructed in LdlMo (Figs. 4.3 and 4.4). The occurrence of these high-altitude pine forests evidences the Holocene highest elevation of the subalpine treeline in Sierra Nevada. The treeline is sensitive to the length of the growing season, hence to temperature. It is likely that increased seasonality during the Early Holocene favoured the development of pine forests in many Southern Iberian landscapes (Anderson *et al.*, 2011; Gil-Romera *et al.*, 2010). However, the picture is far from stable. The high-resolution reconstruction of the LdlMo evidences centennial-scale aridity spells inferred by fluctuations in the *Pinus*-cryoxerophilous highland vegetation assemblage (Fig. 4.4). Centennial-scale altitudinal displacements of the treeline are observed by the contrasting patterns of *P. sylvestris/nigra* type and Caryophyllaceae

(likely the cryoxerophilous *Arenaria tetraquetra* and *A. pungens*), *Herniaria* (likely the endemic *H. boissieri*) and *Spergularia* (Fig. 4.4). During arid pulses, decreasing winter snowpack would have allowed the upward availability of uncovered soils, as reflected by changes in the grain size distribution (Fig. 4.2), triggering the expansion of cryoxerophilous vegetation. Contrastingly, humid periods would have allowed the survival of the permanent snow cover for longer periods, hampering the upslope expansion of the cryoxerophilous pastures and cushion-like scrub.

Mediterranean pinelands (*P. pineal halepensis* type and *P. pinaster*) occupied the lowlands; while, both evergreen and deciduous *Quercus* seem to have played a role in the midlands, occupying an ecotonal position bridging the lowland and mountain pinelands (Figs. 4.3 and 4.4). Mesophilous trees (e.g. *Betula*, *Alnus*, *Corylus* and *Castanea*) probably concentrated in riparian enclaves, and they show an important representation in zone LdlMo-1 (Fig. 4.3). These riparian trees seem to have tolerated the aridity fluctuations within the overall wet period. A significant part of the water source in the Sierra Nevada mid- and lowlands derives from groundwater discharges (Fernández Escalante *et al.*, 2006). Summer melting and superficial runoff in the upper Sierra Nevada mountains infiltrate through the schist fractures, recharging the underlying aquifers. The resulting groundwater diffuses and forms springs, feeding watercourses and nurturing the lower-elevation vegetation. Therefore, it is likely that the persistence of mesophilous trees to the centennial-scale aridity pulses was mediated by groundwater storage.

4.1.2 Mid-Holocene decrease in seasonality and increase in aridity (~7.3-4.2 cal. kyr BP): the development of Pinus-Quercus submediterranean forests

The Mid-Holocene onset meant a progressive cooling trend due to a decrease in summer insolation (Laskar *et al.*, 2004). A competitive readjustment between *Pinus sylvestris/nigra* type and evergreen/deciduous *Quercus* is observed in many SW European sites as consequence of the decrease in seasonality (e.g. Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 2001, 2003, 2007; Fletcher and Sánchez-Goñi, 2008; Pantaleón Cano *et al.*, 2003). In Sierra Nevada, this is observed from ~7 to 4.5/4 cal. kyr BP in LdRS and BdIV (Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno and Anderson, 2012), and from ~7.3 to 4.2 cal. kyr BP in the LdlM (Fig. 4.4). The three palaeoenvironmental sequences record the presence of pines together a large importance of deciduous *Quercus*, most likely the marcescent *Q. pyrenaica* and *Q. faginea*, pointing to the development of submediterranean vegetation in Sierra Nevada (Figs. 4.4 and 4.5).

The *Pinus-Quercus* submediterranean forests persist during a period that experiences a decrease in humidity. The latter is evidenced by the disappearance of some mesophytic taxa (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*), the rise of evergreen *Quercus*, the Brassicaceae-*Juniperus* alpine scrub development, and the rising trend in Poaceae and Asteraceae (Figs. 4.3 and 4.4). The invasion of the submediterranean forests by evergreen *Quercus*, mainly *Quercus ilex* ssp. *ballota* is also registered during the aridification trend. The N and S aspects of Sierra Nevada seem to have responded differently to the generalised Mid-Holocene aridification trend identified for

the southern Iberian Peninsula. Millennial-scale persistence of submediterranean *Quercus-Pinus* forests in the N aspect of Sierra Nevada contrasts with a gradual *Pinus* forest decline and *Quercus* forest increase in the S slopes in response to the aridification trend (Anderson *et al.*, 2011).

4.1.3 Late Holocene aridity crisis (< ~4.2 cal. kyr BP) and forest collapse

The Late Holocene meant the onset of an aridity crisis in many SW European environmental reconstructions (e.g. Carrión *et al.*, 2003, 2010; Pantaleón Cano *et al.*, 2003). In the specific case of Sierra Nevada, lower lake levels have been inferred (Ramos-Román *et al.*, 2016, and references therein). The LdlMo record shows the depletion of snow-favoured alpine and subalpine scrub (Brassicaceae, *Cytisus/Genista* type, *Juniperus*) in favour of Poaceae and *Artemisia* (Figs. 4.3 and 4.4), suggesting sparser vegetation in the summit areas (Valle, 1985, 2003). In addition, from ~4.2 cal. kyr BP onwards, the LdlMo record displays a drastic landscape opening manifested by abrupt drops in both arboreal pollen percentages (Fig. 4.4) and concentrations (Supplementary information 2). This drastic landscape opening happens just after a peak in the microcharcoal influx record (Fig. 4.4), suggesting higher fire activity triggered by the aridity crisis. The formerly extensive *Pinus-Quercus* submediterranean forest collapsed in Sierra Nevada about four millennia ago (Figs. 4.4 and 4.5).

After the ~4.2 cal. kyr BP forest collapse much of the thermic domain suitable for trees was probably deprived of soils due to the combination of steep slopes, deforestation and prevailing arid conditions. It is, therefore,

expected that the Late Holocene vegetation of the Sierra Nevada highlands acquired a strong edaphophilous character. This is supported by the rising importance in subalpine scrub, alpine elements and xerophytes (Figs. 4.3 and 4.4). Late Holocene tree cover would have been restricted to the lowlands only, and dominated by open forests of the evergreen *Quercus ilex* ssp. *ballota* (Figs. 4.4 and 4.5), with the secondary participation of other trees that occupied favourable positions such as small basins and moister soils.

4.1.4 Late Holocene record of human activity

The importance of *Rumex*, *Plantago* and *Urtica* since four millennia ago frames the onset of human-favoured taxa. This is evidenced by land-use changes inferred by the larger occurrence of likely cultivated taxa such as *Castanea*, *Olea* and *Cerealia*, as well as of coprophilous fungi, indicators of grazing activities (Fig. 4.4). Anthropogenic activities intensify in the last ten centuries, when crops (e.g. *Cerealia*, *Secale*, *Olea* and *Castanea*) are more abundant.

Interestingly, crops were not limited to the lowlands, as the cultivation of rye expanded up to 2300 m asl (Boissier, 1839-1845). Further impact on the high-altitude landscapes during the last centuries is evidenced by the rise of coprophilous fungi in the LdlMo (Fig. 4.4) and BdlC records (Ramos-Román *et al.*, 2016). This grazing intensification agrees with the recorded evidence of animal husbandry in the late 18th century (Boissier, 1839-1845). However, the record of coprophilous fungi from the onset of the LdlMo sequence (Fig. 4.4) indicates that wild game, likely Spanish ibex (*Capra pyrenaica*), has inhabited the mountains and used the permanent water points of the Sierra Nevada highlands for eight millennia.

The landscape opening that started four millennia ago seems to have peaked during the 18th-19th centuries, as evidenced by the lowest arboreal cover for the last eight millennia (Figs. 4.3 and 4.4). In fact, a widely open landscape is pictured in *Voyage dans le midi de l'Espagne* (Boissier, 1839-1845). In this first comprehensive geobotanical study of Sierra Nevada, trees are recorded in scattered patches up to ~1900 m asl. According to Boissier (1839-1845), monospecific patches of *P. sylvestris*, *Q. pyrenaica* and *Q. ilex* ssp. *ballota* overlapped altitudinally, their distribution agreeing with edaphic rather than bioclimatic features. Finally, the 20th century *Pinus* pollen peak (Fig. 4.4) reflects the widespread cultivation of pines to prevent the soil erosion triggered by the open landscapes of the previous centuries (Arias Abellán, 1981).

4.2 Forest composition and fire links

The LdlMo charcoal influx records show changes (Figs. 4.3 and 4.4) that can be explained by the dominant forests that inhabited the landscape for the last eight millennia. In mountain pine forests, such as the reconstructed at ~8.4-7.3 cal. kyr BP in Sierra Nevada (Fig. 4.5), the distribution of flammable materials is biased. Pine remains and resinous litter of difficult degradation accumulate on the ground, separated by 'flameproof' trunks from the fire-sensitive crowns (Fernandes *et al.*, 2008; Ordóñez *et al.*, 2013). Early Holocene pine forests' wildfires must have occurred most likely as surface fires (Fig. 4.5), with no major consequences for adult trees (Morales-Molino *et al.*, 2017). Furthermore, surface fires reduce ground-level competition, and have been observed to promote the establishment of the shade-tolerant *Pinus nigra* seedlings (Ordóñez *et al.*, 2004). Thus, recurrent surface fires

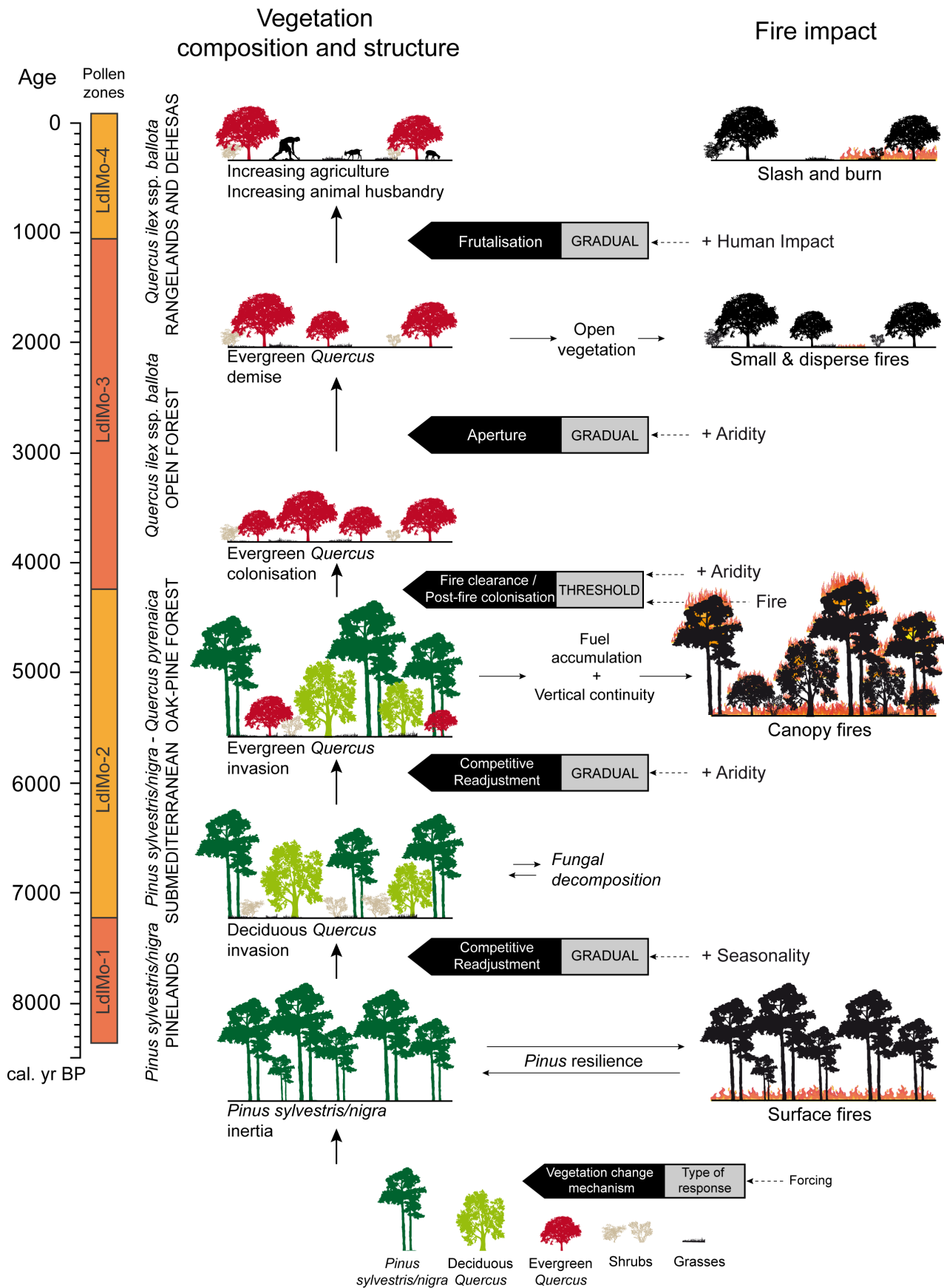


Fig. 4.5. Vegetation composition, structure and fire impact for the last 8300 years in the Sierra Nevada mountains. Inferred vegetation change mechanism, types of vegetation response and climatic/anthropogenic forcings are outlined.

probably contributed to the postglacial inertia of pinelands in Southern Iberia (Gil-Romera *et al.*, 2010).

Submediterranean *Pinus-Quercus* formations, contrastingly, produce less flammable litter (Ganteaume *et al.*, 2014), that in addition is easily decomposed due to enhanced fungal activity (Conn and Dighton, 2000). From ~7.3 to 4.2 cal. kyr BP, when mixed pine-oak forests are reconstructed in Sierra Nevada (Figs. 4.4 and 4.5), the presence of fungal spores is the highest for the entire LdlMo record (Fig. 4.4). In a context of attenuated seasonality, competition for litter between fungal decay and fire explains the low charcoal influx detected during the Mid-Holocene. Although fungal activity would have lowered the fire incidence in mixed *Pinus-Quercus* formations, these formations constitute multi-stratified forests (Sánchez de Dios *et al.*, 2009), hence providing vertical continuity for surface fires to spread into the canopy in case of punctual fires (Fig. 4.5). In fact, the ~4.2 cal. kyr BP arid spell, that would have likely repressed the fungal activity, must have triggered drastic fire episodes in the LdlMo-2 and LdlM-3 pollen zone boundary (Figs. 4.4 and 4.5). Wildfires, escalating to the canopy, likely triggered an abrupt shift from the mixed submediterranean *Pinus-Quercus* forests to evergreen *Quercus* sparse vegetation as reconstructed with the forest collapse four thousand years ago (Figs. 4.4 and 4.5).

By the Late Holocene Sierra Nevada was depleted from dense forests (Figs. 4.4 and 4.5). Fire incidence, hence, would have been strongly limited by the sparsity of available fuel, as recorded with the low values in charcoal influx (Fig. 4.4). It is only very recently, in the last centuries, when an intensification of burning is

recorded linked to the afforestation with pines and the increasing human impact in the Sierra Nevada mountains (Figs. 4.4 and 4.5).

4.3 A palaeoecological perspective to the understanding of the current Sierra Nevada landscape

The Baetic Ranges epitomises a geobotanical puzzle (Rivas Martínez, 1987; Valle, 1985, 2003). A holistic explanation for the extant vegetation of Sierra Nevada has challenged geobotanists for centuries, and several interpretations of its flora and vegetation have arisen from different neontological approaches (Blanca, 2002; Boissier 1839-1845; Clemente, 1804; Losa Quintana *et al.*, 1986; Quézel, 1953; Rivas Goday and Major, 1966; Rivas Martínez, 1987; Valle, 1985, 2003). A palaeoecological approach is attempted here combining the available palaeobotanical information for the area in order to shed light into the occurrence of some of the singular vegetation still thriving in Sierra Nevada.

4.3.1 Southern Baetic *Pinus sylvestris* ssp. *nevadensis* and *Pinus nigra* forests

Sierra Nevada, along with the nearby Sierra de Baza, hosts the world's southernmost *Pinus sylvestris* forests. The Quaternary history of migration and isolation has left morphological (Gausсен, 1960), ecological (Nicola and Gandullo, 1969) and genetic imprint (Prus-Głowacki *et al.*, 2003; Sinclair *et al.*, 1999; Soranzo *et al.*, 2000) in such populations, supporting the classification of an endemic subspecies: *P. sylvestris* ssp. *nevadensis*. However, palaeobotanical micro and macroremains suggest that the most extended pine species during the Last Glacial in the

Mediterranean was *P. nigra* (Desprat *et al.*, 2015; Postigo Mijarra, 2010a). The difficulty of identifying pollen grains beyond the *P. sylvestris/nigra* type hinders conclusions about the Holocene composition of Sierra Nevada pinelands. Nevertheless, the Sierra Nevada palaeobotanical data support widespread representation of *Pinus* forests at the Early and Mid-Holocene (this study; Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno and Anderson, 2012).

It is unlikely, however, that Late Glacial conditions left altitudinal scope for vegetation belt segregation in a steep slope massif like Sierra Nevada. Consequently, mixed *P. nigra* and *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* likely occurred in the lowlands during the cold Late Pleistocene. Although rare, a modern analogue of these hypothetical mixed pinelands occurs scattered marking the treeline in some areas of the siliceous Iberian Central System. The small mixed patches of *P. sylvestris* and *P. nigra* that mark the timberline in some areas of the Sierra de Gredos are considered the last vestiges of more extended pinelands (Génova *et al.*, 2009). Remarkably, these mixed groves, also display a more open structure with *Q. pyrenaica* taking over the gaps left by collapsing trees. A similar situation might have arisen along the Mid-Holocene in Sierra Nevada (Fig. 4.5).

The moister conditions of the Early Holocene likely promoted the expansion of *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* in areas where *P. nigra* was already living. Then, the Mid-Holocene decrease in seasonality and aridity intensification could have triggered a segregation of the mixed pinelands. *P. nigra* likely took over higher, colder and more xeric locations, while *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* the lower and moister ones. At a landscape scale, it is probable that *P.*

sylvestris dominated in the moister N aspect, and *P. nigra* in the S aspect of the mountains.

The Mid-Holocene progressive invasion of the pinelands by *Q. pyrenaica* triggered a forest transition towards mixed *Pinus-Quercus* forests in the northern slope of the Sierra Nevada mountains. However, this invasion was limited in the southern slopes, where effective humidity and insolation are more restrictive (Rams Sánchez, 2007). This is reflected in the magnitude of the deciduous *Quercus* pollen signal in LdlMo (N facing) and LdRS (S facing, Anderson *et al.*, 2011). The different forest composition in the two mountain slopes is also reflected in the vegetation response to the ~4.2 cal. kyr BP arid event. While in the northern slope mixed multi-stratified submediterranean *P. sylvestris-P. nigra-Q. pyrenaica* forests collapsed after a drastic fire event (Figs. 4.4 and 4.5), the more xeric southern slope vegetated by *P. nigra* formations experienced a progressive decline (Anderson *et al.*, 2011).

Supporting the role of abrupt fire events in the transition from mixed *Pinus-Quercus* submediterranean forests to *Quercus* formations, the extant *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* woods found in Sierra Nevada survive only in locations where the calcifuge *Q. pyrenaica* is excluded, and thus where multi-stratified forests have never developed. The present-day Sierra Nevada pinelands are restricted to the calcareous enclaves in the western areas: the Monachil valley, the Barranco del Espinar and the Cerro del Tesoro between 1600 and 1800 (1900) m asl (Blanca, 2000; Olmedo-Cobo *et al.*, 2017). The pinelands in the Sierra de Baza, only ~40 km inland, are open forests on metamorphic, siliceous substrates, where deciduous *Quercus* are not lithology-restricted. However, the Baza

pinelands are situated at higher altitudes (>1800 m asl) where the vegetative period is too short for the development of *Q. pyrenaica* or other broadleaved forests (Gómez Mercado and Valle, 1988). In both cases, *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* occupies N facing, moister and cooler stations, while *P. nigra*, marking the timberline, grows in more xeric areas, in isolated, disperse stands.

4.3.2 *Quercus pyrenaica* at the treeline

The extant submediterranean *Q. pyrenaica* woods in Sierra Nevada are of great floristic and ecological singularity (Vilches de la Serna, 2014), as they include not only the typically submediterranean species (Sánchez de Dios, 2004) but also Mediterranean ones (Lorite, 2008). Under the prevailing and accentuated Mediterranean macroclimate, *Q. pyrenaica* forests represent a marginal formation (Blanca, 2000; Rams Sánchez, 2007). Their location at the timberline in Sierra Nevada is restricted to valleys, and it is explained by edaphic water compensation (Vilches de la Serna, 2014). Soil denudation elsewhere in the Sierra Nevada highlands together with the Late Holocene aridity crisis might have hampered the development of high-altitude forested belts after the ~4.2 cal. kyr BP (Fig. 4.4).

4.3.3 Broadleaved mesophytes and *Cedrus*

Betula, *Corylus*, *Alnus*, *Castanea*, *Fraxinus*, *Ilex* and *Populus* palaeobotanical microremains appear in Sierra Nevada during the Holocene (this study; Anderson *et al.*, 2011; Jiménez Moreno and Anderson, 2012) in agreement with the regional mesophytic maximum identified for S Iberia (Carrión, 2002). The presence of *Castanea* is noteworthy before any agricultural evidence in LdlMo, providing additional evidence to the

naturalness of *Castanea* in S Iberia (Anderson *et al.*, 2011; Carrión *et al.*, 2008; García Amorena *et al.*, 2007; Morales-Molino *et al.*, 2011; Pons and Reille, 1988). Evidence of the presence of *Juglans* in the nearby ranges can be traced back to the Upper Pleistocene (Carrión and Sánchez Gómez, 1992) albeit pollen evidence from Sierra Nevada only dates as far back as the Mid- to Late Holocene transition (this study, Fig. 4.3). Its origin, whether cultivated or not, is uncertain.

Cedrus is recorded in the LdlMo sequence (Fig. 4.3). The presence of *Cedrus* in Southern European Mediterranean palaeoenvironmental records has been debated. Magri and Parra (2002) attribute the detection of *Cedrus* during arid and/or deforested periods to taphonomic reasons. Under such circumstances, usually low pollen concentrations are found in the sediments, allowing for an overrepresentation of long-distant taxa (Magri and Parra, 2002). On the one hand, Sierra Nevada palaeoenvironmental data show *Cedrus* pollen after the Late Holocene forest collapse (this study; Anderson *et al.*, 2011), a scenario compatible with Magri and Parra (2002). On the other hand, the presence of *Cedrus* is also detected before the aridity crisis, when forests were extensive (Fig. 4.3), a scenario not compatible with Magri and Parra (2002). Alternatively, it has been suggested that relict stands of cedars survived hidden in the Baetic Ranges during the Holocene (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010b). However, the lack of macroremains in the northern coast of the Mediterranean hampers a definitive conclusion on its Quaternary presence in Iberia (Magri and Parra, 2002).

5. CONCLUSIONS

The Holocene landscape history of Sierra Nevada has been influenced by climatic, edaphic and anthropogenic drivers. The pine forests that dominated the Sierra Nevada landscape during the Early Holocene were affected around seven millennia ago by a decrease in seasonality. This allowed the proliferation of deciduous and evergreen *Quercus* and the establishment of submediterranean *Pinus-Quercus* forests that dominated the landscape for almost three millennia. Owing to the different structural complexity of the pine forest vs. the mixed pine-oak forests, the latter responded drastically to the fire activity detected ~4.2 cal. kyr BP that triggered the collapse of the forest cover in Sierra Nevada. In addition, Late Holocene landscapes were also impacted by agricultural and grazing activities, that intensified in the last centuries. It is also in recent times when pine afforestation increased the forest cover in Sierra Nevada. The scattered forests that inhabit the landscape nowadays rely in soil moisture compensation to survive summer draught. This is the case of the *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* pinelands or the *Q. pyrenaica* forests that mark the current timberline. Thus, forest cover in Sierra Nevada has not only climatic and anthropogenic imprints but also a strong edaphic character.

Under the current global change scenario, the projected increase of temperatures and subsequent aridification of the Mediterranean will notably affect its landscapes (IPCC, 2013). Forecasts include a northwards expansion of the summer-drought, meaning the spread of Mediterranean-like conditions to new areas (Barredo *et al.*, 2016), including to forested mountains. This means that the mountainous forests inhabiting territories adjacent to the

Mediterranean Region could experience analogous responses to those detected in the Sierra Nevada forests to the Late Holocene aridification, moving from temperate to submediterranean and then Mediterranean formations.

6. REFERENCES

- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Holocene vegetation history from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 30, 1615-1629.
- Arias-Abellan, J.A. 1981. La repoblación forestal en la vertiente norte de Sierra Nevada. *Cuadernos geográficos de la Universidad de Granada* 3, 283-285.
- Barredo, I., Caudullo, G., Dosio, A. 2016. Mediterranean habitat loss under future climate conditions: Assessing impacts on the Natura 2000 protected area network. *Applied Geography* 75, 83-92.
- Birkeland, P.W. 1999. *Soils and Geomorphology*. Oxford University Press. New York.
- Blaaw, M. 2010. Methods and code for “classical” age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5, 512-518.
- Blanca, G. 2000. *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Blanco, E.C., Costa, M.T., Morla, C.J., Sainz, H. 2005. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta. Barcelona.
- Boissier, E. 1839-1845. *Voyage botanique dans le midi de l’Espagne pendant l’année 1837*. Tomes I et II. Gide et cie. París.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21, 2047-2066.
- Carrión, J.S., Fernandez, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F. 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162 (3), 458-475.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Fynlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González Sampériz, P. 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Late Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham’s Cave (Gibraltar) in the context of Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27, 2118-2135.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Sánchez Quirante, 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.

- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M., Andrade, A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89, 783-797.
- Carrión, J.S., Sánchez Gómez, P. 1992. Palynological data in support of the survival of walnut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *Journal of Biogeography* 19, 623-630.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, R., Chaín, C. 2003. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13 (6), 839-849.
- Clemente, S. de R. 1804. Tentativa sobre la liquenología geográfica de Andalucía (trabajo ordenado según los manuscritos del autor por D. Miguel Colmeiro en 1864). *Revista de la Real Academia de Ciencias Físicas Naturales y Exactas* 14, 39-58.
- Conn, C., Dighton, J. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 489-496.
- Daniau, A.L., Sánchez-Goñi, M.F., Beaufort, L., Laggoun-Défarge, F., Loutre, M.F., Duprat, J. 2007. Daansgard-Oeschger climatic variability revealed by fire emissions in southwestern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 26, 1369-1383.
- Davies, B.E. 1974. Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Science Society of America Proceedings* 38, 150-151.
- Delgado Calvo-Flores, R., Castillo Martín, A., Valle Tendero, F., Lorite Moreno, J., Blanca López, G., Tinaut Ranera, A., Pascual Torres, F., Pleguezuelos López, J.M., Rivas Fernández, J.M., Pérez Contreras, J., Moleón Paiz, M., Titos Martínez, M., Castellón de la Hoz, F., Muñoz Iranzo, A. 2001. *Parque Nacional de Sierra Nevada*. Canseco Editores. Talvera de la Reina.
- Desprat, S., Díaz Fernández, P.M., Coulon, T., Ezzat, L., Pessarossi-Langlois, J., Gil, L., Morales-Molino, C., Sánchez-Goñi, M.F. 2015. *Pinus nigra* (European black pine) as the dominant species of the last glacial pinewoods in south western to central Iberia: a morphological study of modern and fossil pollen. *Journal of Biogeography* 42, 1998-2009.
- Díaz, H.F., Grosejan, M., Graumlich, L. 2003. Climate variability and change in high elevation regions: past present and future. *Climatic Change* 59, 1-4.
- Díez, M.J., Valdés, B., Fernández, I. 1987. Atlas polínico de Andalucía Occidental. Instituto de Desarrollo Regional y Excma. Diputación de Cádiz. Sevilla.
- Erdtman, G. 1979. *Handbook of palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*. Munksgaard. Copenhagen.
- Escudero, A., Sanz, M.V., Pita, J.M., Pérez-García, F. 1999. Probability of germination after heat treatment of native Spanish pines. *Annals of Forest Science* 56, 511-520.

- Faegri, K., Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons. Chichester.
- Fernandes, P.M., Vega, J.A., Jiménez, E., Rogolot, E. 2008. Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management* 256, 246-255.
- Fernández Calzado, M.R., Molero Mesa, J. 2011. The cartography of the vegetation in the cryoromediterranean belt of Sierra Nevada: A tool for biodiversity conservation. *Lazaroa* 32, 101-115.
- Fernández Escalante, A.E., García Rodríguez, M., Villaroya Gil, F. 2006. Las acequias de careo, un dispositivo pionero de recarga artificial de acuíferos en Sierra Nevada, España. *Tecnología y Desarrollo. Revista de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente* 4, 1-33.
- Fernández-Calzada, M.R. 2007. *Delimitación del piso crioromediterráneo en Sierra Nevada*. PhD Thesis. Universidad de Granada.
- Finsinger, W., Tinner, W., Hu, F. 2004. Rapid and accurate estimates of microcharcoal content in pollen slides. In: *Charcoals from the past: cultural and palaeoenvironmental implications: proceedings of the Third International Meeting of Anthracology*, Cavallino-Lecce (Italy), 121-124.
- Fletcher, W., Sánchez-Goñi, M.F. 2008., Orbital- and sub-orbital-scale climate impacts on vegetation of the western Mediterranean basin over the last 48000 yr. *Quaternary Research* 70, 451-464.
- Ganteaume, A., Jappiot, M., Curt, T., Lampin, C., Borgniet, L. 2014. Flammability of litter sampled according to two different methods: comparison of results in laboratory experiments. *International Journal of Wildland Fire* 23, 1061-1075.
- García-Alix, A., Jiménez-Moreno, G., Anderson, R.S., Jiménez-Espejo, F.J., Delgado Huertas, A. 2012. Holocene environmental change in southern Spain deduced from the isotopic record of a high-elevation wetland in Sierra Nevada. *Journal of Palaeolimnology* 48, 471-484.
- García-Amorena, I., Gómez-Manzanque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G., Morla, C. 2007. The Late Quaternary coastal forests of western Iberia: A study of macroremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254, 448-461.
- Gaussen, H. 1960. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. *Travaux du Laboratoire Forestal de Toulouse* Vol. 6.
- Génova, M., Gómez-Manzanque, F., Morla-Juaristi, C. 2009. *Los bosques de Gredos a través del tiempo*. Monografías de la Red de Espacios Naturales de Castilla y León. Serie Técnica: Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Gil-Romera, G., Carrión, J.S., Pausas, J.G., Sevilla-Callejo, M., Lamb, H.F., Fernández, S., Burjachs, F. 2010. Holocene fire activity and vegetation response in South-Eastern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 29, 1082-1092.

- Gómez Mercado, F., Valle, F. 1986. *Mapa de vegetación de la Sierra de Baza*. Universidad de Granada. Granada.
- Gómez-Ortiz, A., Schulte, L., Salvador Franch, F., Palacios Estremera, D., Sanz de Galdeano, C., Sanjosé Blasco, J.J., Tanarro García, L.M., Atkinson, A. 2005. *The Geomorphological Unity of the Veleta: A particular area of the Sierra Nevada Guidebook, Sixth International Conference on Geomorphology*. Zaragoza.
- Grabherr G., Gottfried, M., Pauli, H. 2010. Climate change impacts in alpine environments. *Geography Compass* 4(8), 1133-1153.
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S., Kienast, F. 2012. Mountain ecosystem services: who cares? *Mountain Research and Development* 32 (S1): S23-S34.
- Grimm, E.C. 2011. *Tilia software v.1.7.16*. Springfield IL: Illinois State Museum.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge and New York.
- Jiménez-Moreno, G., Anderson, R.S. 2012. Holocene vegetation and climate change recorded in alpine bog sediments from the Borreguiles de la Virgen, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Research* 77, 44-53.
- Jiménez-Moreno, G., García-Alix, A., Hernández-Corbalán, M.D., Anderson, R.S., Delgado-Huertas, A. 2003. Vegetation, fire, climate and human disturbance history in the southwestern Mediterranean area during the Late Holocene. *Quaternary Research* 79, 110-122.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Berlin.
- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Levrard, B.A. 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy and astrophysics* 428, 261-285.
- Lorite, J. 2016. An updated checklist of the vascular flora of Sierra Nevada (SE Spain). *Phytotaxa* 261 (1), 1-57.
- Lorite, J., Salazar, C., Peñas, J., Valle, F. 2008. Phytosociological review on the forests of *Quercus pyrenaica* Willd. *Acta Botanica Gallica* 155 (2), 219-233.
- Lorite, J., Valle, F., Salazar, C. 2003. Síntesis de la vegetación edafohigrófila del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada. *Monografías de Flora y Vegetación Béticas* 13, 47-110.
- Losa Quintana, J.M., Molero Mesa, J.M., Casares Porcel, M. 1986. *El paisaje vegetal de Sierra Nevada. La cuenca alta del río Genil*. Universidad de Granada. Granada.
- Magri, D., Parra, I. 2002. Late Quaternary pollen records from African winds. *Earth and Planetary Science Letters* 200, 401-408.

- Manzano, S., Carrión, JS, López-Merino L., González-Sampériz, P., Munuera, M., Fernández, S., Martín-Lerma, I., Gomez-Ferreras, M.C. 2017. Mountain strongholds for woody angiosperms during the Late Pleistocene in SE Iberia. *Catena* 149, 701-712.
- Médail, F., Quézel, P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84 (1), 112-127.
- Médail, F., Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin, setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13, 1510-1513.
- Meybeck, M., Green, P., Vörösmart, C. 2001 A new typology for mountains and other relief classes: an application to global continental water resources and population distribution. *Mountain Research Development* 21, 34-45.
- Molero Mesa, J., Pérez Raya, F., Valle Tendero, F. 1992. *Parque Natural de Sierra Nevada. Paisaje, fauna, flora e itinerarios*. Rueda. Madrid.
- Mooney, S.D., Tinner, W. 2011. The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires and Peat* 7, Art. 9.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E. 1991. *Pollen Analysis*, Second Edition. Blackwell Scientific Publications. London.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M., García-Antón, M., Zazo, C. 2011. Vegetation and environmental conditions in the Doñana Natural Park coastal area (SW Iberia) at the beginning of the last glacial cycle. *Quaternary Research* 75 (1), 205-212.
- Morales-Molino, C., Tinner, W., García-Antón, M., Colombaroli, D. 2017 The historical demise of *Pinus nigra* forests in the Northern Iberian Plateau (south-western Europe). *Journal of Ecology* 105, 634-646.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Nagy, L., Grabherr, G. 2009. *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press. Oxford.
- Nicola, A., Gandullo, J.M. 1969. *Ecología de los pinares españoles: Pinus sylvestris L.* Ministerio de Agricultura. IFIE, Madrid.
- Olmedo-Cobo, J.A., Gómez-Zotano, J., Serrano-Montes, J.L. 2017. *Pinus sylvestris* L. subsp. *nevadensis* (Christ.) Heywood in southern Spain: An endangered endemic Mediterranean forest. *Geographica Pannonica* 21 (3), 151-165.
- Ordoñez, J.L., Franco, S., Retana, J. 2004. Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Écoscience* 11, 296- 304.
- Ordoñez, J.L., Retana, J., Espelta, J.M. 2013. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. *Forest Ecology and Management* 206, 109-117.

- Pantaleon-Cano, J., Yll, E., Pérez-Olbiol, R., Roure, J.M. 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* 13 (1), 109-119.
- Pons, A., Reille, M. 1988. The Holocene and Late Pleistocene pollen record from (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66, 243-263.
- Postigo-Mijarra J.M., Gómez-Manzanque, F., Morla, C., Zazo, C. 2010a. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the Lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295, 332-343.
- Postigo-Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., García Álvarez, S. 2010b. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 416-426.
- Prieto, P. 1975. Los bosques de Sierra Nevada. Algunas consideraciones históricas, ecológicas y fitosociológicas sobre las masas forestales autoctonas de las regiones más elevadas de la Penibética. *Anales del Instituto Botanico Cavanilles* 32 (2), 1099-1129.
- Prus-Głowacki, W., Stephan, B.R., Bujas, E.R., Alia, R., Marciniak, A. 2003. Genetic differentiation of autochthonous populations of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) from the Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution* 239, 55-66.
- Quézel, P. 1953. Contribution a l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Memorias da Sociedad Broteriana* 9, 5-77.
- Ramos-Román, M.J., Jiménez-Moreno, G., Anderson, R.S., García-Alix, A., Toney, J.L., Jiménez-Espejo, F.J., Carrión, J.S. 2016. Centennial-scale vegetation and North Atlantic Oscillation changes during the Late Holocene in the southern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 143, 84-95.
- Rams Sánchez, S. 2007. *Estudios briológicos sobre la flora, vegetación, taxonomía y conservación en Sierra Nevada (Andalucía, S de España)*. PhD Thesis. Universidad de Murcia.
- Reille, M. 1992. *Pollen et Spores d'Europe et Afrique du Nord*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie. Marseille.
- Reille, M. 1995. *Pollen et Spores d'Europe et Afrique du Nord. Supplement 1*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie. Marseille.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haffidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55(4), 1869-1887.

- Rivas Goday, S., Mayor, M. 1966. Aspectos de vegetación y flora orófilas del Reino de Granada. *Anales de la Real Academia de la Farmacia* 31, 345-400.
- Rivas Martínez, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España 1: 400.000*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Rivas Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España (Memoria del mapa de vegetación potencial de España). *Itinera Geobotánica* 18, Tomos 1-2.
- Sáenz Laín C. 1982. Polen de la flora de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2, 191-270.
- Sánchez de Dios, R. 2004. *Aportación al conocimiento geobotánico de los territorios submediterráneos de la península Ibérica a través de un estudio integrado de sus formaciones arbóreas*. PhD Thesis. Universidad Autónoma de Madrid.
- Sánchez de Dios, R., Benito-Garzón, M., Sainz-Ollero, H. 2009. Present and future extension of the Iberian submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology* 204, 189-205.
- Sinclair, W.T., Morman J.D., Ennos, R.A. 1999. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8, 83-88.
- Soranzo, N., Alia, R., Provan, J., Prowel, J. 2000. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provide new insights into postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology* 9, 1205-1211.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13, 615-621.
- Valle F. 2003. *Mapa de series de vegetación de Andalucía*. Rueda. Madrid.
- Valle, F. 1985. Mapa de series de vegetación de Sierra Nevada (España). *Ecología Mediterranea* 11, 183-199.
- van Geel, B. 2001. Non-pollen palynomorphs. In: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M. *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Vilches de la Serna, P.B. 2014. *Estudio integral de los bosques de "Quercus pyrenaica" Willd. en la Península Ibérica*. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid.
- Vogiatziakis, I., 2012. *Mediterranean mountain environments*. Wiley-Blackwell.
- Willis, K.J., Araújo, M.A., Bennett, K.D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, Myers, N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 175-186.
- Willis, K.J., Baghwat, S. 2010. Questions of importance to the conservation of biological diversity: answers from the past. *Climate of the Past* 6, 759-769.
- Woodwell, G.M. 2004. Mountains: Top Down. *Ambio Supplement* 13, 35-38.

5

Discusión general



1. LOS NUEVOS REGISTROS PALEOECOLÓGICOS DE DOÑANA Y SIERRA NEVADA EN EL CONTEXTO DEL SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Los registros paleoecológicos de los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada presentados en esta tesis doctoral se han recuperado de contextos medioambientales en los que la vida vegetal se encuentra al límite. Por un lado, las secuencias obtenidas dentro de parque nacional de Doñana – el Lucio de la Canceleda de la Aulaga (LuCA) y la Laguna del Sopetón (ElSo) –, al ocupar enclaves estuarino y costero respectivamente, reflejan la historia de la vida vegetal en el límite entre la tierra, el mar y el río Guadalquivir. El devenir de la vegetación acuática en las marismas de Doñana, por lo tanto, está supeditado a los cambios en el nivel del mar y a los eventos catastróficos, como tormentas y tsunamis, que puntualmente sacuden las costas. Sin embargo, la vegetación terrestre se rige fundamentalmente por los cambios en la movilidad y configuración del sustrato, de naturaleza arenosa, y por las relaciones hídricas del suelo (Capítulos 2 y 3; López Albacete, 2009; Muñoz-Reinoso, 2001;

Muñoz-Reinoso y de Castro, 2005). Por otro lado, la secuencia de alta montaña de la Laguna de la Mosca (LdlMo, 2889 m snm) obtenida en Sierra Nevada reconstruye la trayectoria del paisaje vegetal en su límite altitudinal superior, contexto muy sensible al cambio ambiental, especialmente a la aridez y a la estacionalidad.

1.1 Los registros paleoecológicos del Lucio de la Canceleda de la Aulaga y de la Laguna del Sopetón de Doñana en el contexto del suroeste peninsular

Los registros paleoecológicos en el sur de la península Ibérica son escasos. Una de las razones principales es la difícil recuperación de archivos ambientales válidos para el estudio paleoecológico en contextos mediterráneos, caracterizados por su sequía estival. Esto se debe a que la deposición continua de sedimento o acumulación continua de turba está estrechamente relacionada con la presencia de agua (Carrión *et al.*, 2009; Horowitz, 1992; Neumann *et al.*, 2007). La escasez de archivos paleoecológicos se acentúa, además, en zonas costeras (Carrión *et al.*, 2015). El dinamismo del

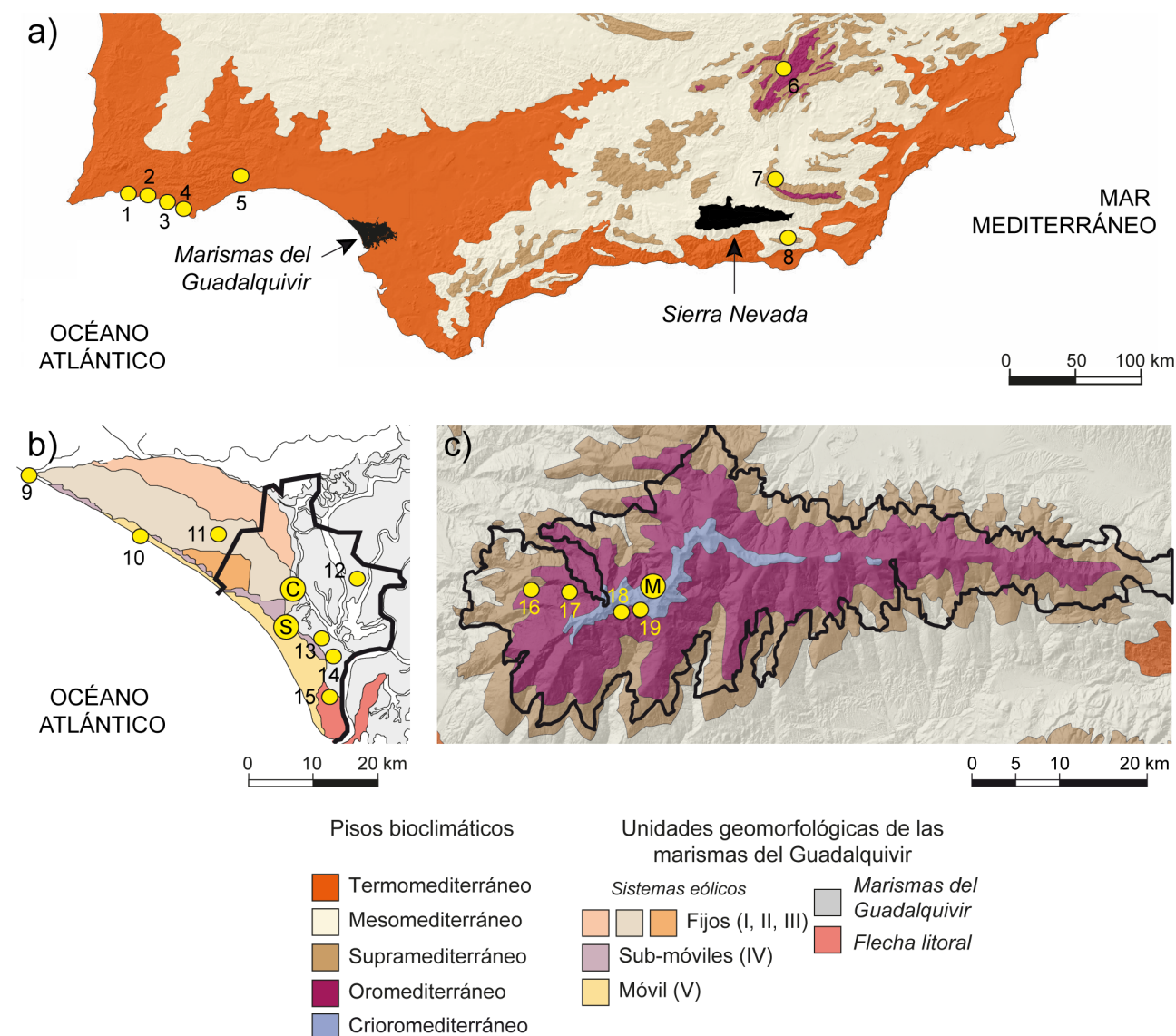


Fig. 5.1. Localización de las secuencias mencionadas en el texto. a) Sur de la península Ibérica; 1-4, Estuarios portugueses (1. Ribeira do farelo y Ribeira da Torre; 2, Ribeira de Alcantarilha; 3, Ribeira de Quarteira; 4, Ribeira de Carcavai); 5 Estuario del Guadiana; 6, Siles; 7, Baza; 8, Gádor. b) Entorno del parque nacional de Doñana (límites resaltados en negro); C, Lucio de la Cancela de la Aulaga; S, Laguna del Sopotón; 9, Laguna de las Madres; 10, El Asperillo; 11, El Acebrón; 12, Lucio de Mari López; 13, Vetalengua; 14, S7 y S11; 15, Marismillas. c) Entorno del parque nacional de Sierra Nevada; M, Laguna de la Mosca; 16, Laguna de la Mula; 17, Borreguiles de la Virgen; 18, Laguna de Rio Seco; 19, Borreguil de la Caldera.

mar, que se manifiesta tanto a escala diaria con las mareas como a escala milenaria con cambios en el nivel del mar, dificulta la acumulación de sedimentos de manera continuada.

Cuando la recuperación de archivos ambientales es posible en zonas costeras, la preservación de restos biológicos es en muchos

casos insuficiente tanto en calidad como en cantidad (Carrión *et al.*, 2009; Gastaldo, 2012). Otra dificultad añadida en zonas costeras es que, aunque la conservación de restos biológicos sea la adecuada, el encuadre cronológico del archivo ambiental pueda ser dificultoso (Jahns, 2005; Lario *et al.*, 2010; Reimer y Reimer, 2001; Siani *et al.*, 2000).

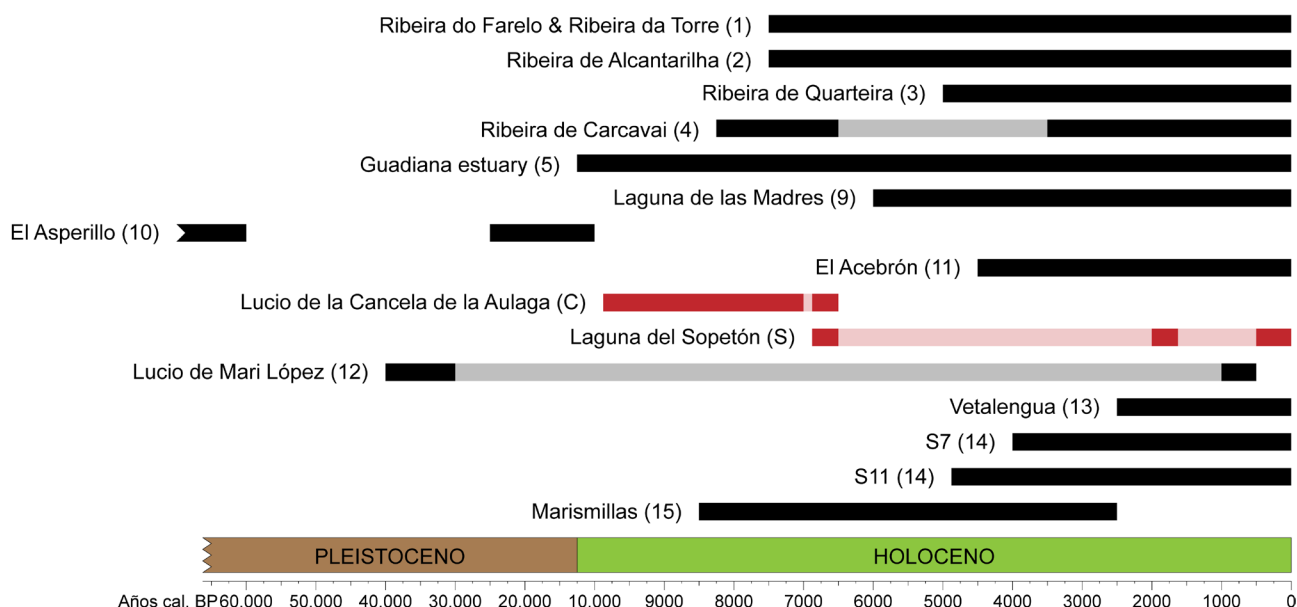


Fig. 5.2. Cronología de las secuencias de los entornos costeros mencionados en el texto. En rojo, las nuevas secuencias costeras aportadas en esta tesis. Los hiatos palinológicos se muestran en tonos más claros.

A los fenómenos de translocación del carbono disuelto propios de medios fluctuantes (Maltby e Immirzi, 1993; Zhang *et al.*, 2002) se le añaden los efectos de la acumulación secundaria de carbonatos – tanto de origen marino como derivado de plantas acuáticas – que provocan un efecto reservorio que, por lo general, es muy difícil de calcular (Lario *et al.*, 2010; Reimer y Reimer, 2001; Siani *et al.*, 2000). En definitiva, los enclaves costeros aptos para el estudio paleoecológico son escasos y, además, su estudio supone todo un reto a nivel metodológico.

Aun así, se han recuperado y analizado algunos archivos ambientales asociados a las costas del suroeste de la península Ibérica que proporcionan información paleoecológica para el cuaternario (Fig. 5.1). Sin embargo, los registros paleoecológicos obtenidos suelen ser de corta duración cronológica o estar interrumpidos, conteniendo tanto hiatos sedimentarios como hiatos taxonómicos (Fig. 5.2). Todo esto dificulta

su comparación con los datos obtenidos para LuCA y ElSo, que tampoco están exentos de incertidumbres cronológicas o de conservación de restos biológicos.

El registro paleoecológico de LuCA (Capítulo 2) comprende una cronología desde hace *ca.* 9900 hasta hace *ca.* 6500 años y se enmarca en el paleoestuario del Guadalquivir. Esto último ha influido en que la acumulación de sedimentos haya estado restringida por el cierre de la barrera litoral de Doñana y la migración de la desembocadura del río hacia el sureste (Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997). El registro paleoecológico de ElSo (Capítulo 3) presenta tres paquetes de arenas y tres paquetes de material orgánico que cubren los últimos ocho milenios. Por su localización costera, la formación del archivo ambiental está condicionada por el dinamismo geomorfológico del entorno, siendo ésa la razón de la deposición de paquetes orgánicos que han sido enterrados por el avance de las dunas circundantes a lo largo del tiempo.

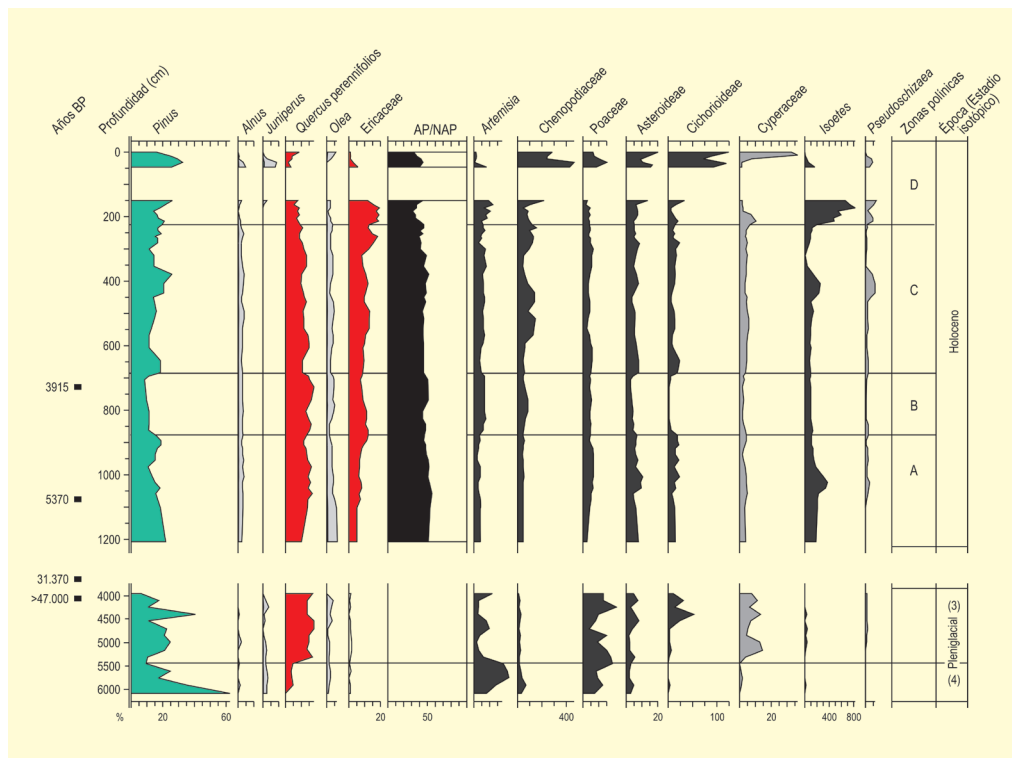


Fig. 5.3. Diagrama polínico resumido de la secuencia de Mari López. Redibujado de Yll *et al.* (2003), tomado de Carrión *et al.* (2015).

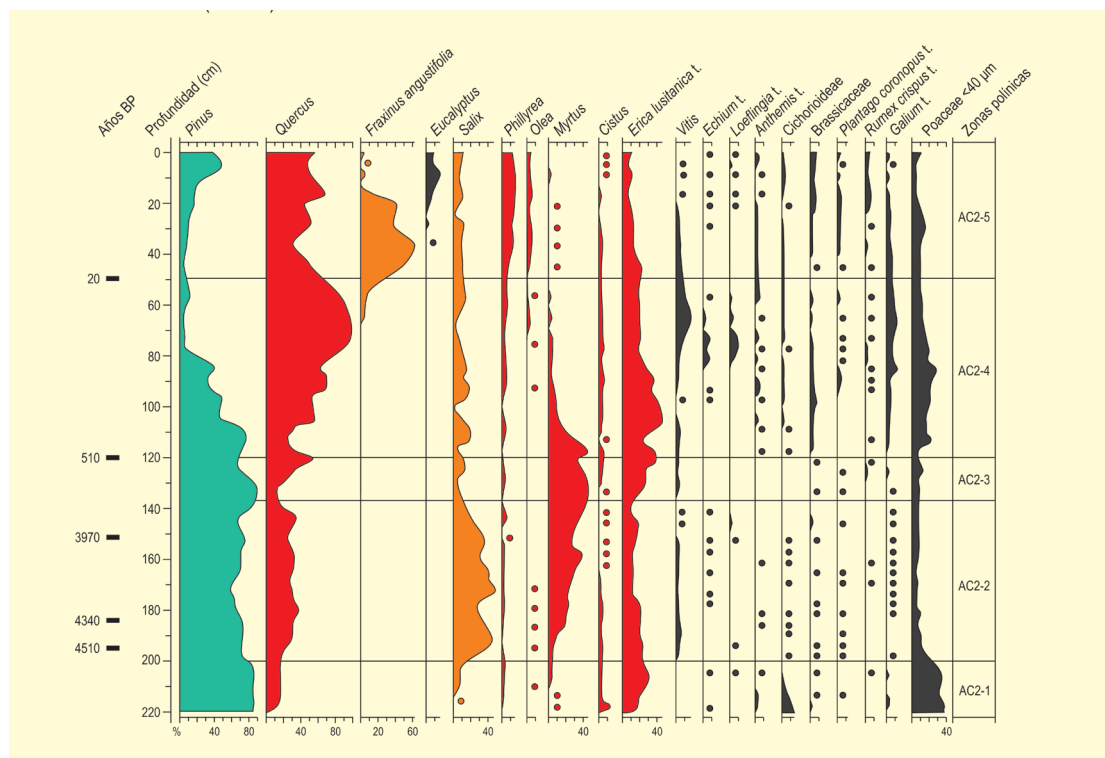


Fig. 5.4. Diagrama polínico resumido de la secuencia de la Laguna del Acebrón. Redibujado de Stevenson y Moore (1988), tomado de Carrión *et al.* (2015).

Próximos a los registros de LuCA y ElSo, provenientes del entorno marismeno de parque nacional de Doñana, se tienen las secuencias palinológicas de Marismillas y Mari López (Yll *et al.*, 2003; Fig. 5.3), Vetalengua (Yáñez *et al.*, 2005), S7 y S11 (Jiménez Moreno *et al.*, 2015). Aunque estas secuencias palinológicas no son comparables con LuCA y ElSo debido a cuestiones cronológicas (Figs. 5.1 y 5.2), ponen de manifiesto la estabilidad en la composición arbórea de los paisajes terrestres circundantes a la marisma. Estos paisajes habrían estado dominados por quercíneas perennifolias y pinos, formando una vegetación que presenta pocos cambios a lo largo del Holoceno. Otras secuencias palinológicas adyacentes al parque nacional de Doñana provienen del manto eólico del Abalarío. Éstas son las secuencias de la Laguna del Acebrón (Stevenson y Moore 1988; Fig. 5.4) y del acantilado del Asperillo (Morales-Molino *et al.*, 2011; Stevenson, 1984; Fig. 5.5). La secuencia palinológica de la Laguna del Acebrón cubre los últimos *ca.* 4500 años, por lo que podría compararse con los datos de los tres paquetes orgánicos obtenidos para el ElSo. Sin embargo, la escasa resolución temporal y taxonómica de la Laguna del Acebrón, junto con la discontinuidad del registro de ElSo, lo dificultan. Por otro lado, las dos secuencias del Asperillo presentan el análisis palinológico de paquetes orgánicos colgados en el acantilado del Asperillo y cubren cronologías anteriores a las presentadas aquí, por lo que su comparación con los nuevos registros paleoecológicos de Doñana tampoco es posible (Fig. 5.2). A pesar de la difícil comparación directa, la presencia de paquetes orgánicos colgados en el acantilado pone de manifiesto la ocurrencia de sucesivos episodios de desarrollo y enterramiento de pequeños humedales, un rasgo compartido con los datos obtenidos para ElSo (Capítulo 3). Por

lo tanto, a la luz de los datos aportados, este fenómeno que da cuenta del dinamismo costero, se ha repetido en la zona de estudio desde, al menos, el Pleistoceno superior (Morales-Molino *et al.*, 2011; Stevenson, 1984).

El resto de las secuencias palinológicas en enclaves costeros del suroeste de la península Ibérica son externas al área de influencia de la desembocadura del río Guadalquivir. De entre ellas destaca la Laguna de las Madres (Menéndez Amor y Flörschutz, 1964; Stevenson, 1985; Fig. 5.6), que comprende los últimos *ca.* 6000 años. La cronología de la Laguna de las Madres impide su comparación directa con LuCA, mientras que su estudio a escasa resolución hace difícil su comparación con los datos a alta resolución obtenidos en los paquetes orgánicos del registro paleoecológico de ElSo.

Localizadas más occidentalmente, en Portugal, se cuenta con datos de secuencias costeras tanto del estuario del Guadiana (Fletcher *et al.*, 2007) como de cuatro estuarios más pequeños en el Algarve (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). Fletcher *et al.* (2007) recuperaron un testigo datado entre hace *ca.* 13,000 y 1600 años en la llanura fluvial de un tributario del río Guadiana. Este sondeo se encuentra en un contexto fisiográfico muy distinto al de los registros paleoecológicos estudiados en Doñana, ya que se localiza varios kilómetros tierra adentro, desligado de la línea de costa. Sin embargo, los datos palinológicos de esta secuencia estuarina del Guadiana poseen una resolución taxonómica muy detallada, al igual que una resolución temporal buena, poniendo de manifiesto la sensibilidad de la vegetación suroccidental Ibérica a pulsos de aridez desde

finales del Pleistoceno (Fletcher *et al.*, 2007). Debido al contexto fisiográfico tan diferente entre la secuencia del estuario del Guadiana y las aquí presentadas de Doñana, las comparaciones directas no pueden hacerse más allá de la identificación de una paleoflora compartida con dominancia de pinos, alcornoques y otras quercíneas perennifolias (Capítulos 2 y 3, Fletcher *et al.*, 2007).

Esta paleoflora también está compartida con las secuencias palinológicas obtenidas en los cuatro pequeños estuarios del Algarve y que cubren, aunque con algunas discontinuidades, los últimos *ca.* 8500 años (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). Para el intervalo solapante con el del registro paleoecológico de LuCA (*ca.* 8500-6500 años cal. BP) se ha reconstruido un paisaje abierto en la zona estuarina del Algarve con una cubierta forestal mixta con quercíneas perennifolias y pinos, aunque con algunas diferencias locales dentro de las cuatro secuencias estuarinas en la abundancia y dominancia de algunos taxa (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). Sin embargo, y en comparación con el paisaje Holoceno en el estuario del Guadiana (Fletcher *et al.*, 2007), el paisaje algarvense no parece haber sido reactivo a los pulsos regionales de aridez (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). La resiliencia que las formaciones vegetales del paisaje costero algarvense ha mostrado durante milenios parece estar relacionada con características edáficas, concretamente con la composición del suelo y su capacidad para retener agua (Schneider *et al.*, 2016).

Aunque el paisaje vegetal terrestre en los estuarios del suroeste Ibérico parece

tener aspectos comunes, como la composición taxonómica y su relativa estabilidad a lo largo del Holoceno, existen marcadas diferencias en la historia de la vegetación acuática reconstruida para los distintos estuarios. Si comparamos el desarrollo de la vegetación marismeña en el caso de Doñana (LuCA, Capítulo 2) con el desarrollo de la vegetación de las marismas en los estuarios portugueses encontramos que la colmatación de los estuarios y el desarrollo de marismas es más tardío en el Algarve que en Doñana. Esta colmatación ocurrió en los últimos 2500 años en el Algarve (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010), mientras que en Doñana se detecta de forma generalizada desde hace 6000 años (Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997). Además, la vegetación reconstruida gracias a las secuencias algarvenses tiene un marcado carácter helofítico, no apareciendo macrófitos más que de manera residual (Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). Esta característica diferencial entre la vegetación acuática de los estuarios del Algarve y del estuario del río Guadalquivir probablemente se deba al tamaño y a la forma de los paleovalles fluviales, más pequeños e incisos en el Algarve que en Doñana y, por lo tanto, más homogéneos y abiertos al mar (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2016).

En resumen, las secuencias palinológicas costeras suroccidentales de la península Ibérica coinciden en la presencia de una flora terrestre común. La vegetación reconstruida muestra paisajes abiertos con formaciones mixtas de pinos – muy probablemente *Pinus pinea* – y quercíneas perennifolias. De entre éstas últimas, *Quercus suber* y *Quercus ilex* ssp. *ballota* serían las más factibles, con presencias diferenciales locales relacionadas con el sustrato y con la exposición al mar (Schneider *et al.*,

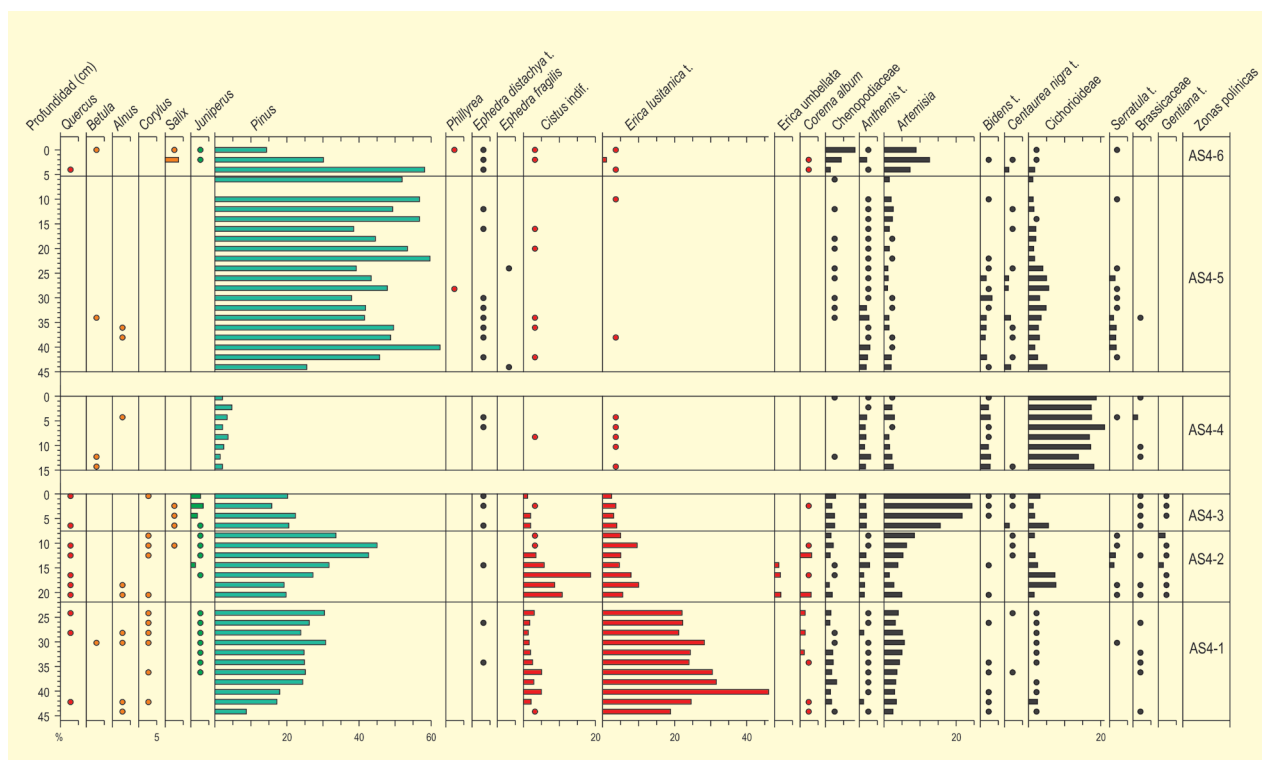
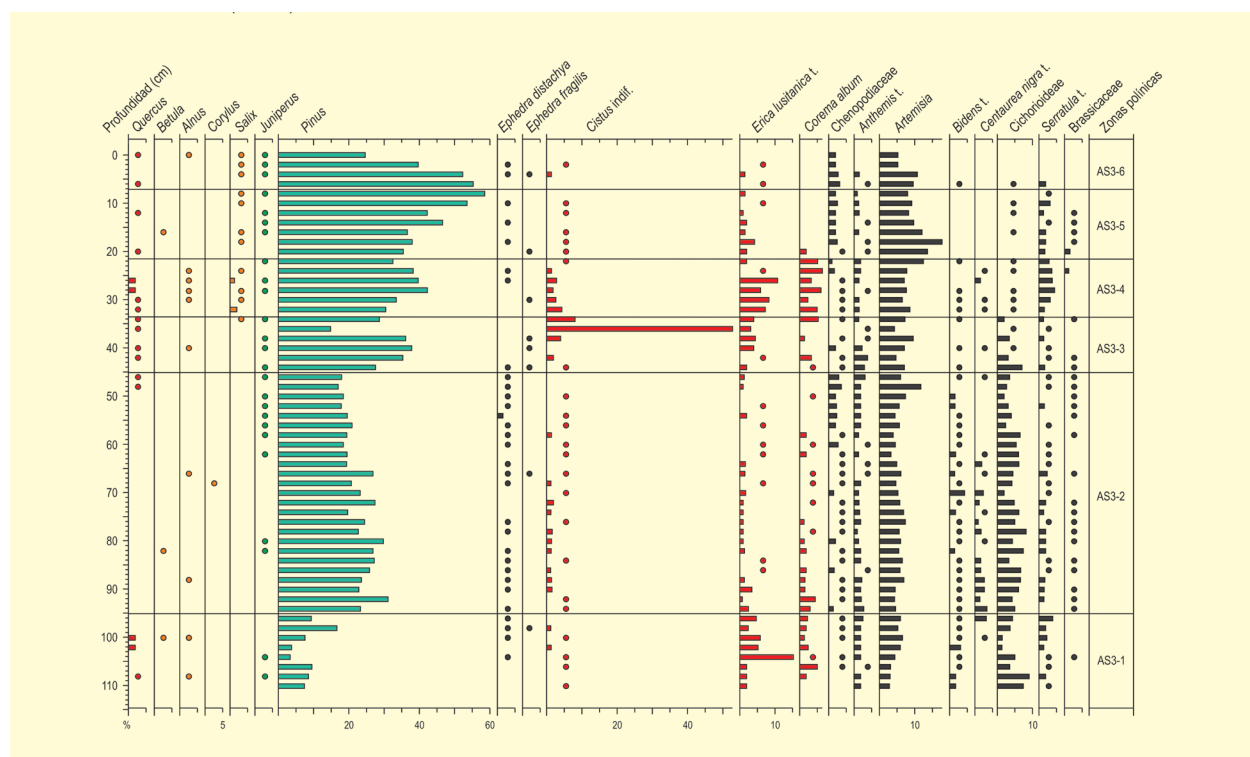


Fig. 5.5. Diagrama polínico resumido de las secuencias de dos localidades situadas en el acantilado del Asperillo: Asperillo 3 (superior) y Asperillo 4 (inferior). Redibujado de Stevenson *et al.* (1984), tomado de Carrión *et al.* (2015).

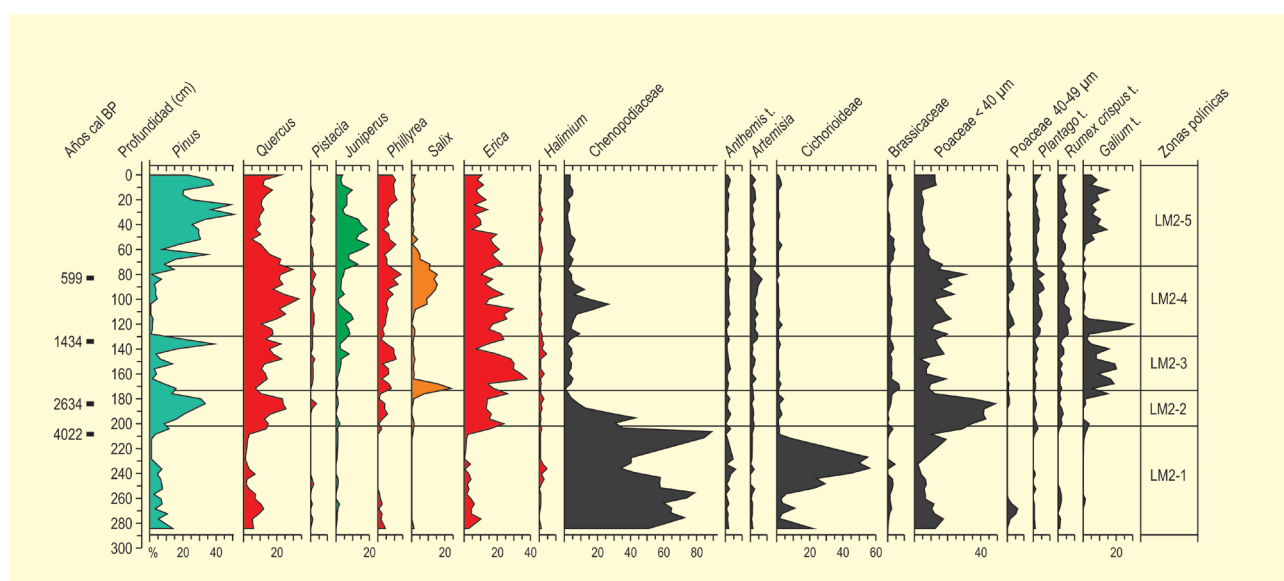


Fig. 5.6. Diagrama polínico resumido de la secuencia de la Laguna de las Madres. Redibujado de Stevenson (1985), tomado de Carrión *et al.* (2015).

2016; Stevenson, 1984). Asimismo, todas las secuencias estuarinas parecen estar de acuerdo en la importancia de las características edáficas para la resiliencia de la vegetación terrestre frente a las fluctuaciones en la aridez que operan a escala regional, al menos en el entorno de los estuarios (Allen, 2003; Schneider *et al.*, 2010, 2016; Trog *et al.*, 2013, 2015). Sin embargo, la confluencia y estabilidad regional de la vegetación terrestre en los distintos estuarios contrasta con las diferencias patentes en la vegetación acuática en los mismos. Tres factores son, probablemente, los que operan en estas diferencias encontradas en la vegetación acuática local: el tamaño de la cuenca de drenaje, el tamaño del valle fluvial, y la forma del valle fluvial. Estos tres factores controlan las tasas de sedimentación, además del grado de exposición al mar o a eventos extremos (Rodríguez Ramírez *et al.*, 1997). En resumen, contrasta, por lo tanto, la sensibilidad espaciotemporal de la vegetación acuática frente a la continuidad de la vegetación terrestre en los ambientes de estuario en el contexto del suroeste Ibérico.

1.2 El registro paleoecológico de la Laguna de la Mosca de Sierra Nevada en el contexto de las cordilleras Béticas

La mayoría de los archivos ambientales ubicados en el sur de la península Ibérica se concentran en el entorno de las cordilleras Béticas (Carrión *et al.*, 2015). Al contrario que en la zona costera, en esta zona montañosa, de naturaleza en su mayoría calcárea, aparecen cuevas, pequeñas turberas, paleolagos y lagunas alpinas que han proporcionado registros paleoecológicos (Carrión *et al.*, 2015). Sin embargo, debido al pequeño tamaño de los depósitos fosilíferos, no todos los lugares con potenciales archivos ambientales son adecuados para sondear y, en muchos casos, estos archivos resultan ser estériles (Carrión *et al.*, 2009). La no conservación de restos biológicos en algunos de los archivos ambientales disponibles es debida a su deposición en medios fluctuantes, por lo que la eventual aparición de condiciones oxidantes favorecería la degradación de los restos biológicos (Carrión *et al.*, 2009; Havinga, 1967; Lebreton *et al.*, 2010).

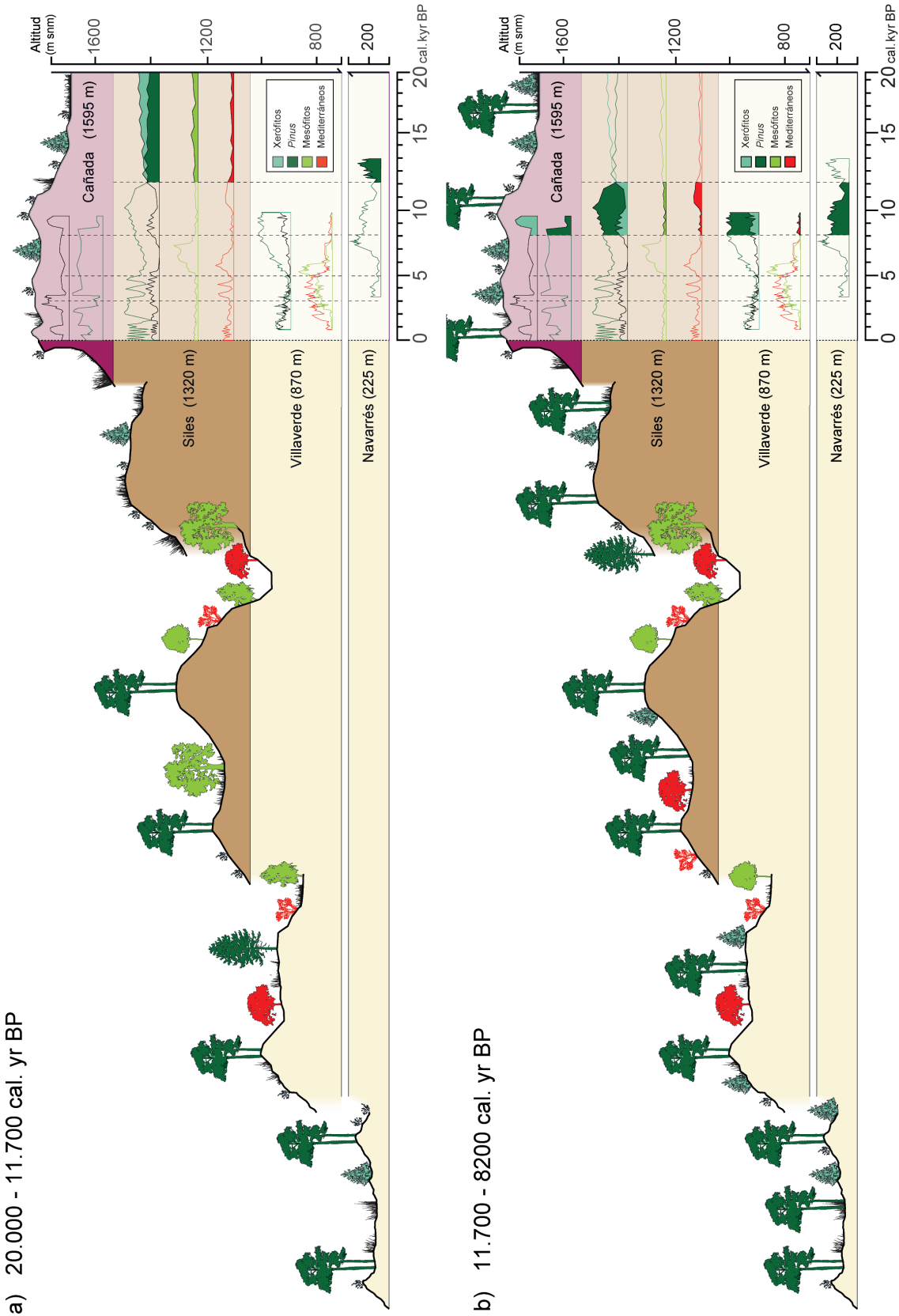
En su conjunto, los archivos ambientales se concentran en las zonas de media montaña y es raro encontrar, por cuestiones tafonómicas, depósitos que se encuentren por encima de los 1000 m snm (Carrión *et al.*, 2015; Manzano *et al.*, 2017). En este sentido, Sierra Nevada constituye un caso excepcional, ya que los fenómenos de glaciario han permitido la formación de lagunas y pequeños humedales por encima de los 2000 m snm (Capítulo 4; Anderson *et al.*, 2011; Jiménez Moreno y Anderson, 2012; Jiménez Moreno *et al.*, 2013, Ramos-Román *et al.*, 2016).

Las zonas de alta y media montaña del sur Ibérico, a pesar de las complicaciones expuestas, se encuentran mucho mejor documentadas que las costeras. De hecho, cada macizo montañoso cuenta, al menos, con algún registro paleoecológico (ej. Anderson *et al.*, 2011; Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 1995, 1999, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2007; Carrión y Dupré, 1996; Fernández *et al.*, 2007; Jiménez Moreno y Anderson, 2012; Jiménez Moreno *et al.*, 2013, Ramos-Román *et al.*, 2016). Sin embargo, las reconstrucciones ambientales y de la vegetación disponibles hasta la fecha siguen dejando vacíos documentales desde los puntos de vista tanto cronológico como espacial.

En las montañas del sur de la península Ibérica no sólo existe una flora muy diversa, sino que los paisajes en los que se distribuye esta flora son únicos, ya que su variabilidad opera a una escala espacial muy pequeña (Aparicio Martínez y Silvestre Domingo, 1987; Blanca *et al.*, 1993, 2000; Blanca y Morales, 1991; Gómez Mercado, 2011; Lorite, 2001; Pérez Latorre *et al.*, 1999; Valle Tendero, 1989; Sainz Ollero *et al.*, 2010; Sánchez Gómez *et al.*, 1997; Sánchez Gómez y Alcaraz Ariza, 1993). Por

lo tanto, pequeñas diferencias en orientación, pendiente o en su historia de usos humanos hacen necesario el estudio de diversos archivos ambientales para poder cubrir su extraordinaria heterogeneidad. Un ejemplo paradigmático en el estudio de esta heterogeneidad espaciotemporal es el de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. La comparación y síntesis de secuencias palinológicas finicuaternarias provenientes de archivos ambientales situados en un transecto altitudinal en dicha sierra (Navarrés, Carrión *et al.*, 1999; Villaverde, Carrión *et al.*, 2001b; Siles, Carrión, 2002; y Cañada de la Cruz, Carrión *et al.*, 2001a; Fig. 5.7) ha permitido reconstruir patrones de desplazamiento altitudinal de distintas especies arbóreas en respuesta a cambios ambientales, detectar fenómenos de inercia y resiliencia de las comunidades vegetales, además de tener una mayor comprensión sobre el origen y el papel de los paisajes actuales (Carrión, 2002).

En el entorno del parque nacional de Sierra Nevada se dispone de varios archivos ambientales que derivan de lagunas, turberas y borreguiles (Figs. 5.1 y 5.8). Los registros paleoecológicos disponibles hasta la fecha se encuentran localizados en enclaves de alta montaña: Laguna de Río Seco (LdRS, 3020 m snm; Anderson *et al.*, 2011; Fig. 5.9), Borreguiles de la Virgen (BdlV, 2590 m snm; Jiménez-Moreno y Anderson, 2012; García-Alix *et al.*, 2012; Fig. 5.10), Laguna de la Mula (LdlM, 2497 m snm; Jiménez-Moreno *et al.*, 2013; Fig. 5.11) y Borreguil de la Caldera (BdlC, 2992 m snm; Ramos-Román *et al.*, 2016). En su conjunto, el registro paleoecológico de la LdlMo presentado en esta tesis doctoral es coherente con los datos paleoambientales disponibles (Capítulo 4). Además, el nuevo registro de la LdlMo, al



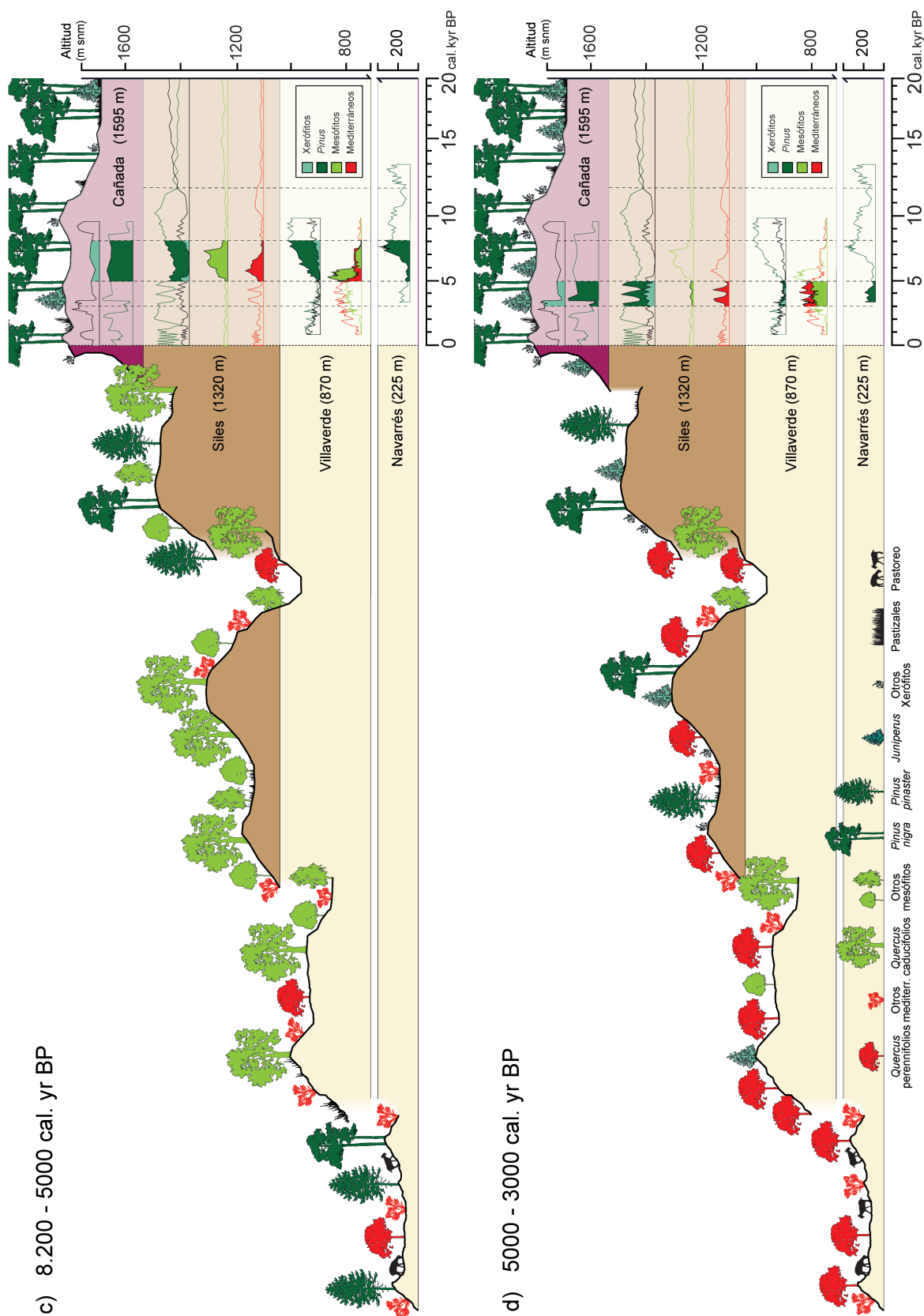


Fig. 5.7. Cambio de los paisajes vegetales en el entorno de las Sierras Béticas nororientales desde el Pleistoceno final (a), a lo largo de la mejora climática del Holoceno temprano (b), el óptimo mesofítico del Holoceno medio (c) y la intensificación de la aridez que marca el principio del Holoceno tardío (d). Redibujado de Manzano *et al.* (2017).

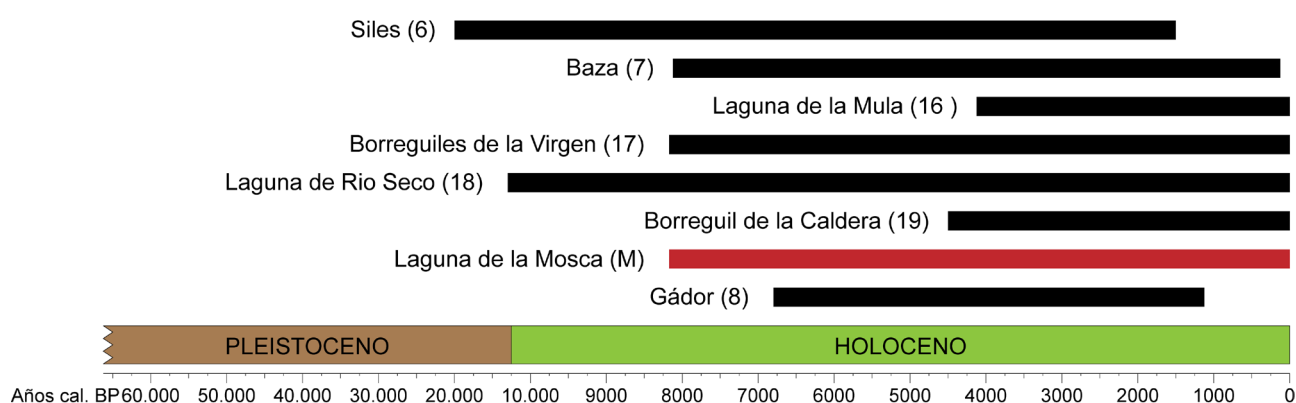


Fig. 5.8. Cronología de las secuencias de montaña mencionadas en el texto. En rojo la nueva secuencia de alta montaña aportada en esta tesis.

ubicarse en la cara norte, completa la diversidad de orientaciones que ofrece el macizo montañoso de Sierra Nevada (Fig. 5.1). Los principales rasgos de la historia del paisaje de Sierra Nevada durante el Holoceno son la importancia de las formaciones de pinar a inicios del Holoceno, la recesión de los pinares y taxa mesófilos hace *ca.* 7000 años con el establecimiento de formaciones submediterráneas de *Pinus* y *Quercus* como resultado de una disminución en la estacionalidad, y la dramática apertura del paisaje hace *ca.* 4500-4000 años debido a una crisis de aridez. Las quercíneas perennifolias serían los taxa arbóreos mejor representados dentro del paisaje abierto, en el que también se detectan actividades antropogénicas (Capítulo 4; Figs. 5.9, 5.10 y 5.11).

La secuencia de cambio ambiental reconstruida para Sierra Nevada es coherente con la aportada por otros registros paleoecológicos regionales provenientes de la Sierra de Baza (1900 m snm; Carrión *et al.*, 2007; Figs. 5.1, 5.8, y 5.12), la Sierra de Gádor (1530 m snm; Carrión *et al.*, 2003; Figs. 5.1, 5.8 y 5.13), y la Sierra de Segura (Siles, 1320 m snm; Carrión, 2002; Figs. 5.1, 5.7 y 5.8). Estos registros paleoecológicos reconstruyen un óptimo mesofítico desde

inicios del Holoceno, seguido por un proceso de aridificación que empezó, a grandes rasgos, hace *ca.* 6000 años y que culminó en una crisis de aridez hace *ca.* 4500 años. Esta crisis de aridez supuso el comienzo del desarrollo de un paisaje abierto dominado por una vegetación predominantemente esclerófila (Figs. 5.12, 5.13 y 5.14). Tanto el proceso de xerofitización como el impacto humano desde época antigua habrían sido los responsables de los patrones de modelado de los paisajes que observamos hoy en día (Carrión 2002; Carrión *et al.*, 2003, 2007).

A pesar de las similitudes regionales entre los registros paleoecológicos de Sierra Nevada con los de otras sierras adyacentes del sur de la península Ibérica, y de las similitudes entre sí de los propios registros ubicados en Sierra Nevada, el registro paleoecológico de la LdlMo presenta una serie de características que ponen de manifiesto la importancia de estudiar múltiples registros paleoecológicos dentro del mismo macizo montañoso. Los movimientos en la línea de bosque son un proceso de relevancia en los ambientes de montaña. Las oscilaciones en la línea de bosque de pinar que se reconstruyen con los datos palinológicos de la LdlMo a lo largo

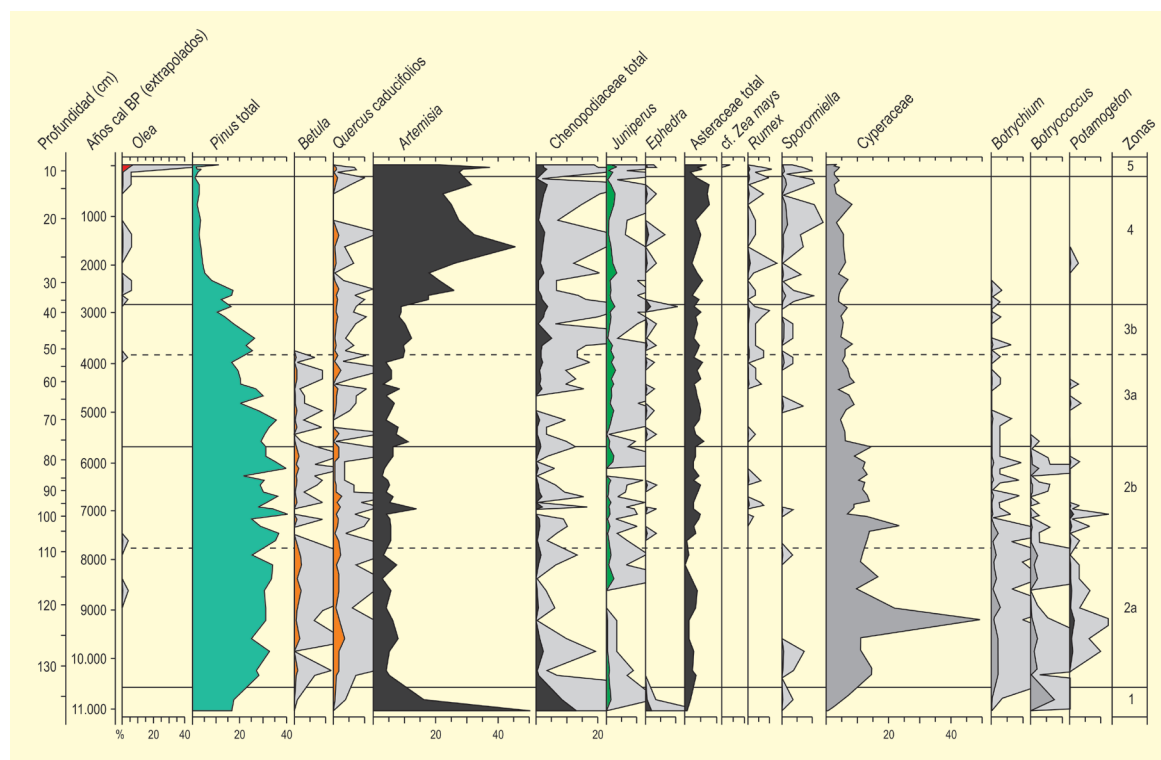


Fig. 5.9. Diagrama polínico resumido de la Laguna de Río Seco. Redibujado de Anderson *et al.* (2011), tomado de Carrión *et al.* (2015).

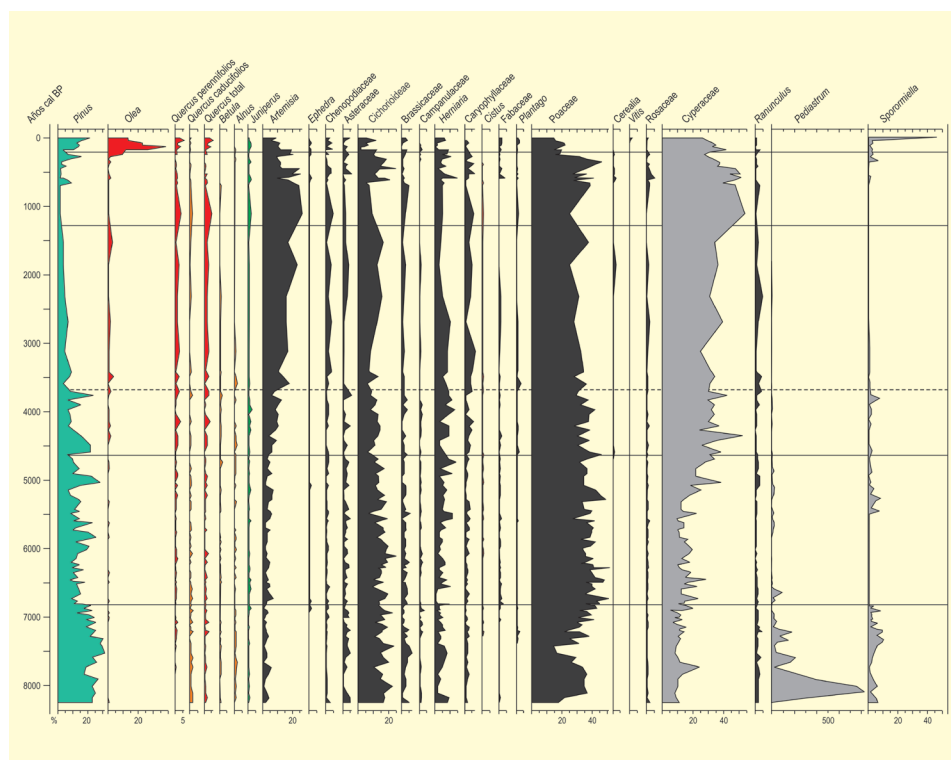


Fig. 5.10. Diagrama polínico resumido de los Borreguiles de la Virgen. Redibujado de Jijénez-Moreno y Anderson (2012), tomado de Carrión *et al.* (2015).

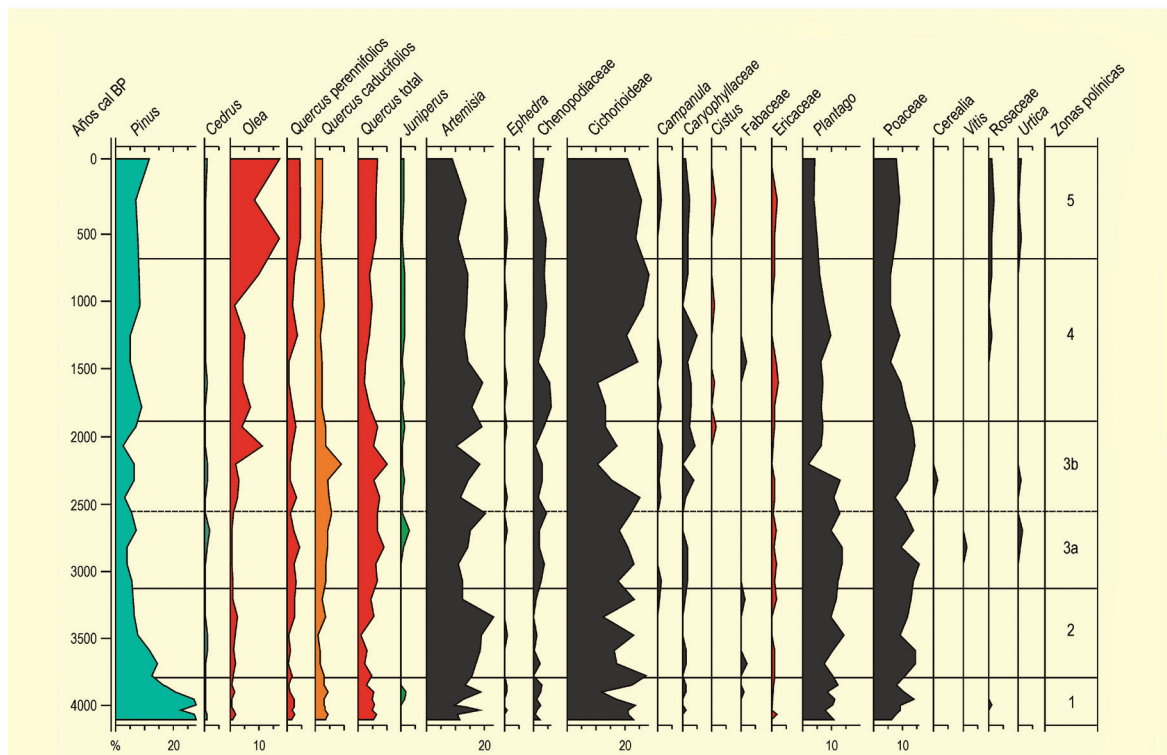


Fig. 5.11. Diagrama polínico resumido de la Laguna de la Mula. Redibujado de Jiménez-Moreno *et al.* (2013), tomado de Carrión *et al.* (2015).

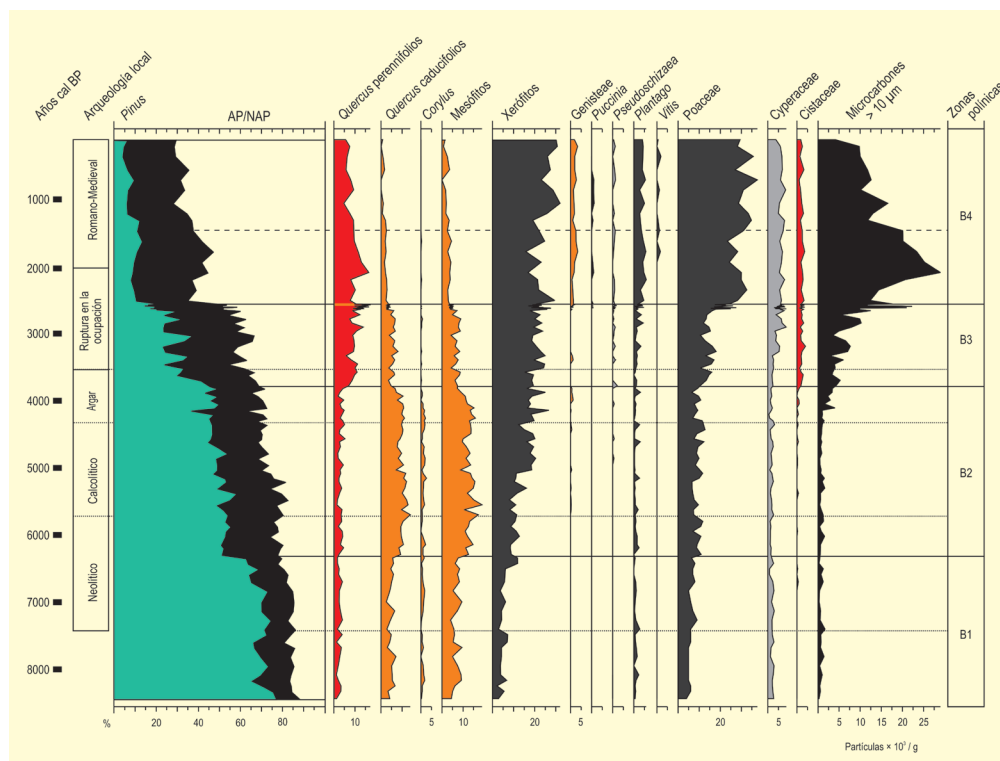


Fig. 5.12. Diagrama sintético (polen y microcarbones) de la Sierra de Baza. Redibujado de Carrión *et al.* (2003), tomado de Carrión *et al.* (2015).

del Holoceno temprano ponen de manifiesto pulsos de aridez de corta duración dentro de un clima relativamente húmedo. Durante los pulsos de aridez, con condiciones más secas, se detecta la expansión de la vegetación crioxerófila ladera abajo en detrimento de los pinares de montaña (Capítulo 4), cuyo desarrollo quedaría limitado por la longitud del periodo vegetativo (Körner, 2003). En momentos húmedos, la vegetación crioxerófila quedaría limitada mientras que la línea de bosque se desplazaría hacia cotas más altas. Cabría esperar que los distintos pisos de vegetación respondieran de manera sincrónica a los cambios ambientales; sin embargo, la vegetación de media y baja montaña reconstruida tras el estudio de la LdlMo se muestra estable. Este patrón diferencial evidencia la presencia de mecanismos de atenuación que compensan la aridez durante los momentos más secos en la media y baja montaña. Estos mecanismos de atenuación estarían relacionados con la dinámica hídrica de los procesos de infiltración del agua en alta montaña y su descarga en las aguas subterráneas de cotas inferiores (Capítulo 4).

Otra de las características que pone de manifiesto la importancia de estudiar múltiples archivos ambientales en el mismo macizo montañoso está relacionada con la detección de respuesta diferencial de las formaciones vegetales a perturbaciones ambientales. Es notable el diferente tipo de respuesta a la aridificación holocena entre la vegetación de la ladera norte y la vegetación de la ladera sur en el macizo de Sierra Nevada. La respuesta rápida de la vegetación que se observa en el registro de la LdlMo, localizado en la ladera norte, hace 4200 años y coincidente con la crisis de aridez, contrasta con la respuesta gradual de la vegetación que muestran los registros paleoecológicos

ubicados en la ladera sur de Sierra Nevada (Capítulo 4; Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno y Anderson, 2012; Figs. 5.9 y 5.10). Esta respuesta diferencial de la vegetación de las dos laderas a la misma perturbación se relaciona con el desarrollo histórico de diferentes formaciones vegetales en ambas laderas. En la cara norte de Sierra Nevada, el registro paleoecológico de la LdlMo pone de manifiesto la existencia de una vegetación de tipo submediterráneo, mixta entre *Quercus pyrenaica* y *Pinus sylvestris/nigra*, a lo largo del Holoceno medio (ca. 7300-4200 años cal. BP) como resultado a la disminución en la estacionalidad. La intensificación de la aridez hace ca. 4200 años coincide con un evento puntual y severo de incendio y con una respuesta rápida de la vegetación, tal y como demuestra la transición brusca de las formaciones submediterráneas mixtas de pinos y quercíneas caducifolias a un colapso forestal en el que las quercíneas perennifolias serían los únicos representantes arbóreos con importancia (Capítulo 4). Sin embargo, la vegetación de la ladera sur de Sierra Nevada durante el Holoceno medio no se corresponde con un bosque de características submediterráneas (Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno y Anderson, 2012; Figs. 5.9 y 5.10). Es muy probable que la cara sur, más cálida, no permitiera el desarrollo abrupto de una vegetación submediterránea como respuesta a los cambios en la estacionalidad tal y como se observa en el caso de la cara norte gracias al registro de la LdlMo. Sin embargo, la intensificación paulatina de la aridez como respuesta a la disminución en la estacionalidad habría afectado a los pinares de manera gradual, hecho que se recoge con el retroceso progresivo del pinar en los registros de la ladera sur (Anderson *et al.*, 2011; Jiménez-Moreno y Anderson, 2012; Figs. 5.9 y 5.10).

2. FACTORES QUE HAN PERMITIDO LA ACUMULACIÓN Y SUPERVIVENCIA DE ELEVADOS NIVELES DE DIVERSIDAD EN DOÑANA Y SIERRA NEVADA

En el conjunto de la zona Mediterránea, los puntos más calientes de la diversidad se asocian a zonas de refugio glaciar (Médail y Quézel, 1999). Estas zonas de refugio glaciar representan aquellos enclaves en los que, pese a las condiciones climáticas desfavorables de la última glaciación, sobrevivieron un gran número de taxa pertenecientes a elementos florísticos muy diversos (Bennet y Provan, 2008; Gavin *et al.*, 2014; Médail y Diadema, 2009; Willis, 1996). No es de extrañar, por lo tanto, que la mayoría de los refugios glaciares y, por extensión, de los puntos calientes de biodiversidad del Mediterráneo se concentren en enclaves térmicos, como zonas costeras, fondos

de valle y gargantas estrechas donde la caída de las temperaturas queda atemperada por efecto de la geomorfología o la exposición (Feliner, 2011; Médail y Diadema, 2009).

Sin embargo, la ubicación de estos refugios glaciares se ha efectuado principalmente usando criterios filogeográficos, florísticos y geobotánicos (ej. Blanca, 2002; Gómez y Lunt, 2007; Grivet y Petit, 2002; Hampe *et al.*, 2003; Heuertz *et al.*, 2006; Lascoux *et al.*, 2003; Lorite, 2001; Migliore *et al.*, 2012; Palmé *et al.*, 2003; Palmé y Vendramin, 2002; Petit *et al.*, 2003, Sánchez Gómez *et al.*, 1997). Estos criterios discriminan las zonas glaciares basándose en la estructura genética de las poblaciones o en la presencia de taxa cuyas distribuciones principales se encuentran en las zonas templada, boreal o ártica (Bennet y Provan, 2008; Feliner, 2011; Gavin *et al.*, 2014).

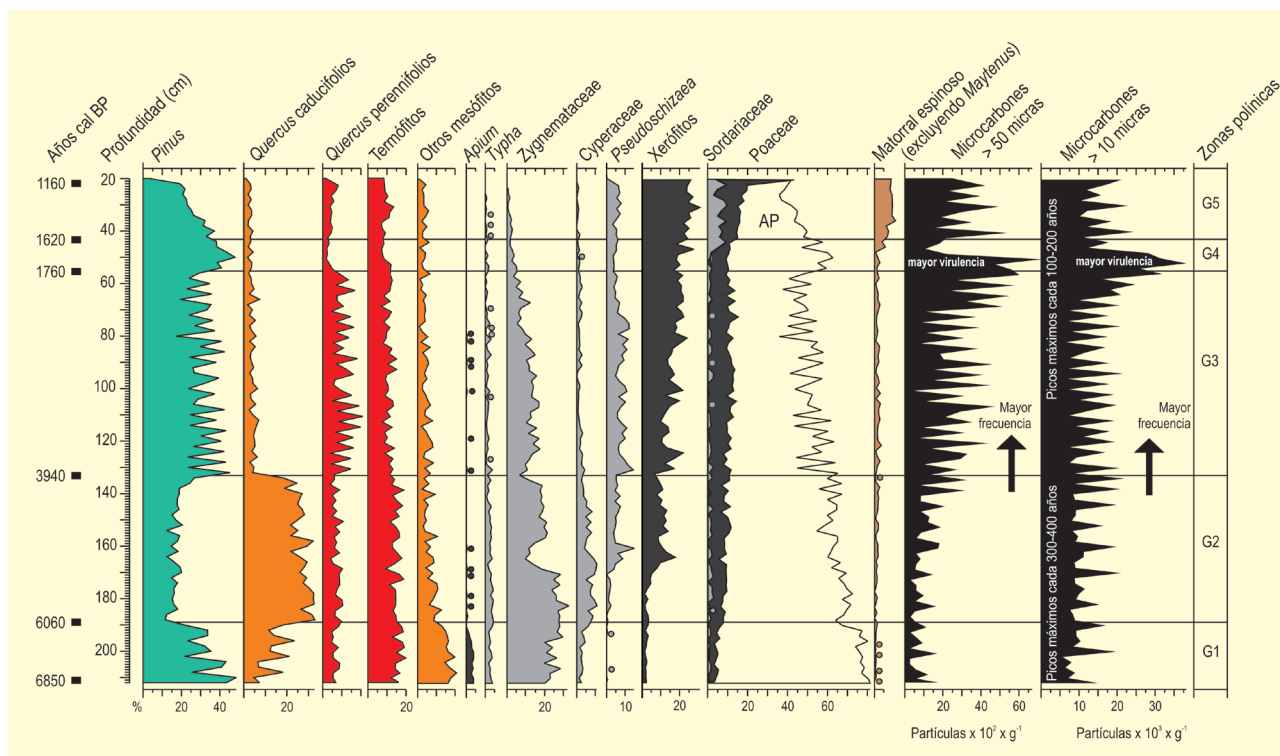


Fig. 5.13. Diagrama sintético (polen y microcarbones) de la Sierra de Gádor. Redibujado de Carrión *et al.* (2007), tomado de Carrión *et al.* (2015).

Lógicamente, estas zonas de refugio glaciario no podrían ser identificadas usando los criterios de corte neontológico arriba descritos si las plantas bajo estudio no hubieran sobrevivido a lo largo del tiempo, y se hubieran mantenido hasta nuestros días, en esos enclaves. Esto pone de manifiesto el importante papel que jugaron tanto el atemperamiento de las condiciones glaciales pleistocenas durante el Holoceno como la tendencia a la aridificación desde mediados del Holoceno en la acumulación y mantenimiento de las elevadas tasas de diversidad en estas zonas señaladas del mediterráneo (Médail y Diadema, 2009; Manzano *et al.*, 2017). De hecho, la disponibilidad de agua en su forma líquida se ha reconocido como un factor limitante, por encima de la temperatura, en la distribución y mantenimiento de la biota en los ambientes bajo un clima mediterráneo (Cowling y Skyes, 1999; Leroy y Arpe, 2007). Por lo tanto, la coincidencia entre las zonas de refugio glaciario y los puntos calientes de diversidad sería la consecuencia tanto de la mejoría térmica como de la estabilidad en el aprovisionamiento de agua líquida a largo plazo.

Consecuentemente, la acumulación de una elevada riqueza florística en los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada se debe tanto al carácter de refugio glaciario de biodiversidad de ambos enclaves (Morales-Molino *et al.*, 2011; Pons y Reille, 1988; Stevenson, 1984; Zazo *et al.*, 1999) como a la supervivencia de la biodiversidad a lo largo del Holoceno, durante milenios, hasta hoy en día. Además, los registros paleoecológicos de Doñana y de Sierra Nevada presentados en esta tesis doctoral ponen de manifiesto la importancia de la acumulación y descarga de las aguas subterráneas en la dinámica y estabilidad de los paisajes holocenos de ambos parques

nacionales y sus entornos frente al desarrollo de las condiciones cada vez más áridas que se han reconstruido desde mediados del Holoceno.

En el enclave costero de Doñana, la descarga de agua subterránea es de capital importancia para la distribución de la diversidad vegetal de una manera diacrónica (Capítulos 2 y 3). La importancia que la disponibilidad hídrica posee para la configuración del paisaje se manifiesta en el carácter edafohigrófilo de la vegetación terrestre, que se segrega a lo largo de un gradiente de profundidad del nivel freático (López Albacete, 2009; Muñoz Reinoso, 2001; Muñoz Reinoso y de Castro, 2005; Muñoz Reinoso y García Novo, 2005; Rivas Martínez, 1980). Por otro lado, las descargas del acuífero condicionan en gran medida la temporalidad y la vegetación de los sistemas acuáticos tanto continentales (lagunas interdunares) como marismos, y, por lo tanto, la distribución y estructura de la biodiversidad (Capítulos 2 y 3; Díaz Paniagua *et al.*, 2010, 2015; Florencio *et al.*, 2014; Sousa *et al.*, 2009; Sousa y García Murillo, 2005). Estos resultados son de especial relevancia para hacer frente a uno de los problemas ambientales más acuciantes a los que se enfrenta el parque nacional de Doñana: la disminución del nivel freático debido a la sobreexplotación de los acuíferos para el mantenimiento del núcleo costero de Matalascañas y de los cultivos de fresa del litoral (Rodríguez y de Stefano, 2013; Serrano y Serrano, 1996). Estas extracciones masivas de agua ya tienen consecuencias medioambientales, como denota la desecación completa de algunos humedales (ej. Laguna del Brezo) y la recesión de las lagunas peridunares durante las últimas décadas (Díaz Paniagua y Aragonés, 2015; Sousa *et al.*, 2009; Sousa y García Murillo, 2005).

Sin embargo, desde una perspectiva temporal más amplia, no se puede explicar la acumulación y mantenimiento de tan elevados niveles de biodiversidad sin contemplar más factores además del que juega el nivel freático. En el entorno costero de las marismas de Doñana, donde la distribución y estructura de la diversidad se articula en torno a los humedales, cabría esperar un colapso de la biodiversidad a medida que los humedales se fueran colmatando. Sin embargo, el registro paleoecológico de ElSo (Capítulo 3) evidencia la importancia que tiene el dinamismo del sustrato, que en este tipo de sistemas significa la destrucción y creación continuada de hábitats. Además, este dinamismo condiciona el volumen y descarga del acuífero (Manzano *et al.*, 2001). Este dinamismo conduce a una diversificación de hábitats que hace que en el entorno de Doñana hayan podido coexistir humedales en distinto grado de envejecimiento a lo largo de milenios, además de modular las descargas hacia las marismas del Guadalquivir (Capítulos 2 y 3).

El archivo ambiental de ElSo, compuesto por tres paquetes orgánicos embebidos entre paquetes de arenas (Capítulo 3), junto con los paquetes orgánicos colgados en los niveles arenosos del acantilado del Asperillo (Morales-Molino *et al.*, 2011; Stevenson, 1984) ponen de manifiesto la ocurrencia de humedales de manera intermitente entre las arenas del entorno de Doñana desde, al menos, el final del Pleistoceno. Desde esta perspectiva temporal más extensa, en el que el dinamismo del sustrato se identifica como un factor clave para el mantenimiento de la diversidad, es más fácil comprender cómo el entorno costero de Doñana es un punto caliente de biodiversidad en la actualidad.

El papel de las aguas subterráneas es igualmente importante para el mantenimiento de la biodiversidad en el entorno de Sierra Nevada. Los procesos de infiltración en alta montaña tienen como consecuencia la recarga de los acuíferos de la sierra y su descarga en las zonas de media y baja montaña (Plaza García y Guzmán Álvarez, 2010). Estas descargas, tanto difusas como en forma de arroyos, son vitales para un gran elenco de especies de la flora nevadense (Fernández Escalante *et al.*, 2006). Las descargas en zonas de media y baja montaña dependen de los procesos de infiltración en las cotas más altas de la sierra y, además de depender del régimen climático de precipitaciones, están muy relacionadas con el desarrollo de la vegetación característica de las zonas de alta montaña, las llamadas formaciones crioxerófilas. Estos pastizales crioxerófilos, en los que abundan las formas adpresas y pulvinulares, contribuyen muy eficientemente a la intercepción de la escorrentía superficial y a su infiltración y drenaje (Gabherr *et al.*, 2010; Körner, 2003).

El registro paleoecológico de la LdlMo pone, por lo tanto, de manifiesto la importancia que las descargas de agua subterránea tienen en la dinámica de la vegetación local (Capítulo 4). El ejemplo más claro es la estabilidad de los bosques planifolios de las cotas medias y bajas en contraposición a las fluctuaciones de la línea de bosque de pinos de alta montaña durante los pulsos áridos detectados entre hace *ca.* 8400 y 7300 años. Hoy en día, los procesos de infiltración y descarga de aguas subterráneas siguen siendo fundamentales para la supervivencia de los últimos bosques de Sierra Nevada, bosques que se limitan a estos enclaves en los que las condiciones predominantemente

áridas del Mediterráneo están compensadas edáficamente (Capítulo 4; Blanca, 2000; Blanco *et al.*, 2005; Lorite *et al.*, 2008; Valle 1985, 2003; Vilches de la Serna 2014). Los bosques que en la actualidad se encuentran en las cotas medias (pinos mediterráneos y encinares) y altas (melojares) proporcionan una conexión ecológica entre zonas altitudinales diferentes, facilitando un nexo biogeográfico entre taxa mediterráneos y boreales (Lorite *et al.*, 2008). En resumen, la provisión continuada de agua es capital en el mantenimiento de las elevadas tasas de biodiversidad que se detectan en los paisajes actuales de Sierra Nevada.

3. COMPRENDER EL PASADO PARA PROYECTAR HACIA EL FUTURO. LA IMPORTANCIA DE LOS AMBIENTES SUBMEDITERRÁNEOS

Las formaciones marcescentes de melojo (*Quercus pyrenaica*) son los últimos retazos de formaciones submediterráneas en el paisaje contemporáneo de Sierra Nevada. Estos melojares marcan la línea de bosque actual en Sierra Nevada, además de alcanzar su límite de distribución meridional y su mayor altitud a nivel de todo el continente europeo (Lorite *et al.*, 2008; Vilches de la Serna, 2014). Estas formaciones relictas de melojo son los últimos retazos de la vegetación submediterránea nevadense que fue muy importante durante más de tres milenios (desde hace *ca.* 7300 hasta hace 4200 años) en el macizo montañoso y que ha persistido hasta nuestros días tras la intensificación de la aridez a lo largo del Holoceno (Capítulo 4). Sin embargo, aunque la importancia de las formaciones submediterráneas haya disminuido en Sierra Nevada tal y como se infiere cuando añadimos

una perspectiva temporal y comparamos las formaciones actuales con las pasadas, las zonas con vegetación de carácter submediterráneo siguen siendo de gran importancia en el conjunto de la península Ibérica (Blanco *et al.*, 2005).

Estas zonas con vegetación de carácter submediterráneo se han definido frecuentemente como ecotono entre las zonas climáticas Eurosiberiana y Mediterránea (Blasi *et al.*, 1999; Bòlos, 1985; Sánchez de Dios, 2009). Estos ecotonos se caracterizan por una atenuación de la longitud o intensidad de la sequía estival característica del clima mediterráneo. El carácter submediterráneo, por lo tanto, se extendería allí donde la precipitación estival es más elevada, donde los suelos están mejor desarrollados, donde los vientos cargados de humedad oceánica son interceptados, así como allí donde la exposición o la fisiografía reducen la evapotranspiración (Blanco *et al.*, 2005; Sánchez de Dios, 2009). Los territorios con estas características ocupan una gran extensión de la península Ibérica, por lo que es muy discutible su consideración como algo más que meros ecotonos, ya que poseen una vegetación singular constituyendo una entidad geobotánica por sí solos (Blanco *et al.*, 2005; Morla y Pineda, 1985; Sánchez de Dios, 2009; Ozenda, 1970).

Los bosques de quercíneas marcescentes, de pino negral (*Pinus nigra* ssp. *salzmanii*) y de sabina albar (*Juniperus thurifera*) ocupan los territorios submediterráneos ibéricos. Las formaciones de estas especies son de naturaleza más o menos abierta, permitiendo el desarrollo de un cortejo florístico muy rico tanto desde el punto de vista funcional como estructural (García-Mijangos *et al.*, 2015; Médail y Quézel, 1999). Esto último es especialmente remarcable en el caso de los bosques de quercíneas

marcescentes, las formaciones submediterráneas más extendidas en el conjunto peninsular (Blanco *et al.*, 2005; Vilches de la Serna, 2004; Sánchez de Dios, 2004).

Los elevados niveles de diversidad que caracterizan a los entornos submediterráneos se enfrentan, sin embargo, a escenarios de cambio global poco alentadores. Las proyecciones climáticas indican un aumento de las temperaturas y, por lo tanto, de la aridificación de la cuenca mediterránea en las próximas décadas (IPCC, 2013). Estas proyecciones incluyen una intensificación de la sequía estival y, por lo tanto, de las condiciones climáticas mediterráneas, hacia latitudes más septentrionales (Barredo *et al.*, 2016). A la vista de estas proyecciones, y teniendo en cuenta los resultados paleoecológicos obtenidos en Sierra Nevada, todo parece indicar que las formaciones vegetales ubicadas en los territorios adyacentes a los de características mediterráneas podrían sufrir cambios florísticos de templadas → submediterráneas → mediterráneas. Teniendo en cuenta la relación geobotánica que asimila los cambios vegetales en altitud con los cambios observables en latitud (von Humboldt y Bonpland, 1769-1859), el devenir de las formaciones submediterráneas actuales de la península Ibérica bien pudiera ser análogo al que experimentaron las formaciones submediterráneas de Sierra Nevada durante el Holoceno (Capítulo 4). En consecuencia, la información paleoecológica obtenida es de directa implementación como soporte teórico para las prácticas de gestión y manejo medioambiental frente al cambio global.

Las formaciones vegetales submediterráneas y templadas ocupan una extensión conjunta de, aproximadamente, dos tercios de la península Ibérica (Blanco *et al.*,

2005; Sánchez de Dios *et al.*, 2009). Por lo tanto, una porción más que significativa de los paisajes del territorio ibérico se enfrentaría a cambios en su cubierta vegetal, quién sabe si de características abruptas como se ha detectado en Sierra Nevada y otros macizos montañosos del sur peninsular como consecuencia de la crisis de aridez (Capítulo 4, Carrión *et al.*, 2003, 2007). Estos cambios en el paisaje no sólo afectarían a la composición florística de los mismos, sino que también podrían tener consecuencias sobre la estructura y funcionalidad de los bosques. Como pone de manifiesto el registro paleoecológico de la LdlMo (Capítulo 4), los pinares de montaña, en respuesta a los cambios en la estacionalidad, permitieron la entrada de quercíneas hace *ca.* 7300 años, emergiendo formaciones mixtas *Pinus-Quercus*. Estas nuevas formaciones mixtas estarían relacionadas con la diferente respuesta de las mismas a eventos de incendio, como los incendios que provocaron el colapso de las formaciones submediterráneas mixtas hace 4200 años dando lugar a un paisaje eminentemente abierto. Procesos similares podrían reproducirse en una fracción bastante significativa del territorio peninsular.

En un contexto de intensificación de la aridez, además de los mencionados cambios en la estructura y función de las formaciones forestales, podría esperarse una mayor tasa de degradación edáfica y, por lo tanto, de erosión de suelos (Ibáñez *et al.*, 2015; Ruiz Sinoga *et al.*, 2012). La erosión de suelos, en última instancia, podría derivar en una menor capacidad de retención hídrica y, como consecuencia, en la retroalimentación positiva de las condiciones áridas (Geeson *et al.*, 2003; Ruiz Sinoga *et al.*, 2012, 2014). A la vista de la importancia entre las relaciones hídricas del suelo y el

mantenimiento de la biodiversidad en el sur de la península Ibérica, una gestión cuidada de las formaciones vegetales que se ubican en los ambientes submediterráneos actuales se hace imprescindible.

4. ¿Y PARA QUÉ SIRVE TODO ESTO? APORTACIÓN DE LA PALEOECOLOGÍA A LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

La utilización de las reconstrucciones ecológicas de escenarios del pasado como análogos para poder predecir posibles escenarios futuros es una de las aplicaciones más directas de la paleoecología a la biología de la conservación (Birks, 1996, 2012; Davies y Bunting, 2010; Gillson, 2015; Rull *et al.*, 2016; Vegas-Vilarrubia *et al.*, 2011; Willis *et al.*, 2010; Willis y Bhagwat, 2010). Adicionalmente, la visión paleoecológica también permite la elucidación de los factores que explican el origen y mantenimiento de la diversidad vegetal en ciertos enclaves, al igual que su distribución dentro de la heterogeneidad de los paisajes vegetales.

Por ejemplo, la provisión continuada de agua en forma líquida ha sido, y todavía es, un componente fundamental para la constitución y mantenimiento de la diversidad vegetal a una escala temporal amplia en los dos puntos calientes de la biodiversidad que constituyen los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada (Capítulos 2, 3 y 4). En el caso de Sierra Nevada, la provisión de agua edáfica está controlada por un componente biológico. Este componente biológico es el que forman las comunidades crioerófilas, que juegan un papel fundamental en los procesos de infiltración (Capítulo 4). Sin embargo, en el caso de Doñana la provisión de

agua edáfica está controlada por un componente fisiográfico, el relacionado con la forma y tamaño de las dunas (Capítulos 2 y 3). La importancia de estos hallazgos pone en valor la necesidad de una perspectiva temporal amplia, más allá de la que ofrecen los registros instrumentales (Birks, 1996; Davies y Bunting, 2010; Willis y Bhagwat, 2010). Esta perspectiva diacrónica, cuando va acompañada de un estudio multidisciplinar tanto a alta resolución cronológica como taxonómica, es imprescindible para la determinación de las características ecosistémicas que contribuyen a la resiliencia de los sistemas ecológicos, al igual que para elucidar cuáles son los factores que controlan la dinámica de la biodiversidad a nivel local. La puesta en práctica de medidas efectivas de conservación de la biodiversidad, por lo tanto, es imposible si no se comprende cuáles son los procesos que mantienen los valores ecológicos objeto de la conservación (Birks, 1996; Davies y Bunting, 2010; Willis y Bhagwat, 2010) o cuál es su estado basal (Bull *et al.*, 2014; Papworth *et al.*, 2009). En este sentido los estudios paleoecológicos permiten la reconstrucción de dichos estados basales (Capítulo 3, Willis *et al.*, 2010). Sin embargo, el estado basal, no es necesariamente estacionario, sino que puede ser dinámico (Capítulo 3). Por lo tanto, una perspectiva diacrónica es también necesaria para reconstruir el estado basal, su funcionalidad y su dinamismo.

Además de la importancia de los estudios paleoecológicos para la detección de procesos que afectan a los ecosistemas a distintas escalas temporales, éstos también pueden informar sobre la escala espacial a la que deben implementarse las medidas de gestión diseñadas para conservar dichos procesos ecológicos. En el caso de Doñana, tanto la barrera litoral como

el manto éolico del Abalario contribuyen a la captación de agua por parte del acuífero y su posterior distribución. Por lo tanto, las medidas de conservación deberían amparar la totalidad del acuífero, ya que éste conecta los distintos hábitats dentro del entorno de la desembocadura del río Guadalquivir. El caso es bastante diferente en Sierra Nevada, ya que si bien la recarga de los acuíferos depende de procesos que actúan en la zona de alta montaña, son las zonas a baja y media altitud las que actúan tanto de reservorio como de corredor para la distribución y movimiento de la biota dentro del macizo (Lorite, 2008). Por lo tanto, la gestión de la alta montaña de Sierra Nevada debería incluir también las zonas bajas y medias, aunque esto pudiera entrar en conflicto con el desarrollo de determinadas actividades humanas.

Aunque parezca contradictorio, esto no significa que la presencia del ser humano y sus actividades deba ser desterrada de estos puntos calientes de la biodiversidad. Existen ejemplos de compatibilidad entre las actividades antropogénicas y el mantenimiento de la diversidad en la gestión tradicional de estos enclaves y de cómo determinadas prácticas tradicionales han contribuido al mantenimiento de algunos componentes de la biodiversidad. En Doñana se posee el ejemplo de los zacallones, humedales artificiales que se construyen excavando hasta alcanzar el nivel freático. Los zacallones se concibieron originalmente como puntos de agua para el ganado (Díaz-Paniagua *et al.*, 2015; Fernández-Zamudio *et al.*, 2016). En la actualidad, estos humedales artificiales juegan un papel fundamental para el mantenimiento de la biodiversidad acuática durante los años más secos, ya que se convierten en los únicos humedales con características

permanentes en muchas áreas, albergando tanto especies como comunidades de elevado interés ecológico (Díaz-Paniagua *et al.*, 2006, 2010; Fernández-Zamudio *et al.*, 2016). En Sierra Nevada, por ejemplo, son las acequias de careo las que han jugado un papel fundamental. Las acequias de careo son una práctica tradicional de irrigación para la creación de pastos de alta montaña (Fernández Escalante *et al.*, 2006; Guzmán Álvarez y Navarro Cerrillo, 2010; Plaza García y Guzmán Álvarez, 2010). Esta práctica tradicional de irrigación ha jugado un papel muy significativo en recarga de los acuíferos y en el aprovisionamiento de agua a altitudes menos elevadas (Plaza García y Guzmán Álvarez, 2010). De hecho, el abandono de esta práctica tradicional durante la segunda mitad del siglo XX ha supuesto una disminución del caudal y el secado estacional o total de varias fuentes y manantiales en Sierra Nevada (Guzmán Álvarez y Navarro Cerrillo, 2010).

Los estudios paleoecológicos también pueden contribuir a la elaboración de políticas de gestión o restauración ecológica. Véase por ejemplo el caso del incendio que asoló cerca de 8500 hectáreas de pinar y monte bajo en el manto eólico del Abalario en las proximidades del parque nacional de Doñana en el verano de 2017. Un aspecto central del debate al respecto de la gestión del terreno sacudido por el brutal incendio es el de si vale la pena hacer esfuerzos para la recuperación de la zona afectada con la plantación masiva de *Pinus pinea* (600 pinos/ha) como medida de restauración ecológica (García Murillo, comunicación personal). Aunque tanto los datos paleoecológicos presentados en esta tesis doctoral (Capítulos 2 y 3) como los aportados por muchos otros registros paleoecológicos del sur de la península

Ibérica (Badal, 1991; Chamorro, 1991; Gil, 1999; López García, 1980, 1988; Martínez y Montero, 2004; Metcalf, 1958; Stevenson, 1984, 1985; Stevenson y Moore, 1988) apoyan el carácter autóctono del pino piñonero en el área, su papel ecológico está relacionado con la diversificación del paisaje (Capítulo 3), lo cual entra en conflicto con su plantación en forma de monocultivo, ya que esta plantación no significaría el mantenimiento del rol ecológico que el pino piñonero juega de manera natural en el ambiente de Doñana.

En resumen, los estudios paleoecológicos ofrecen información sobre las respuestas de la biota a perturbaciones ambientales en el pasado que indudablemente contribuyen a entender la estructura y función de los ecosistemas contemporáneos y pueden ser muy útiles para predecir las respuestas ecológicas a perturbaciones futuras. En esta memoria de tesis doctoral se han presentado las trayectorias ecológicas únicas de tres registros paleoecológicos obtenidos en dos enclaves, uno costero y otro de montaña, del sur de la península Ibérica y que suponen dos puntos calientes de diversidad (Capítulos 2, 3 y 4). Aunque estas tres aproximaciones paleoecológicas carecen de poder predictivo, proporcionan evidencias de alto valor conceptual sobre los aspectos funcionales que gobiernan la dinámica a largo plazo de los ecosistemas de los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada, al igual que su diversidad, generando un marco teórico de base empírica acerca de las posibles respuestas de la vegetación como consecuencia de la gestión del medio natural y a la luz de los escenarios proyectados de cambio global.

5. REFERENCIAS

- Allen, H.D. 2003. A transient coastal wetland: from estuarine to supratidal conditions in less than 2000 years? Boca do Rio, Algarve, Portugal. *Land degradation and development* 14 (3), 265-283.
- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 30, 1615-1629.
- Aparicio Martínez, A., Silvestre Domingo, S. 1987. *Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema*. Agencia del Medio Ambiente Junta de Andalucía. Sevilla.
- Badal, E. 1991. La vegetación durante el Paleolítico superior en el País Valenciano y Andalucía. Resultados antracológicos. En: López García, P., Chamorro, J.G., Navarrete, M.I., Arnanz, A. (Eds). *Arqueología medioambiental a través de los macrorrestos vegetales*. C.S.I.C. y Ayuntamiento de Madrid. Madrid.
- Bennett, K.D., Provan J. 2008. What do we mean by refugia. *Quaternary Science Reviews* 27, 2449-2455.
- Birks, H.J.B. 1996. Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 7, 89-98.
- Birks, H.J.B. 2012. Ecological palaeoecology and conservation biology: controversies, challenges, and compromisos. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services y Management* 84, 292-304.
- Blanca, G. 1993. El origen de la flora andaluza. En: Valdés B (Ed.), Blanca G., Domínguez E., Cabezudo B., Nieto J., Silvestre S. *Introducción a la flora andaluza*. Consejería de Cultura y del Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Blanca, G. 2000. *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Blanca, G., Morales, C. 1991. *Flora del Parque Natural de la Sierra de Baza*. Monográfica Tierras del Sur. Universidad de Granada. Granada.
- Blasi, C., Carranza, M.L., Filesi, L., Tilia, A., Acosta, A. 1999. Relation between climate and vegetation along a Mediterranean-Temperate boundary in central Italy. *Global Ecology and Biogeography* 8, 17-27.
- Bolòs, O. 1985 Le territoire subméditerranéen et le territoire carpetano-atlantique dans la Péninsule Ibérique. *Botanica Helvetica* 95 (1), 13-17.
- Bull, J.W., Gordon, A., Law, E.A., Suttle, K.B., Milner-Gulland, E.J. 2014. Importance of baseline specification in evaluating conservation interventions and achieving no net loss of biodiversity. *Conservation Biology* 28 (3), 799-809.

- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21, 2047-2066.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C., Munuera, M. 2001a. Crossing forestal thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11, 635-653.
- Carrión, J.S., Dupré, M. 1996. Late Quaternary vegetational history at Navarrés, Eastern Spain. A two core approach. *New Phytologist* 134, 177-191.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P., Montes, R. 1995. A palaeoenvironmental study in semi-arid Southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science* 22, 355-367.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Leroy, S.A.G., Bailey, G.N., López-Sáez, J.A., Burjachs, F., Gil-Romera, G., García-Antón, M., Gil-García, M.J., Parra, I., Santos, L., López-García, P., Yll, E.I., Dupré, M. 2009. Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the value of negative results. *Internet Archaeology* 25, 1-53.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., López-Merino, L., Peña, L., Burjachs, F., López-Sáez, J.A., García-Antón, M., Carrión Marco, Y., Uzquiano, P., Postigo, J.M., Barrón, E., Allué, E., Badal, E., Dupré, M., Fierro, E., Manzano, S., Munuera, M., Rubiales, J.M., García Amorena, I., Jiménez Moreno, G., Gil Romera, G., Leroy, S., García-Martínez, M.S., Montoya, E., Fletcher, W., Yll, E., Vieira, M., Rodríguez-Ariza, M.O., Anderson, S., Peñalba, C., Gil García, M.J., Pérez Sanz, A., Albert, R.M., Díez, M.J., Morales, C., Gómez Manzaneque, F., Parra, I., Ruiz Zapata, B., Riera, S., Zapata, L., Ejarque, A., Vegas, T., Rull, V., Scott, L., Andrade, A., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Moreno, E., Hernández-Mateo, L., Ochando, J., Pérez Navarro, M.A., Sánchez Baena, J.J., Riquelme, J.A., Iglesias, R., Franco, F., Chaín, C., Figueiral, I., Grau, E., Matos, M., Jiménez Espejo, F., Arribas, A., Garrido, G., Finlayson, G., Finlayson, C., Ruiz, M., Pérez Jordá, G., Miras Y., 2015. *Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Sánchez Quirante, 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.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M., Andrade, A. 2001b. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89, 783-797.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J., Chaín, C. 2003. Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13, 839-849.

- Carrión, J.S., van Geel, B. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany and Palynology* 106, 209-236.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Willis, K.J., Sánchez, P. 2004. Holocene fire history of the eastern plateaux in the Segura Mountains (Murcia, southeastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 132, 219-236.
- Chamorro J.G. 1991. Campaña de flotación en el Castillo de Doña Blanca (Pº de Sª Mª, Cádiz). Método, Muestreo y Resultados. En: López García, P., Chamorro, J.G., Navarrete, M.I., Arnanz, A. (Eds). *Arqueología medioambiental a través de los macrorrestos vegetales*. C.S.I.C. y Ayuntamiento de Madrid. Madrid.
- Cowling, S.A., Skyes, M.T. 1999. Physiological significance of low atmospheric CO₂ for plant-climate interactions. *Quaternary Research* 52, 237-242.
- Davies, A.L., Bunting, M.J. 2010. Applications of Palaeoecology in Conservation. *The Open Ecology Journal* 3, 54-67.
- Díaz Paniagua, C., Aragonés, D. 2015. Permanent and temporary ponds in Doñana National Park (SW Spain) are threatened by desiccation. *Limnetica* 34 (2), 407-424.
- Díaz-Paniagua, C., Fernández Zamudio, M.R., Serrano Martin, L., Florencio Díaz, M., Gómez Rodríguez, C., Sousa, A., Sánchez Castillo, P., García-Murillo, P., Siljestrom, P. 2015. *El Sistema de Lagunas Temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Díaz-Paniagua, C., Fernández-Zamudio, R., Florencio, M., García-Murillo, P., Gómez-Rodríguez, C., Portheault, A., Siljeström, P. 2010. Temporary ponds from Doñana National Park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica* 29 (1), 41-58.
- Díaz-Paniagua, C., Gómez-Rodríguez, C., Portheault, A., De Vries, W. 2006. Distribución de los anfibios del Parque Nacional de Doñana en función de la densidad y abundancia de los hábitats de reproducción. *Revista española de herpetología* 20, 17-30.
- Díaz-Paniagua, C., Fernández-Zamudio, R., Florencio, M., García-Murillo, P., Gómez-Rodríguez, C., Portheault, A., Serrano, L., Siljestrom, P. 2010. Temporary ponds from the Doñana national park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica* 29, 41-58.
- Feliner, G.N. 2011. Southern European glacial refugia: a tale of tales. *Taxon* 60 (2), 365-372.
- Fernández-Zamudio, R., García-Murillo, P., Díaz-Paniagua, C. 2016. Aquatic plant distribution is driven by physical and chemical variables and hydroperiod in a mediterranean temporary pond network. *Hydrobiologia* 774 (1), 123-135.

- Fernández, S., Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G., Riquelme, J.A. 2007. The Holocene and Late Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios* 40, 75-90.
- Fletcher, W.J., Boski, T., Moura, D. 2007. Palynological evidence for environmental and climatic changes in the Guadiana Valley, Portugal, during the last 13000 years. *The Holocene* 17, 481-494.
- Florencio, M., Serrano, L., Siljeström, P., Fernández-Zamudio, R., García-Murillo, P., Díaz-Paniagua, C., 2014. The influence of geomorphology on the composition of aquatic flora and fauna within a temporary pond network. *Limnetica* 33 (2), 327-340.
- García-Mijangos, I., Campos, J. A., Biurrun, I., Herrera, M., Loidi, J. 2015. Marcescent forests of the Iberian Peninsula: floristic and climatic characterization. *Warm-Temperate Deciduous Forests around the Northern Hemisphere* 1, 119-138.
- Gastaldo, R.A. 2012. Taphonomic controls on the distribution of palynomorphs in tidally influenced coastal deltaic settings. *Palaios* 27 (11), 798-810.
- Gavin, D.G., Fozpatrick, M.C., Guggen, P.F., Heath, K.D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S.Z., Hampe, A., Sheng Hu, F., Ashcroft, M.B., Bartlein, P.J., Blois, J.L., Carstens, B.C., Davis, E.B., de Lafontaine, G., Edwards, M.E., Fernández, M., Henne, P.D., Herring, E.M., Holden, Z.A., Kong, W., Liu, J., Magri, D., Matzke, N.J., McGlone, M.S., Saltré, F., Stigall, A.L., Tsai, Y.H.E., Williams, J.W. 2014. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist* 204, 37-54.
- Geeson, N. A., Brandt, C.J., Thornes, J. B. (Eds.). 2003. *Mediterranean desertification: a mosaic of processes and responses*. John Wiley y Sons.
- Gil L. 1999. La transformación histórica del paisaje: la permanencia y la extinción local del pino piñonero. En: Marín Pageo, F., Domingo Santoa, J., Calzado Carretero, A. (Eds.). *Los montes y su historia. Una perspectiva política, económica y social*. Universidad de Huelva y Empresa Nacional de Celulosa. Huelva.
- Gillson, L. 2015. *Biodiversity Conservation and Environmental Change: Using palaeoecology to manage dynamic landscapes in the Anthropocene*. Oxford Scholarship Online.
- Gómez Mercado, F. 2011. *Vegetación y Flora de la Sierra de Cazorla*. Guineana. Universidad del País Vasco. Leioa.
- Gómez, A., Lunt, D.H. 2007. Refugia within refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. En: Weis, S., Ferrand, N. (Eds.) *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer.
- Grabherr, G., Gottfried, M., Pauli, H. 2010. Climate change impacts in alpine environments. *Geography Compass* 4 (8), 1133-1153.

- Grivet, D., Petit, R.J. 2002. Phylogeography of the common ivy (*Hedera* sp.) in Europe: genetic differentiation through space and time. *Molecular Ecology* 11, 1351-1362.
- Hampe, A., Arroyo, J., Jordano, P., Petit, R.J. 2003. Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12, 3415-3426.
- Havinga, A.J. 1967. Palynology and pollen preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2 (1-4), 81-98.
- Heuertz, M., Carnevale, S., Fineschi, S., Sebastiani, F., Hausman, J.F., Paule, L., Vendramin, G.G. 2006. Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (Oleaceae): roles of hybridization and life history traits. *Molecular Ecology* 15, 2131-2140.
- Horowitz, A. 1992. *Palynology of arid lands*. Elsevier xxi. Amsterdam
- Ibáñez, J.J., Pérez-Gómez, R., Oyonarte, C., Brevik, E.C. 2015. Are There Arid Land Soils in Southwestern Europe? *Land Degradation and Development* 26, 853-862.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Jahns, S. 2005. The Holocene history of vegetation and settlement at the coastal site of Lake Voukaria in Acarnania, western Greece. *Vegetation History and Archaeobotany* 14 (1), 55-66.
- Jiménez-Moreno, G., Anderson, R.S. 2012. Holocene vegetation and climate change recorded in alpine bog sediments from the Borreguiles de la Virgen, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Research* 77, 44-53.
- Jiménez-Moreno, G., García-Alix, A., Hernández-Corbalán, M.D., Anderson, R.S., Delgado-Huertas, A. 2003. Vegetation, fire, climate and human disturbance history in the southwestern Mediterranean area during the Late Holocene. *Quaternary Research* 79, 110-122.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin.
- Lario J., Dabrio, C.J., Zazo, C., Goy, J.L., Borja, F., Cabero, A., Bardají, T., Silva, P.G. 2010. Comment on "Formation of the chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): Observations and geomorphic model" by A. Rodríguez-Ramírez, C.M. Yáñez-Camacho [*Marine Geology* 254 (2008) 187-196]. *Marine Geology* 275, 283-286.
- Lascoux, M., Palmé, A.E., Cheddadi, R., Latta, R.G. 2003. Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 359, 197-207.

- Lebreton, V., Messenger, E., Marquer, L. Renault-Miskovsky, J. 2010. A neotaphonomic experiment in pollen oxidation and its implications for archaeopalynology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162(1), 29-38.
- Leroy, S.A.G., Arpe, K. 2007. Glacial refugia for summer-green trees in Europe and south-west Asia as proposed by ECAHM3 time-slice atmospheric model simulations. *Journal of Biogeography* 34, 2115-2128.
- López Albacete, I. 2009. *La vegetación del manto eólico de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Huelva.
- López García P. 1980. Estudio de semillas prehistóricas en algunos yacimientos españoles. *Trabajos de Prehistoria* 37, 419-432.
- López García P. 1988. El Neolítico Andaluz. En: López García (Coord.). *El Neolítico en España*. Ediciones Cátedra.
- Lorite J. 2001. *Estudio florístico y fitosociológico de la Sierra Nevada almeriense: bases para la gestión de las comunidades vegetales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- Maltby, E., Immirzi, P. 1993. Carbon dynamics in peatlands and other wetland soils regional and global perspectives. *Chemosphere* 27 (6), 999-1023.
- Manzano, M. 2001. Clasificación de los humedales de Doñana atendiendo a su funcionamiento hidrológico. *Hidrogeología y Recursos Hidráulicos* 13, 57- 75.
- Manzano, S., Carrión, J.S., López-Merino, L., González-Sampériz, P., Munuera, M., Fernández, S., Martín-Lerma, I., Gómez-Ferreras, M.C. 2017. Mountain strongholds for woody angiosperms during the Late Pleistocene in SE Iberia. *Catena* 149, 701-712.
- Martínez, F., Montero, G. 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of South Western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology* 175, 1-18.
- Médail, F., Quézel, P. 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology* 13, 1510-1513.
- Menéndez-Amor, J., Flörschutz, F. 1962. Resultado del análisis paleobotánico de una capa de turba en las cercanías de Huelva (Andalucía). *Estudios geológicos* 20, 183-186.
- Metcalf C.R. 1958. Gorham's Cave: Report on the plant remains. *Bulletin of the Institute of Archaeology* 4, 219.
- Migliore, J., Baumel, A., Juin, M., Médail F. 2012. From Mediterranean shores to central Saharan mountains: key phylogeographical insights from the genus *Myrtus*. *Journal of Biogeography* 39, 942-956.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J.M., García-Antón, M., Zazo, C. 2011. Vegetation and environmental conditions in the Doñana Natural Park coastal area (SW Iberia) at the beginning of the last glacial cycle. *Quaternary Research* 75 (1), 205-212.

- Morla, C., Pineda, F.D. 1985. The woody vegetation in the Mediterranean-Atlantic boundary in the North West of the Iberian Peninsula. *Candollea* 40, 435-446.
- Muñor-Reinoso, J.C., de Castro, F.J. 2005. Application of a statistical water-table model reveals connection between dunes and vegetation at Doñana. *Journal of Arid Environments* 60, 663-679.
- Muñoz Reinoso, J.C. 2001. Vegetation changes and groundwater abstraction in SW Doñana, Spain. *Journal of Hydrology* 242, 197-209.
- Muñoz-Reinoso, J.C., García Novo, F. 2005. Multiscale control of vegetation patterns: the case of Doñana (SW Spain). *Landscape Ecology* 20, 51-61.
- Neumann, F. H., Kagan, E.J., Schwab, M.J., Stein, M. 2007. Palynology, sedimentology and palaeoecology of the late Holocene Dead Sea. *Quaternary Science Reviews* 26, 1476-1498.
- Ozenda, P. 1970. Sur une extension de la notion de zone et d'étage subméditerranéens. *Compte Rendues de la Société Biogéographique* 415, 92-103.
- Palmé, A.E., Su, Q., Rautenberg, A., Manni, F. Lascoux, M. 2003. Postglacial recolonization and cp DNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology* 12, 201-212.
- Palmé, A.E., Vendramin, G.G. 2002. Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana*. *Molecular Ecology* 11, 1769-1779.
- Papworth, S.K., Rist, J., Coad, L., Milner-Gulland, E.J. 2009. Evidence for shifting baseline syndrome in conservation. *Conservation Letters* 2 (2), 93-100.
- Pérez Latorre, A., Galán de Mera, A., Navas, P., Navas, D., Gil, Y., Cabezudo, B. 1999. Datos sobre la flora y vegetación del Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz-Málaga, España). *Acta Botanica Malacitana* 24, 133-184.
- Pons, A., Reille, M., 1988. The Holocene and Late Pleistocene pollen record from (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66, 243-263.
- Reimer, P.J., Reimer, R.W. 2001. A marine reservoir correction database and on-line interface. *Radiocarbon* 43 (2A), 461-463.
- Rivas Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S., Valdés, E. 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2, 5-190.
- Rodríguez-Ramírez, A., Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L.M, Clemente, L., Cantano, M., Belluomini, G., Manfra, L., Improta, S. 1997. Evolución de la costa atlántica onubense (SO España) desde el máximo flandriense a la actualidad. *Boletín Geológico y Minero* 108 (4-5), 465-475.

- Rodríguez, J., De Stefano, L. 2013. Intensively irrigated agriculture in the north-west of Doñana. En: De Stefano, L., Llamas, M.R. (Eds.) *Water, Agriculture and the Environment in Spain: can we square the circle?* Taylor y Francis Group, Londres.
- Ruiz-Sinoga, J.D., Gabarrón-Galeote, M.A., Cerdà, A., Martínez-Murillo, J.F. 2014. Contribution of the climatic transect approach application to the study of soil degradation in South of Spain. In: *EGU General Assembly Conference Abstracts* (Vol. 16).
- Ruiz-Sinoga, J.D., Romero-Díaz, A., Sarah P., Martínez-Murillo, J.F. 2012. Variability of relationships between soil organic carbon and some soil properties in Mediterranean rangelands under different climatic conditions. (South of Spain). *Catena* 94, 17-25.
- Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., Montoya, E. 2016. The neotropical Gran Sabana region: Palaeoecology and conservation. *The Holocene* 26, 1162-1167.
- Sainz Ollero, H., Sánchez de Dios, R., García-Cervigón Morales, A. 2010. La cartografía sintética de los paisajes vegetales españoles: una asignatura pendiente en geobotánica. *Ecología* 23, 249-272.
- Sánchez Gómez P., Alcaraz Ariza F. 1993. *Flora Vegetación y Paisaje Vegetal de las sierras de Segura orientales*. Instituto de estudios albacetenses, Diputación de Albacete, Albacete.
- Sánchez Gómez, P., Güemes Heras, J., Herranz Sanz, J.M., Fernández Jiménez, S., López Vélez, G., Martínez Sánchez, J.J. 1997. *Plantas vasculares, endémicas, amenazadas o raras de la provincia de Albacete*. Instituto de estudios albacetenses. Diputación de Albacete. Albacete.
- Sánchez Gómez, P., Güemes Heras, J., Herranz Sanz, J.M., Fernández Jiménez, S., López Vélez, G., Martínez Sánchez, J.J. 1997. *Plantas vasculares, endémicas, amenazadas o raras de la provincia de Albacete*. Instituto de estudios albacetenses. Diputación de Albacete. Albacete.
- Schneider, H., Höfer, D., Trog, C., Busch, S., Schneidern M., Baadem J., Daut, G., Mäusbacher, R. 2010. Holocene estuary development in the Algarve Region (southern Portugal) - a reconstruction of sedimentological and ecological evolution. *Quaternary International* 221, 141-158.
- Schneider, H., Höfer, D., Trog, C., Mäusbacher, R. 2016. Holocene landscape development along the Portuguese Algarve coast - A high resolution palynological approach. *Quaternary International* 407, 47-63.
- Serrano, L., Serrano, L. 1996. Influence of Groundwater Exploitation for Urban Water Supply on Temporary Ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management* 46, 229-238.
- Siani, G., Paterne, M., Arnold, M., Bard, E., Métivier, B., Tisnerat, N. and Bassinot, F. 2000. Radiocarbon reservoir ages in the Mediterranean Sea and Black Sea. *Radiocarbon* 42 (2), 271-280.

- Sousa, A., García-Murillo, P. 2005. *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Sousa, A., García-Murillo, P., Morales, J., and García-Barrón, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the coastal ponds in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66, 1508-1514.
- Stevenson, A.C. 1984. Studies on the vegetational history of SW Spain III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11, 527-551.
- Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12, 243-268.
- Stevenson, A.C., Moore P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations of a valley mire at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15, 339-361.
- Trog, C., Hempel, R., Frenzel, P., Mäusbacher, R. 2015. Holocene palaeoenvironmental changes in three lagoons on the Algarve coast of Portugal. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 95, 203-221.
- Trog, C., Höfer, D., Frenzel, P., Camacho, S., Scheneider, H., Mäusbacher, R. 2013. A multi-proxy reconstruction and comparison of Holocene palaeoenvironmental changes of the Alvor and Alcantarilha estuaries (southern Portugal). *Révue de Micropaleontologie* 56 (4), 131-158.
- Valle Tendero, F., Gomez Mercado, F., Mota Poveda, JF., Díaz de la Guardia, C. 1989. *Parque Natural de Cazorla Segura y Las Villas*. Guía Botánico Ecológica. Rueda. Madrid.
- Vegas-Vilarrúbia, T., Rull, V., Montoya, E., Safont, E. 2011. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics. *Quaternary Science Reviews* 30, 2361-2388.
- von Humboldt, A., Bonpland A. 1769 -1859. *Essai sur la géographie des plantes. Essay on the geography of plants*. Ed. Jackson, S. T. 2009. Chicago University Press. Chicago.
- Willis K.J., Bhagwat, S.A. 2010. Questions of importance to the conservation of global biological diversity: answers from the past. *Climate of the Past* 6, 1139-1162.
- Willis, K.J. 1996. Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour* 20 (3), 110-114.
- Willis, K.J., Bailey, R.M., Bhagwat, S.A., Birks, H.J.B. 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 583-591.
- Zazo, C., Dabrio, C., González, A., Sierro, F., Yll, E.I., Goy, J.L., Luque, L., Pantaleón-Cano, J., Soler, V., Roure, J.M., Lario, J., Hoyos, M., Borja, F. 1999. The record of the latter

glacial and interglacial periods in the Guadalquivir marshlands (Mari López drilling, S.W. Spain). *Geogaceta* 26, 119-122.

Zhang, Y., Li, C., Trettin, C.C., Li, H., Sun, G. 2002. An integrated model of soil, hydrology, and vegetation for carbon dynamics in wetland ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 16(4), 1-17.

6

Conclusiones/ Conclusions



CONCLUSIONES

I. GENERALES

1. Los nuevos archivos paleoambientales que se han obtenido en el parque nacional costero de Doñana – Lucio de la Cancela de la Aulaga y Laguna de El Sopotón – y en las montañas del parque nacional de Sierra Nevada – Laguna de la Mosca – se han analizado a alta resolución recurriendo a una aproximación multi-indicador que ha proporcionado una resolución tanto cronológica como taxonómica sin precedentes para el sur de la península Ibérica.

2. La inusual información taxonómica obtenida ha proporcionado datos relevantes para ciertos taxa clave en el contexto del sur de la península Ibérica; mientras que la contextualización temporal obtenida para los tres registros ha proporcionado información de calidad para distintos momentos dentro del Holoceno.

II. VEGETACIÓN COSTERA TERRESTRE

3. Los paisajes terrestres de las zonas costeras del suroeste ibérico estuvieron poblados por una flora dominada por *Pinus*

pinea/halepensis tipo, *Quercus suber* y otras quercíneas perennifolias. Esta vegetación muestra una marcada resiliencia durante el Holoceno.

4. Las pequeñas diferencias locales en la vegetación terrestre que se observan en el contexto del suroeste de la península Ibérica están probablemente relacionados con diferencias en el sustrato, la orientación y la exposición al mar de los distintos enclaves.

5. El papel de las aguas subterráneas ha sido clave en la permanencia de la tipología paisajística de las costas a pesar de la evidente tendencia a la aridificación que se detecta durante el Holoceno.

III. VEGETACIÓN ACUÁTICA COSTERA

6. La vegetación acuática de los estuarios del suroeste ibérico parece haber respondido a factores locales como el tamaño y la forma de la cuenca fluvial. Sin embargo, los datos paleoecológicos en estos sistemas transicionales son escasos debido a los problemas tafonómicos inherentes a los archivos ambientales localizados en ambientes costeros.

7. La actividad solar parece haber controlado las dinámicas de la vegetación y las tendencias de la biodiversidad en Doñana, modulando los regímenes de viento que controlan el desarrollo y movimiento de las dunas. Este factor controlaría las descargas de aguas subterráneas hacia las marismas del Guadalquivir y hacia los humedales interdunares.

8. La resiliencia de la vegetación acuática frente a cambios ambientales, tanto abruptos (ej. tsunamis y tormentas) como graduales, en las marismas del río Guadalquivir depende de la conectividad entre los humedales marginales y centrales del estuario.

IV. PAISAJES DE MONTAÑA

9. La dinámica de los paisajes de Sierra Nevada parece haber sido controlada por la disminución de la estacionalidad en la transición entre el Holoceno inicial y el Holoceno medio, y por la intensificación de la aridez en la transición entre el Holoceno medio y el Holoceno final. Este patrón de cambio paisajístico es coherente con el encontrado en otras montañas del sur de la península Ibérica.

10. La resiliencia de los bosques submediterráneos localizados en las cotas medias de Sierra Nevada a lo largo del Holoceno medio pone de manifiesto la importancia que tiene la descarga de aguas subterráneas como mecanismo de atenuación ambiental frente a eventos de aridificación.

V. BIODIVERSIDAD Y AGUAS SUBTERRÁNEAS

11. Los altos niveles de biodiversidad concentrados en los paisajes de los parques nacionales de Doñana y Sierra Nevada estarían

relacionados con el papel jugado por las aguas subterráneas como amortiguadoras de la aridez, el principal factor limitante en los ambientes mediterráneos.

12. La amortiguación de la aridez mediada por la dinámica de las aguas subterráneas puede estar controlada bien por componentes bióticos (formaciones crioxerófilas en las cumbres de Sierra Nevada) o abióticos (tamaño y forma de los sistemas dunares de Doñana).

VI. BOSQUES SUBMEDITERRÁNEOS Y CAMBIO GLOBAL

13. La diferente estructura y funcionamiento de los bosques submediterráneos mixtos de pinos y quercíneas reconstruidos para mediados del Holoceno en Sierra Nevada, en comparación con los pinares detectados para el Holoceno inicial, significó una respuesta diferencial de la masa forestal frente a los eventos de incendio. Esto supuso el colapso de dichos bosques mixtos de características submediterráneas para dar paso a formaciones abiertas de quercíneas perennifolias hace unos 4200 años. Este escenario ecológico proporciona un escenario análogo de la posible respuesta que los bosques submediterráneos ibéricos actuales podrían tener frente al aumento de la aridez proyectado por los modelos de cambio global.

VII. PALEOECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

14. La incorporación de datos paleoecológicos a la biología de la conservación significa la provisión de un monitoreo ambiental a una escala temporal amplia. Esto resulta de gran relevancia para la mejora de la conservación y del manejo del medio natural. Las políticas de conservación mejorarían sustancialmente si se identificaran con precisión las metas a conservar,

es decir, con la identificación de los factores espaciotemporales que controlan la dinámica de la diversidad, de las características que contribuyen a la resiliencia de la biodiversidad, del dinamismo de los estados basales de los ecosistemas, o del papel que las actividades antropogénicas juegan en los ecosistemas.

CONCLUSIONS

I. GENERAL

1. The new environmental archives obtained at the coastal Doñana National Park – Lucio de la Cancela de la Aulaga and Laguna de El Sopotón – and the mountainous Sierra Nevada National Park – Laguna de la Mosca – have been analysed using a high-resolution multi-proxy palaeoecological approach providing unprecedented taxonomic and chronological resolutions for the south of the Iberian peninsula.

2. The unique taxonomic information has provided coverage for previously understudied aspects of key southern Iberian taxa, while the coherent chronological frameworks have delivered quality information for Holocene time periods.

II. COASTAL UPLAND VEGETATION

3. Iberian coastal upland landscapes showed inertia during the Holocene displaying a stable flora dominated by *Pinus pinea*/*halepensis* type, *Quercus suber* and other evergreen *Quercus* taxa.

4. The small local differences in the coastal upland vegetation assemblages in southwestern Iberia are most likely linked to different substrate, slope orientation and exposure to the sea.

5. The role of groundwater has been key for the inertia of the coastal upland landscapes against the Holocene aridification trend.

III. COASTAL AQUATIC VEGETATION

6. The aquatic vegetation of the southwestern Iberian estuaries plausibly responds to local factors such as the size and shape of the fluvial valley. However, palaeoecological data regarding these transitional systems are scant due to the taphonomic difficulties inherent to coastal environmental archives.

7. Solar activity has forced Holocene wetland vegetation dynamics and biodiversity trends in Doñana via modulating wind regimes that control dune development and movements. This forcing directs groundwater discharges towards the Guadalquivir river marshlands and the inter-dune depression wetlands.

8. The resilience of the aquatic vegetation to both abrupt (e.g. tsunamis and storms) and gradual environmental changes in the Guadalquivir river marshlands depends on the connectivity between the marginal and central estuarine wetlands.

IV. MOUNTAIN LANDSCAPES

9. The Holocene landscape dynamics of Sierra Nevada have been controlled by the regional Early to Mid-Holocene decrease in seasonality and Mid- to Late Holocene intensification of the aridity. This pattern of landscape change is consistent with the one found in other southern Iberian mountain ranges.

10. The resilience of the Sierra Nevada mid-altitude submediterranean forests during the Mid-Holocene highlights the importance that groundwater discharges have as an attenuation mechanism against aridity pulses.

V. BIODIVERSITY AND GROUNDWATER LINKS

11. The high biodiversity levels in the environments of the Doñana and Sierra Nevada National Parks are explained by the role played by groundwater processes in the attenuation of the aridity, the main environmental constraint in Mediterranean landscapes.

12. The attenuation of the aridity by groundwater processes can be either controlled by biotic (alpine cryoxerophilous formations in the summits of Sierra Nevada) or abiotic factors (size and shape of the dune landscapes of Doñana).

VI. SUBMEDITERRANEAN FORESTS AND GLOBAL CHANGE

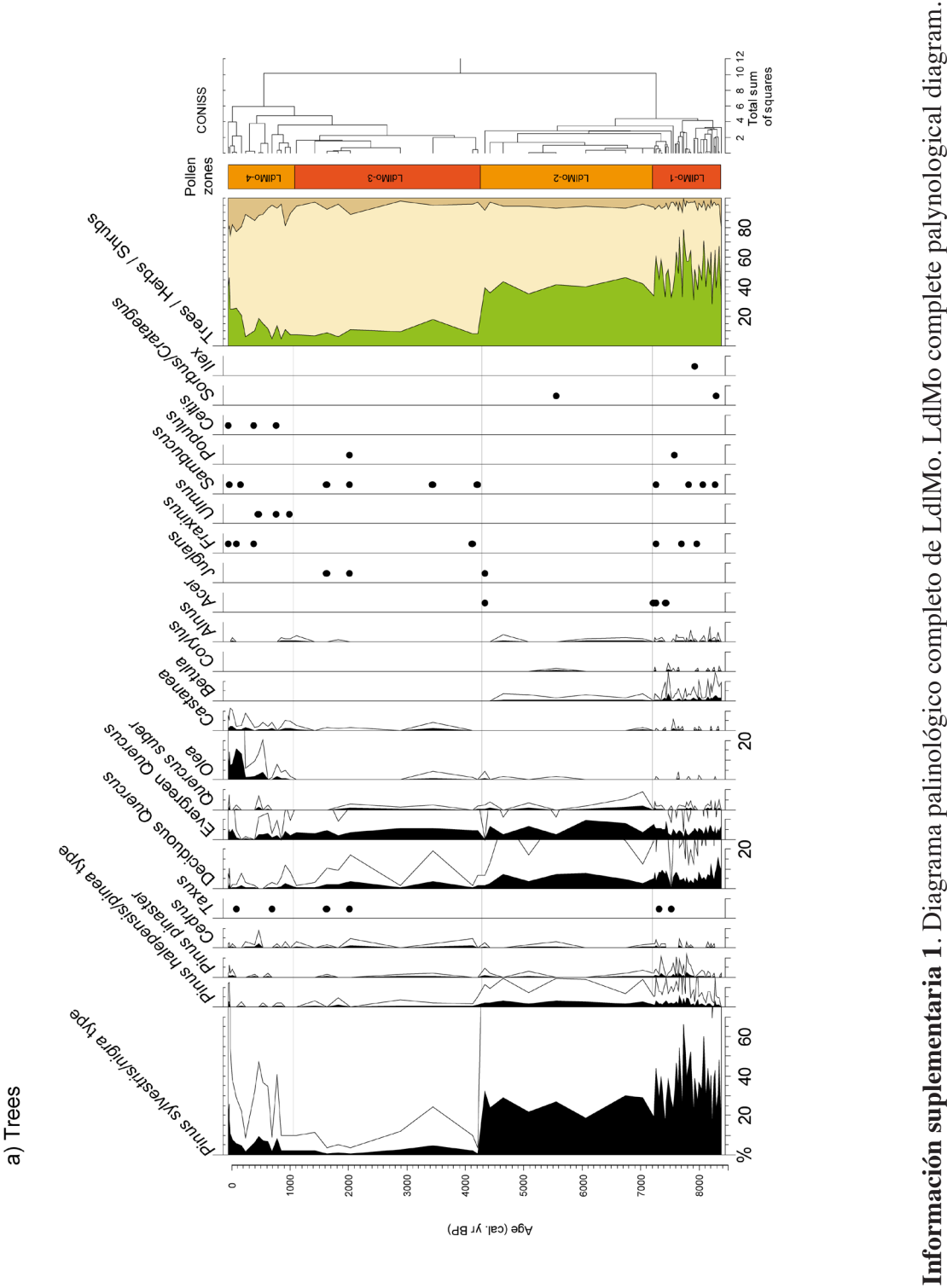
13. The different forest structure and functioning of the Mid-Holocene mixed *Pinus-Quercus* submediterranean forest compared to the Early Holocene pinelands meant its different response to fire events and the forest collapse to an open evergreen *Quercus* park-like formation 4200 years ago in Sierra Nevada. This ecological scenario provides an analogous example for the possible response of the widespread submediterranean forests of Iberia to the increase in aridity forecasted by global change scenarios.

VII. PALAEOECOLOGY AND CONSERVATION

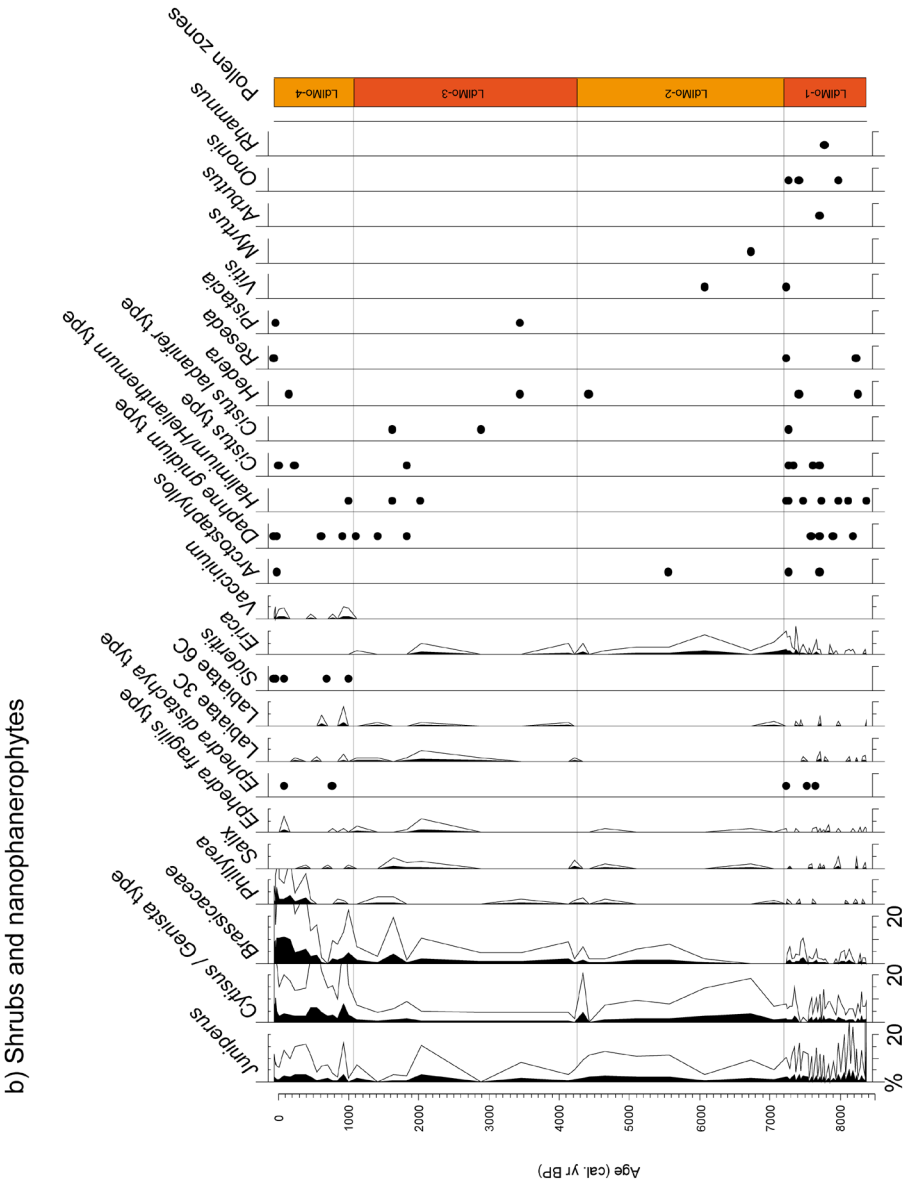
14. The incorporation of palaeoecological data, providing long-term environmental monitoring, to conservation biology is of paramount importance for improving conservation and management policies. These policies would be more effective defining the targets to preserve, so knowing the spatiotemporal factors controlling diversity dynamics, the traits contributing to its resilience, the dynamism of baseline conditions, or the role of anthropogenic activities on ecosystems.

Información suplementaria

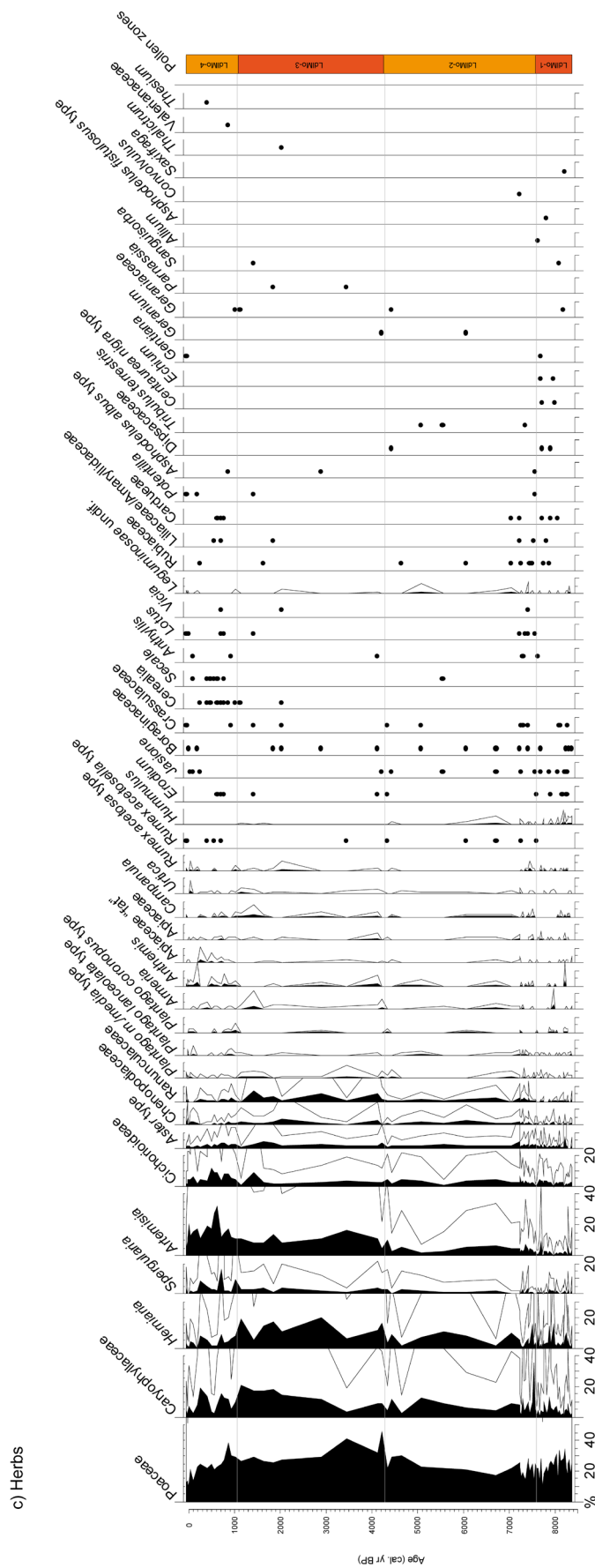




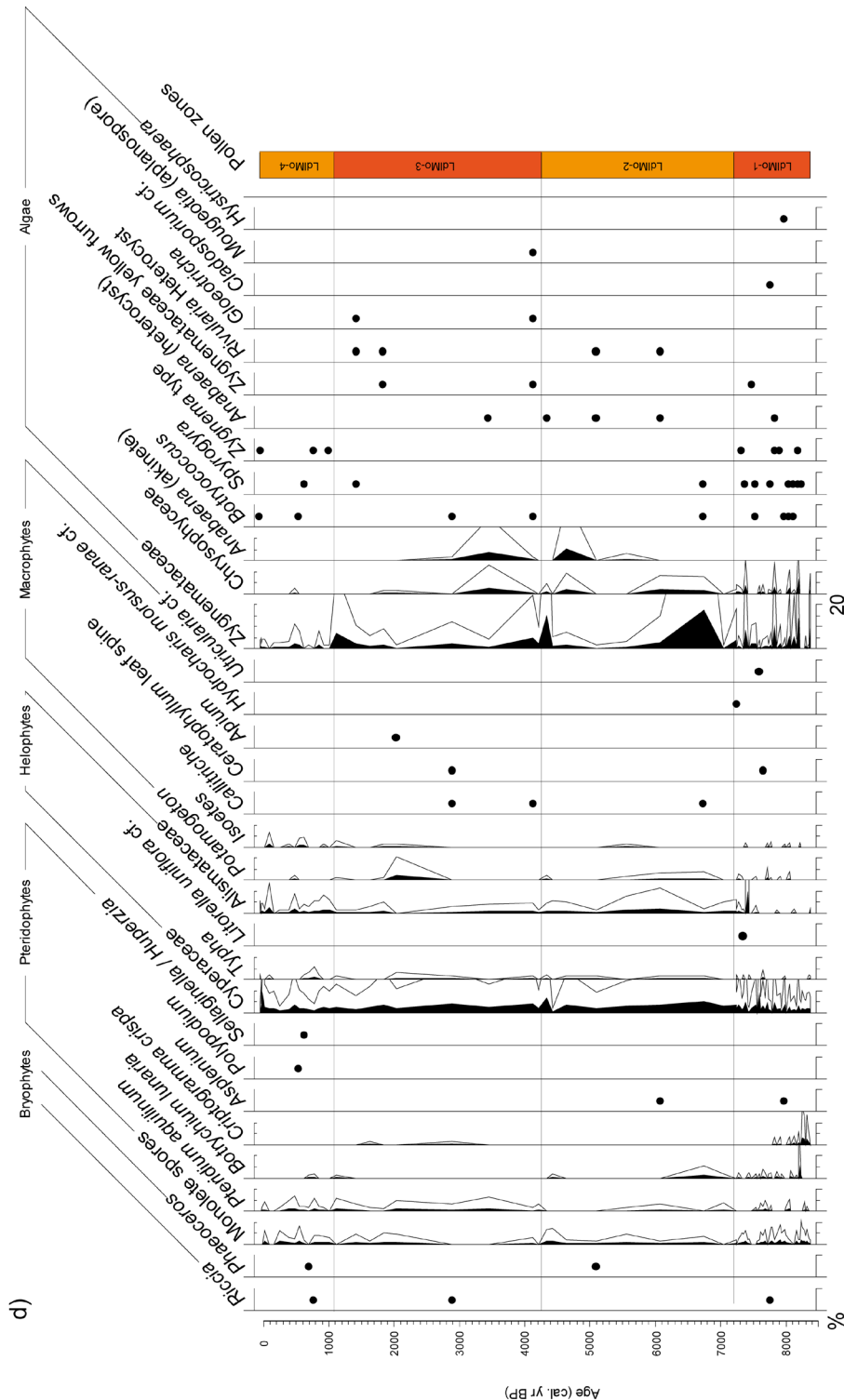
Información suplementaria 1. Diagrama palinológico completo de LdlMo. LdlMo complete palynological diagram.



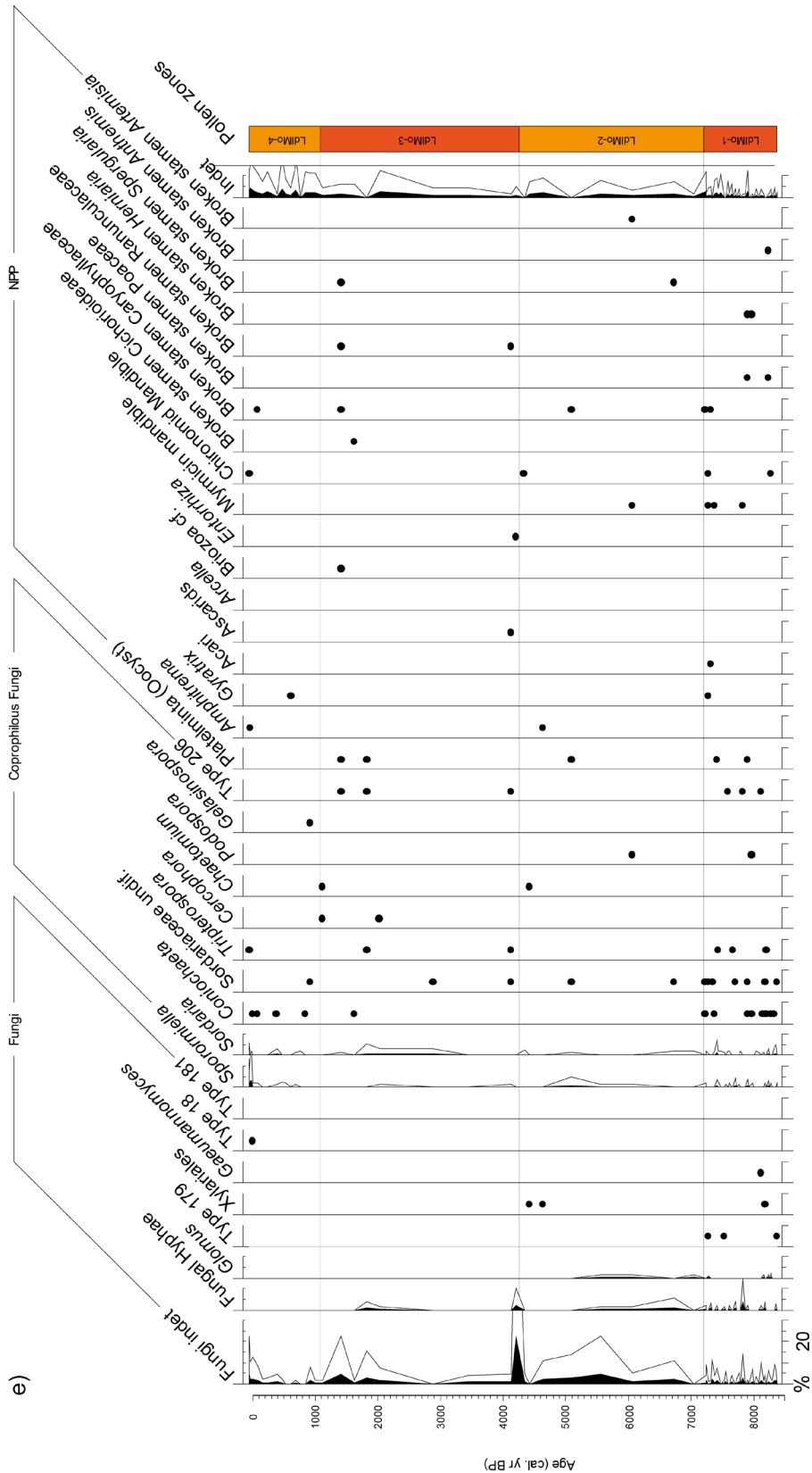
Información suplementaria 1. (cont.) Diagrama palinológico completo de LdlMo. LdlMo complete palynological diagram



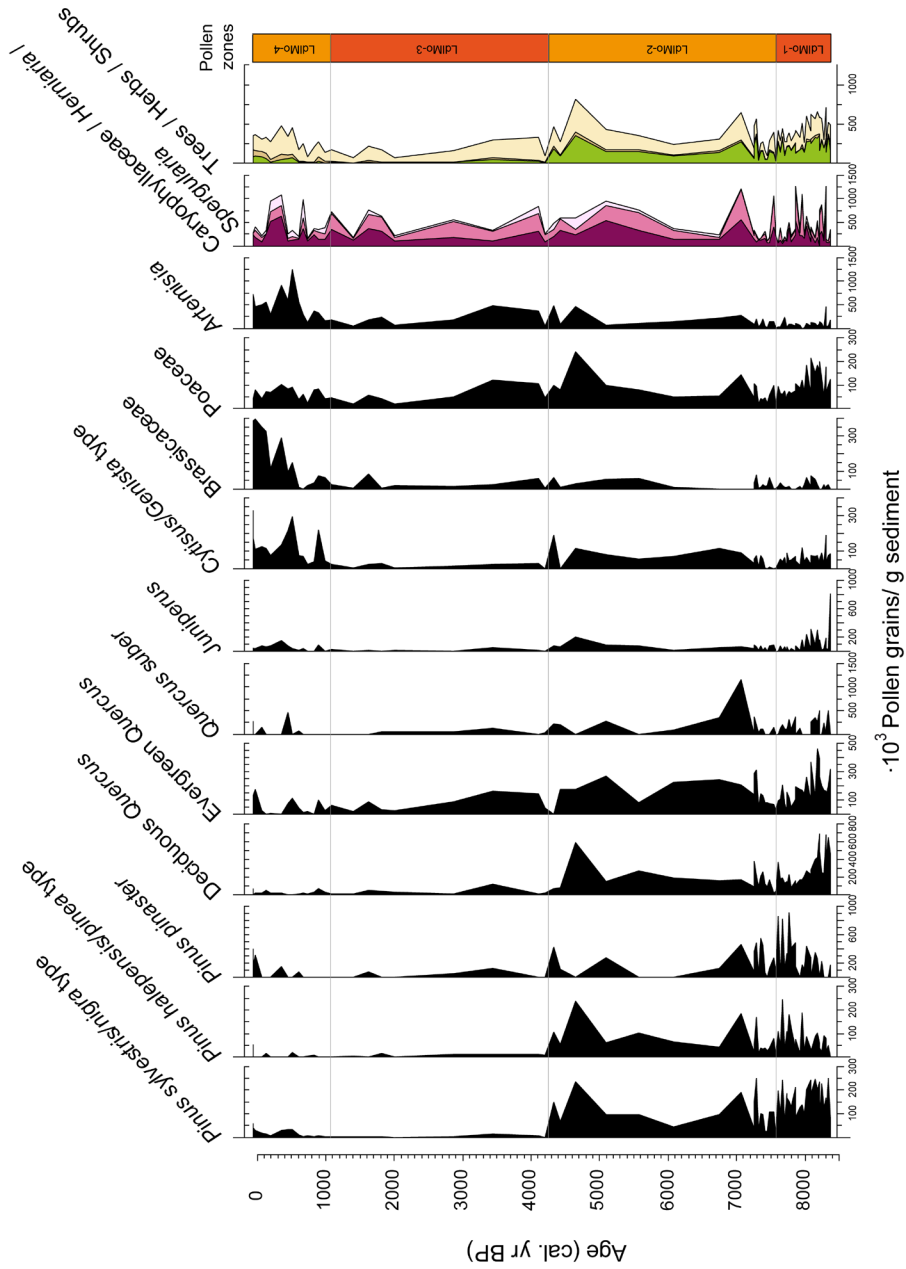
Información suplementaria 1. (cont.) Diagrama palinológico completo de LdlMo. LdlMo completo palynological diagram.



Información suplementaria 1. (cont.) Diagrama palinológico completo de LdlMo. LdlMo complete palynological diagram.



Información suplementaria 1. (cont.) Diagrama palinológico completo de LdlMo. LdlMo complete palynological diagram.



Información suplementaria 2. Diagrama sintético de concentraciones polínicas de LdlMo. Synthetic LdlMo pollen concentration diagram.

