

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/377500177>

Ochando, J., Fernández, S., Munuera, M., Amorós, G., Jiménez Arenas, J.M., Jiménez Moreno, G., Camuera, J., Scott Anderson, R., Jiménez Espejo, F.J., López Sáez, J.A. & Carrión, J....

Chapter · January 2024

CITATIONS

0

3 authors:



José Antonio López-Sáez
Spanish National Research Council
639 PUBLICATIONS 11,823 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

READS

163



Juan Ochando
Sapienza University of Rome
46 PUBLICATIONS 346 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



José Carrión
University of Murcia
319 PUBLICATIONS 12,922 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



REFUGIOS DE FLORA Y VEGETACIÓN EN EL PLEISTOCENO DE LAS BÉTICAS

Juan Ochando¹, Santiago Fernández¹, Manuel Munuera², Gabriela Amorós¹, Juan Manuel Jiménez-Arenas^{4,5,6}, Gonzalo Jiménez-Moreno⁷, Jon Camuera⁸, R. Scott Anderson⁹, Francisco J. Jiménez-Espejo¹⁰, José Antonio López-Sáez¹¹ y José S. Carrión^{1,3}

¹ Department of Plant Biology (Botany Area), Faculty of Biology, University of Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia, Spain, juan.ochando@um.es

² Department of Agricultural Engineering, Polytechnic University of Cartagena, 30203 Cartagena, Spain

³ Evolutionary Studies Institute, University of Witwatersrand, South Africa

⁴ Departamento de Prehistoria y Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Granada, Campus Universitario de Cartuja C.P. 18011, 18071, Granada, Spain

⁵ Instituto Universitario de La Paz y Los Conflictos, Universidad de Granada, C/Rector Lopez Argüeta S/n, 18071, Granada, Spain

⁶ Department of Anthropology, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057, Zürich, Switzerland

⁷ Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Spain

⁸ Department of Geosciences and Geography, Faculty of Science, University of Helsinki, Finland

⁹ School of Earth and Sustainability, Northern Arizona University, USA

¹⁰ Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Armilla, Spain

¹¹ Environmental Archaeology Research Group, Institute of History, CSIC, CCHS, Albasanz 26-28, 28037 Madrid, Spain

Resumen: La cordilleras Béticas jugaron un papel fundamental durante los períodos glaciales del Pleistoceno como refugios de flora y vegetación. Se revisan aquí las evidencias paleobotánicas de los principales yacimientos implicados en la región y sus márgenes. A pesar del sesgo existente en los paleodatos y en la distribución geográfica de los registros, se confirman evidencias de la supervivencia de angiospermas leñosas y sistemas forestales en contextos montañosos. En este sentido, la complejidad fisiográfica y la disponibilidad de agua emergen como características esenciales para la pervivencia de taxones leñosos en zonas de montaña mediterránea. Las evidencias paleobotánicas, fusionadas con otras disciplinas (geobotánica, etnografía y genética), sirven como una herramienta útil para comprender la distribución actual de muchas especies vegetales y contribuye a llevar a cabo planes de conservación y gestión más eficientes.

Palabras clave: Paleobotánica, Béticas, refugio glacial, Mediterráneo, Pleistoceno, España

Abstract: The Betic mountains have played a fundamental role during Pleistocene glacial periods as vegetation refugia of temperate and Mediterranean woody species. The palaeobotanical evidences of 35 Pleistocene records in the south of the Iberian Peninsula within the area and on the margins of the Betic system are reviewed. Despite the bias in the data sources and available sites, evidence is provided for the survival

of woody angiosperms in mountains. In this sense, the physiographic complexity and water availability emerge as essential characteristics for tree survival. Palaeobotanical evidences merged with other disciplines (geobotany, ethnography and genetics) operate as useful tools in understanding the current distribution of plant species and thus make feasible to improve biological conservation and management plans.

Key words: palaeobotany, Betics, glacial refugia, Mediterranean Basin, Pleistocene, Spain

I. INTRODUCCIÓN

Este capítulo pretende situarse dentro del objetivo general del libro, centrándose principalmente en las zonas Béticas y Circumbéticas. El sistema Bético se extiende más de 600 km desde el estrecho de Gibraltar hasta el cabo de la Nao (sur-sudeste peninsular). Los paisajes de vegetación que forman parte de estas sierras presentan un nivel de mosaicismo elevado (Carrión *et al.*, 2013, 2015). Los elementos paleotropicales terciarios conviven con especies xerotérmicas, mediterráneas y subtropicales como resultado de una compleja historia paleogeográfica (Molina-Venegas *et al.*, 2015 a, b; Pérez Latorre *et al.*, 1999).

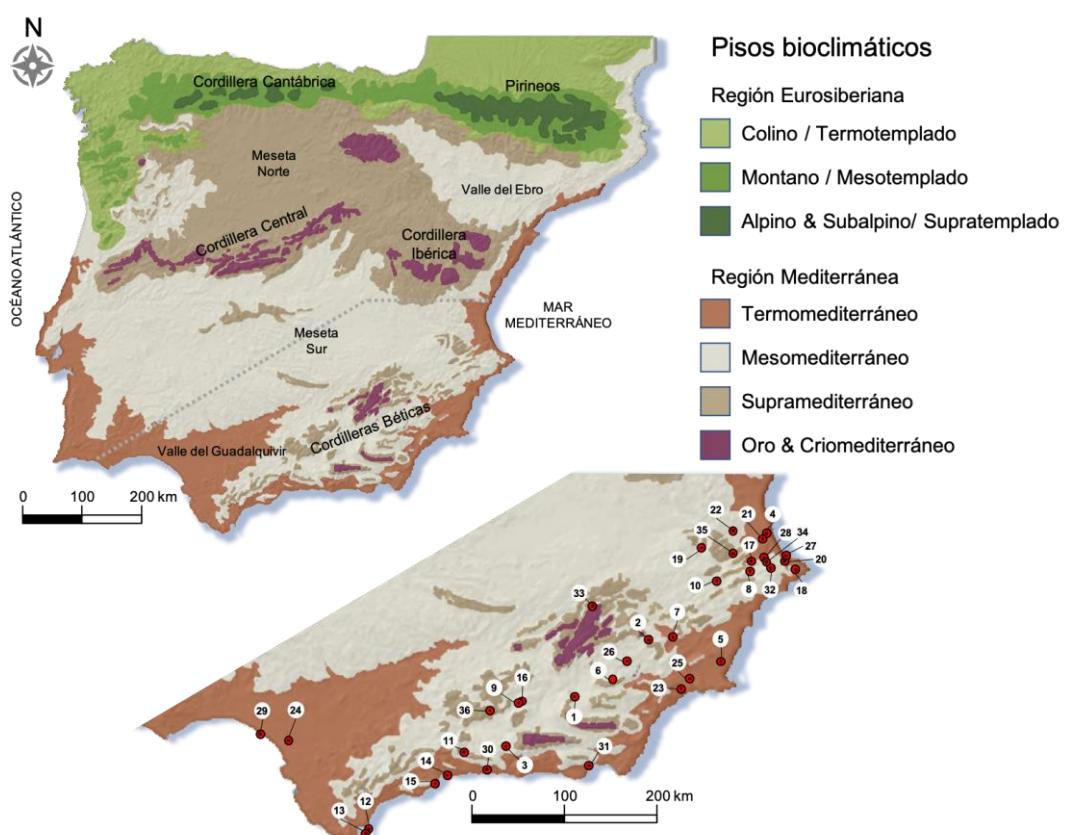


Figura 1. Registros paleobotánicos considerados en este estudio. Los puntos numerados hacen referencia a los sitios del Pleistoceno de las Béticas (Tabla 1).

Figure 1. Paleobotanical records considered in this study. The numbered points refer to the Pleistocene sites of the Betic mountains (Table 1).

Dentro de este marco geográfico se analizan tanto registros de áreas montañosas como litorales, teniendo en consideración las secuencias polínicas y antracológicas estudiadas en yacimientos arqueológicos, lagunas y turberas. Tradicionalmente la biodiversidad y estructura del paleoecosistema bético ha sido insuficientemente considerado en las investigaciones sobre la supervivencia y extinción de la vegetación dentro de los paisajes de montaña ibéricos. Por ello, resulta necesario abordar la elaboración de este capítulo sobre las conexiones entre la evolución de la vegetación y las paleofloras durante el Pleistoceno en el sur de Europa. En este contexto, la Región Mediterránea, y en particular la Península Ibérica (Carrión *et al.*, 2015; Finlayson *et al.*, 2006), aparecen como enclaves de probada actividad evolutiva para la flora, emergiendo como territorio singular en términos de aislamiento geográfico y supervivencia de poblaciones y especies. En este entorno medioambiental único se han seleccionado 35 sitios pertenecientes al Pleistoceno para estudiar el papel de los refugios glaciales de flora y vegetación en el sur de Iberia (Figura 1, Tabla 1).

Tabla 1. Relación de los yacimientos paleobotánicos del Pleistoceno de las Béticas considerados en este trabajo.

Table 1. List of the Paleobotanical sites from the Pleistocene of the Betic mountains considered in this work.

Sitios	Coordenadas	Material	Cronología (sólo Pleistoceno)	Referencias
1. Palominas	37° 29' 20" N, 2° 46' 16" O	Polen	MIS 53-34	Altolaguirre <i>et al.</i> , 2020
2. Cueva Negra	38° 02' 05" N, 1° 48' 10" O	Polen	MIS 21-19	Carrión <i>et al.</i> , 2003
3. Padul	37° 00' 21" N, 3° 36' 43" O	Polen	MIS 11-2	Florschütz <i>et al.</i> , 1971; Pons y Reille, 1988; Ortiz <i>et al.</i> , 2004; Camuera <i>et al.</i> , 2019
4. Cova del Bolomor	39° 03' 34" N, 0° 14' 59" O	Polen Carbón	MIS 9-5e	Ochando <i>et al.</i> , 2019; Vidal-Matutano <i>et al.</i> , 2019;
5. Sima de las Palomas	37° 47' 54" N, 0° 53' 53" O	Polen	MIS 6-5	Carrión <i>et al.</i> , 2003
6. Cueva de Cucú	37° 38' 20" N, 2° 15' 27" O	Polen	MIS 6-4	González-Ramón <i>et al.</i> , 2012
7. Cueva Antón	38° 03' 52" N, 1° 29' 47" O	Polen Carbón	MIS 5a-3	Zilhão, <i>et al.</i> , 2016
8. Abric del Pastor	38° 41' 54" N, 0° 28' 25" O	Carbón	MIS 5-3	Connolly <i>et al.</i> , 2019
9. Cueva de la Carihuella	37° 26' 22" N, 3° 26' 12" O	Polen Carbón	MIS 5-2	Carrión, 1992b; Carrión <i>et al.</i> , 1998, 1999, 2019; Fernández <i>et al.</i> , 2007; Ochando <i>et al.</i> , 2020a
10. Laguna de Villena	38° 36' 49" N, 0° 55' 20" O	Polen	MIS 4-2	Yll <i>et al.</i> , 2003
11. Boquete de Zafarraya	36° 57' 03" N, 4° 07' 34" O	Polen Carbón	MIS 3	Lebreton <i>et al.</i> , 2006; Vernet y Terral, 2006
12. Vanguard's cave	36° 7' 17" N, 5° 20' 30" O	Polen	MIS 3	Carrión <i>et al.</i> , 2018
13. Gorham's cave	36° 07' 14" N, 5° 20' 33" O	Polen Carbón	MIS 3-2	Carrión <i>et al.</i> , 2008
14. Abrigo 3 del Complejo del Humo	36° 42' 51" N, 4° 20' 32" O	Polen	MIS 3-2	Ochando <i>et al.</i> , 2020b
15. Bajondillo	36° 37' 35" N, 4° 29' 36" O	Polen	MIS 3-2	López-Sáez <i>et al.</i> , 2007
16. Cueva de Las Ventanas	37° 24' 25" N, 3° 26' 00" O	Polen	MIS 3-2	Carrión <i>et al.</i> , 2001; Ochando <i>et al.</i> , 2020a

17. Cova Beneito	38° 47' 6" N, 0° 26' 58" O	Polen Carbón	MIS 3-2	Carrión, 1992a; Carrión y Munuera, 1997
18. Cova de Les Cendres	38° 41' 10" N, 0° 09' 9" O	Carbón	MIS 3-2	Badal, 1991; Vernet, 1997; Badal y Carrión, 2001
19. Laguna de San Benito	38° 56' 00" N, 1° 06' 00" O	Polen	MIS 3-2	Dupré <i>et al.</i> , 1996
20. Cueva de Les Calaveres	38° 47' 39" N, 0° 00' 59" O	Polen	MIS 3-2	Dupré, 1988
21. Cueva de Les Malladetes	39° 01' 16" N, 0° 17' 57" O	Polen	MIS 3-2	Dupré, 1988
22. Navarrés	39° 06' 1" N, 0° 41' 3" O	Polen	MIS 3-2	Carrión y Dupré, 1996; Carrión y Van Geel, 1999
23. Cueva Perneras	37° 32' 27" N, 1° 25' 47" O	Polen	MIS 3-2	Carrión <i>et al.</i> , 1995
24. Mari López	37° 01' 12" N, 6° 20' 7" O	Polen	Pleistoceno medio-superior	Zazo <i>et al.</i> , 1999
25. Cueva del Algarrobo	37° 38' 23" N, 1° 18' 2" O	Polen	MIS 2	Munuera y Carrión, 1991
26. Cueva de Ambrosio	37° 49' 57" N, 2° 5' 39" O	Carbón	MIS 2	Rodríguez-Ariza, 2005
27. Cova Bolumini	38° 50' 0" N, 0° 00' 0" O	Carbón	MIS 2	Badal, 1991
28. Cova d'en Pardo	38° 48' 57" N, 0° 17' 53" O	Polen	MIS 2	Soler <i>et al.</i> , 1999
29. El Asperillo 1	37° 04' 56" N, 6° 42' 41" O	Polen	MIS 2	Stevenson, 1984
30. Cueva de Nerja	36° 45' 42" N, 3° 50' 44" O	Carbón	MIS 2	Badal, 1991; Vernet, 1997; Aura <i>et al.</i> , 2002
31. San Rafael	36° 46' 25" N, 2° 36' 5" O	Polen	MIS 2	Pantaleón-Cano <i>et al.</i> , 2003
32. Santa Maira	38° 43' 53" N, 0° 12' 52" O	Carbón	MIS 2	Aura <i>et al.</i> , 2005
33. Laguna de Siles	38° 23' 21" N, 2° 30' 34" O	Polen	MIS 2	Carrión, 2002
34. Tossal de la Roca	38° 47' 26" N, 0° 16' 51" O	Polen	MIS 2	López-Sáez y López-García, 1999; Uzquiano, 1988
35. Túnel dels Sumidors	38° 52' 50" N, 0° 41' 19" O	Polen	MIS 2	Dupré, 1988
36. Cueva de Malalmuerzo	37° 21' 38" N, 3° 48' 13" O	Polen Carbón	MIS 2	Cabello <i>et al.</i> , 2020

II. RELACIÓN DE LOS YACIMIENTOS PALEOBOTÁNICOS DEL PLEISTOCENO EN EL SISTEMA BÉTICO Palominas (MIS 53-34)

El sitio se encuentra en el término municipal de Baza, al noreste de la provincia de Granada. La secuencia proporciona un largo registro polínico para el Pleistoceno inferior (muy probablemente en el Calabriense), abarcando múltiples ciclos climáticos (Altolaguirre *et al.*, 2020). Los taxones herbáceos son los más abundantes en el registro, entre los que destacan: Poaceae, *Artemisia*, Chenopodioideae, Asteraceae, *Euphorbia*, Plumbaginaceae, *Plantago* y Ranunculaceae. Por su parte, los elementos arbóreos más abundantes son *Pinus* y *Quercus* perennifolios y caducifolios. Así, los bosques de la zona presentaban acompañantes propios del Pleistoceno inferior que acabarían extinguiéndose durante el Pleistoceno medio, incluyendo taxones como *Carya*, *Parrotia persica*, *Zelkova*, *Eucommia*, *Pterocarya*, *Aralia*, *Tsuga* y *Cathaya*. El paisaje del Pleistoceno inferior estuvo dominado por una secuencia de biomas de estepas, matorrales perennifolios y bosques mixtos. El método de coexistencia

muestra que el sudeste de la Península Ibérica experimentó períodos húmedos, durante los cuales las precipitaciones fueron significativamente más altas que en la actualidad. De esta manera, las zonas latitudinales del sur en el Mediterráneo occidental desarrollaron comunidades de vegetación arbórea, pero conservando cierto grado de apertura, durante los períodos interglaciales vinculados con ambientes de mayor humedad (Altolaguirre *et al.*, 2020). Por su parte, las formaciones herbáceas se extendieron durante los períodos secos y más fríos (estadiales). Los paisajes serían estepas graminoides o estepas arboladas. La flora y los patrones climáticos identificados en Baza guardan ciertos paralelismos con los identificados en los registros calabrienses del sur de Italia y Grecia.

Cueva Negra (MIS 21-19)

El yacimiento se localiza en el estrecho del río Quípar (Caravaca, Murcia). Contiene artefactos achelenses y musterenses, restos óseos asimilables a un tipo de preneandertal próximo a *Homo heidelbergensis* y abundantes restos faunísticos. Los análisis de polen muestran que la vegetación esteparia coexistiría con comunidades de árboles y arbustos (Carrión *et al.*, 2003). Los espectros polínicos aparecen codominados por *Quercus* perennifolios y caducifolios, probablemente *Quercus rotundifolia* y *Q. faginea* en su mayoría. Los taxones termófilos como *Olea*, *Pistacia* y *Phillyrea* muestran una abundancia sorprendente. Así mismo, se constata la presencia continua de *Corylus*, *Betula*, *Pinus pinaster*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Salix*, *Pistacia* y *Phillyrea*; y de manera puntual la de *Acer*, *Taxus*, *Arbutus*, *Hedera* y *Cistus*. De igual forma, el componente herbáceo es abundante, con *Artemisia*, *Poaceae*, *Asteraceae*, *Chenopodiaceae* y *Lamiaceae* como taxones principales.

Parece probable que las mesetas altas fueran terrenos abiertos donde predominaban las gramíneas y el matorral (*Artemisia*), a veces con enebros y en ocasiones pinos, mientras que valles y desfiladeros (como el del Quípar) daban cobijo a la mayor parte de la flora arbórea y arbustos mesotermófilos (Carrión *et al.*, 2003). De esta forma, las frecuencias de polen implican bosquetes mixtos de *Quercus* caducifolios y perennifolios con *Pinus pinaster* en su mayor parte, junto con representantes de otras especies caducifolias. Muchos de estos árboles probablemente se comportaron como freatófitos (riparios). Aunque inicialmente los espectros polínicos se situaron en el Pleistoceno superior, estudios paleontológicos posteriores sugieren una cronología en torno al MIS 21-19 (López Jiménez *et al.*, 2020).

Padul (MIS 11-2)

La laguna se sitúa en el valle de Lecrín, al sur de Granada. Es uno de los pocos humedales en el sur de Europa y la región mediterránea que presenta un registro sedimentario continuo. El análisis palinológico ha permitido realizar varios registros de la vegetación y los cambios climáticos de los dos últimos ciclos glacial-interglacial (~ 200 000 años) en el sur de la Península Ibérica y la región del Mediterráneo occidental (Florschütz *et al.*, 1971; Pons y Reille, 1988; Ortiz *et al.*, 2004; Camuera *et al.*, 2019) (Figura 2). No obstante, a través de estudios de geoquímica y sedimentología se

establece que el registro comienza hace un millón de años y la acumulación de la turba hace unos 400 000 años (Ortiz *et al.*, 2004).

A pesar de que los últimos datos estudiados en Padul (Camuera *et al.*, 2019) muestran ciertas discrepancias en el control de edad y en las correlaciones de los cambios observado en la vegetación con las fases climáticas con respecto a los estudios polínicos previos (Florschütz *et al.*, 1971; Pons y Reille, 1988). Sí que ha sido posible encontrar semejanzas y establecer correlaciones entre los diferentes trabajos a lo hora de comparar la reconstrucción del nivel de la laguna en base a los datos palinológicos, así como a la geoquímica orgánica e inorgánica y a la susceptibilidad magnética.

El comienzo del MIS 6 tuvo lugar después de una disminución de los bosques mediterráneos y se caracterizó por la presencia de un clima frío y árido en la región, indicado por los altos niveles de xerófitos (Figura 2). Durante el MIS 6d y 6c aparece el pico máximo de *Abies*, además de producirse un aumento de taxones mediterráneos y templado-húmedos. Los datos paleoclimáticos respaldan unas condiciones pluviométricas elevadas en la región. *Artemisia*, *Ephedra* y *Amaranthaceae* aparecen como los taxones dominantes para el MIS 6b y 6a, aunque disminuyen al final del ciclo glacial junto con los pinos criófilos y *Cupressaceae*. Por su parte, taxones asociados al bosque mediterráneo y bosque templado-húmedo (*Quercus* caducifolios, *Fraxinus* y *Alnus*, principalmente) ofrecen una mayor expansión. Durante el MIS 5e, *Pinus* y *Cupressaceae* continuaron disminuyendo, mientras que taxones esclerófilos mediterráneos como *Quercus ilex-coccifera* y *Pistacia* aumentaron junto con la aparición de especies adaptadas a condiciones más húmedas como *Quercus* caducifolios, *Betula*, *Alnus* y *Fraxinus*. Todo ello es indicativo de un clima interglacial cálido y húmedo. El último período glacial, desde el MIS 4 hasta el MIS 2, se caracteriza por una tendencia creciente de *Pinus* e *Hippophae*, frente al descenso de taxones cálidos y húmedos del bosque mediterráneo como *Quercus* perennifolios y caducifolios, *Alnus* y *Abies* (Figura 2). En el caso de los xerófitos, presentan valores altos durante todo el período glacial, apuntando hacia condiciones más frías y áridas.

Los taxones arbóreos más representativos a lo largo de la secuencia son *Pinus*, *Quercus* perennifolios y caducifolios, *Olea*, *Abies*, *Fraxinus*, *Alnus* y *Betula*. Por su parte, los elementos arbustivos están dominados por *Cupressaceae*, *Hippophae* y *Pistacia*, mientras que en el componente herbáceo son abundantes *Artemisia*, *Amaranthaceae* y *Poaceae* (Figura 2). Los cambios de vegetación están estrechamente relacionados con las variaciones en la elevación de las especies forestales de los cinturones bioclimáticos de vegetación en Sierra Nevada vinculadas a las oscilaciones climáticas (Camuera *et al.*, 2019). Además, los análisis de polen más recientes muestran oscilaciones de la vegetación a escala orbital que apuntan a la insolación como el factor principal que controla los cambios de vegetación en esta latitud.

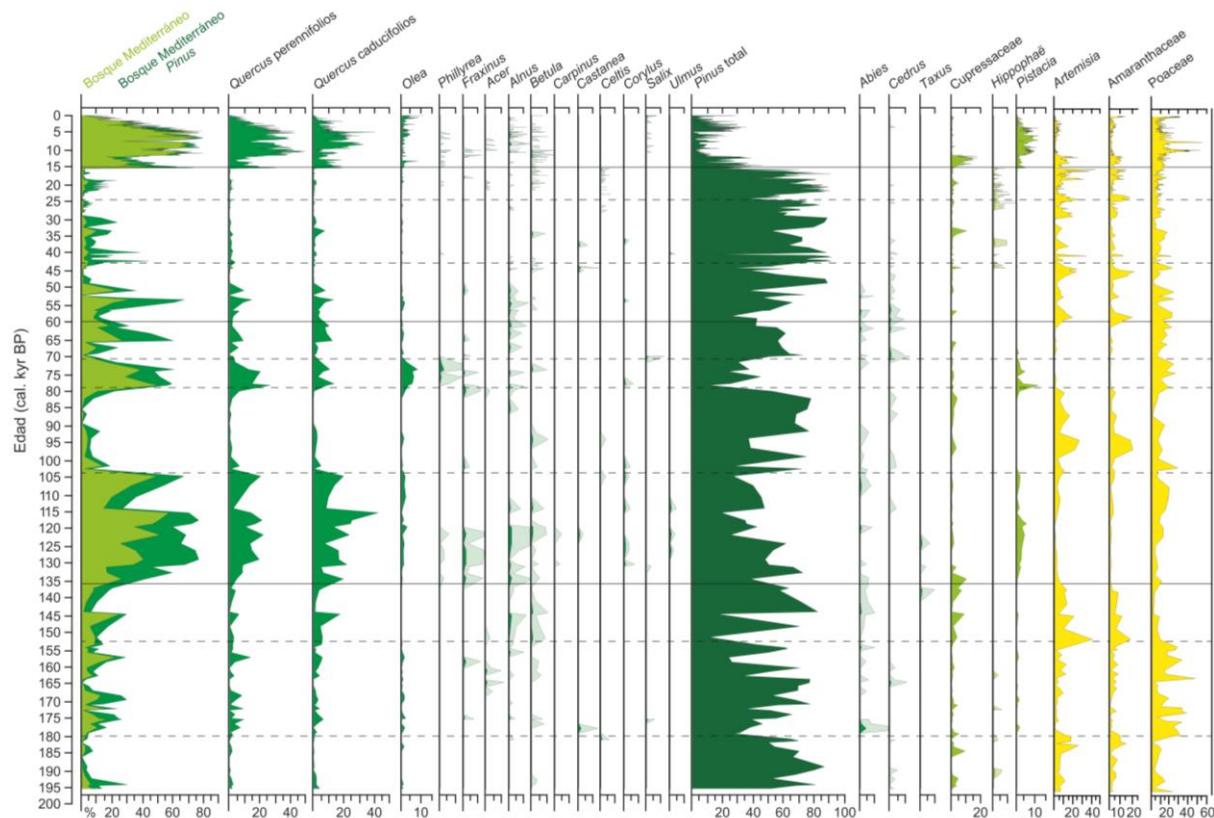


Figura 2. Diagrama polínico de la secuencia de Padul.

Figure 2. Pollen diagram of the Padul sequence.

Cova del Bolomor (MIS 9-5e)

El yacimiento está situado al sureste de Tavernes de la Valldigna (Valencia), entre las montañas del sistema Ibérico y el sistema Prebético. La cueva presenta un largo período comprendido entre 400 000 y 100 000 años BP aproximadamente, con la presencia de restos asociados a neandertales, además de numerosas piezas de lítica vinculadas al Pleistoceno medio. Ofrece una de las primeras evidencias de control del fuego en el sur de Europa y muestra una alta diversidad de fauna con más de 30 especies pertenecientes a Cercopithecinae, Carnivora y Ungulata, así como a pequeñas presas como Leporidae, Aves, Testudinidae, Amphibia y Salmonidae.

Se llevaron a cabo, principalmente, estudios polínicos a lo largo de toda la secuencia sedimentaria, que fueron reforzados por estudios previos de carbonos en varios niveles arqueológicos (Ochando *et al.*, 2019; Vidal-Matutano *et al.*, 2019). El entorno paleoambiental de los neandertales de la Cova del Bolomor destaca por la larga resiliencia de los bosques mixtos de *Quercus-Pinus* a lo largo de las fases frías y la alta diversidad de taxones leñosos que incluyen elementos caducifolios (*Alnus*, *Betula*, *Celtis*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Salix* y *Ulmus*), mediterráneos (*Arbutus*, *Cistus*, *Ephedra fragilis*, *Ligustrum*, *Myrica*, *Rhamnus* y *Viburnum*) y termófilos (*Pistacia*, *Myrtus* y *Calicotome*). La abundancia relativa de *Quercus* perennifolios y *Castanea*, la presencia continua de *Olea*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Phillyrea* y *Cistaceae*, y la presencia de *Celtis*, *Ceratonia*, *Pinus pinaster* y *Rhododendron* son especialmente peculiares de la secuencia polínica. Se postula aquí la existencia de

un refugio glacial del Pleistoceno medio. A día de hoy, no existe un registro similar de paisaje forestal que haya sido descrito en un contexto glacial para los neandertales del Pleistoceno medio (Ochando *et al.*, 2019).

Sima de las Palomas (MIS 6-5)

El sitio se localiza en la cara sur del Cabezo Gordo en el Campo de Cartagena (Torre Pacheco, Murcia). El yacimiento presenta un registro amplio de restos humanos, pudiéndose distinguir entre restos neandertales y preneandertales (cf. *H. heidelbergensis*), junto con utensilios musterenses y fauna propia del Pleistoceno superior inicial. El paisaje local para el Pleistoceno se puede concebir como un mosaico mucho más diverso en comunidades de plantas que el que se observa en la actualidad. Éste incluiría pinares (*Pinus*), bosques mixtos dominados por robles y encinas, junto con otros árboles y arbustos que demandan condiciones templado-húmedas (*Corylus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Arbutus* y *Buxus*), todo ello contribuyendo a la presencia de un rico sotobosque de especies mediterráneas (*Juniperus oxycedrus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Chamaerops*, *Rhamnus*, *Erica arborea*, *Maytenus*, *Smilax* y *Pistacia*), con formaciones heliófilas en suelos más delgados (*Periploca*, *Osyris*, *Asphodelus*, *Thymelaea hirsuta*, *Calicotome intermedia*, labiadas, compuestas y cistáceas) y marjales con quenopodiáceas, *Lycium* y *Whitania frutescens* (Carrión *et al.*, 2003). Al tratarse de un período glacial, la diversidad y abundancia de termófitos, como *Periploca* y *Maytenus*, se puede considerar relevante.

Cueva del Cucú (MIS 6-4)

El yacimiento se sitúa a una altitud de 1610 m s.n.m. dentro del Parque Natural Sierra María-Los Vélez (sistema Bético). A su entrada se encuentra un relleno sedimentario con abundantes restos de micromamíferos y no se han documentado evidencias de componentes antrópicos. La información paleoambiental del registro polínico es bastante uniforme a lo largo de las cuatro muestras estudiadas, mostrando un clima frío y seco, con escasas precipitaciones (González-Ramón *et al.*, 2012). Para este período dominan los bosques altimontanos de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* y formaciones arbustivas leñosas de *Genista*, *Erinacea*, *Juniperus* y *Vella spinosa*. Del mismo modo, destaca la abundancia de *Quercus* perennifolios y de polen de *Abies* (posiblemente *A. pinsapo*), en una zona donde actualmente no está presente esta especie.

Cueva Antón (MIS 5a-3)

El yacimiento es un refugio rocoso que pertenece al Paleolítico medio y se encuentra ubicado en el margen derecho del río Mula (Murcia). Las investigaciones más recientes proporcionan información arqueológica y paleoambiental significativa sobre MIS 5 y MIS 3, las cuales ayudan a conocer mejor los cambios ocurridos en estos períodos (Zilhão, *et al.*, 2016). Estos estudios arrojan luz sobre la importancia del cambio climático y su impacto sobre el medio ambiente, así como las adaptaciones

de los humanos en las actuales regiones semiáridas del sureste peninsular. Destacamos la abundancia de *Pinus sylvestris-nigra*, acompañado de otros elementos arbóreos como *Quercus* caducifolios, *Juniperus*, *Ephedra fragilis*, *Juglans* y *Olea*. Los restos antracológicos alternan a lo largo de la secuencia la dominancia de los taxones termófilos (*Quercus* perennifolios y caducifolios, *Pinus halepensis*), criófilos (*Pinus sylvestris-nigra*), estépicos (*Juniperus*, *Artemisia*, *Ephedra*, *Fabaceae*, *Erica* y *Lamiaceae*) y ribereños (*Salix*, *Populus*, *Prunus* y *Equisetum*).

Abric del Pastor (MIS 5-3)

Se trata de un pequeño abrigo localizado en la margen derecha del barranc del Cinc (Alcoy, Alicante). Alberga una secuencia que contiene depósitos del Pleistoceno superior cubiertos por sedimentos reelaborados del Holoceno. El sitio ha mostrado evidencias de múltiples eventos de ocupación neandertal a corto plazo. Los restos arqueológicos recuperados del sitio incluyen artefactos líticos, carbón vegetal y restos de fauna (Connolly *et al.*, 2019). Además, se han registrado 17 eventos de combustión a lo largo de la secuencia. Los hallazgos de carbón vegetal incluyen como taxón más representativo *Juniperus* junto con algunos elementos xéricos (Euphorbiaceae, *Ephedra*, Cistaceae). Además, cabe señalar *Pinus nigra-sylvestris*, *Quercus* caducifolios y perennifolios, Ulmaceae, *Salix-Populus*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Rosa* y *Prunus*, entre otros. La reconstrucción paleoecológica, basada en el carbón vegetal y la microfauna sugiere unas condiciones generalmente más frías y posiblemente más secas que las actuales. Se confirma la presencia de un refugio de vegetación con una cobertura importante de árboles y arbustos (Connolly *et al.*, 2019). La presencia de recursos clave dentro del barranco en el que se ubica el yacimiento sugiere que la ocupación en el refugio pudo haber sido motivada por una estrategia de subsistencia y movilidad enfocada a zonas de resiliencia ecológica localizada, como valles o barrancos intramontañosos.

Cueva de la Carihuela (MIS 5-2)

El yacimiento se ubica en la cara septentrional del monte del Castillo (Píñar, Granada). El sitio plantea la posibilidad de una supervivencia tardía de los neandertales en etapas avanzadas del Pleistoceno tardío (MIS 3), cuando el hombre anatómico moderno con tecnologías del Paleolítico superior estaba empezando a penetrar en la región y cuando varias especies de carnívoros competían por el acceso a la cueva (Carrión, 1992b; Carrión *et al.*, 1998, 1999, 2019; Fernández *et al.*, 2007; Ochando *et al.*, 2020a).

Se han llevado a cabo tanto estudios paleopalinológicos en muestras de sedimento como en coprolitos. Los resultados polínicos muestran un patrón de cambio en la vegetación a escala milenaria, afectando principalmente a *Pinus*, Poaceae y *Artemisia*, y muestran paisajes con una vegetación arbórea que flutúa entre pinos y taxones leñosos de angiospermas. A partir del MIS 5 la secuencia se caracteriza por el predominio de *Olea*, *Quercus* y la presencia continua de otros taxones mediterráneos (*Phillyrea*, *Pistacia*, *Rhamnus*, *Myrtus*, *Erica*, *Ephedra fragilis*) y planifolios (*Quercus*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Betula*, *Ulmus*, *Castanea*, *Salix* y

Juglans). Dos máximos estadiales muestran los valores más altos de vegetación xerofítica (*Artemisia*, *Ephedra* y *Amaranthaceae*) con aumentos eventuales de *Poaceae* y con la desaparición de cualquier indicador de termicidad. Estas dos fases podrían correlacionarse con MIS 4-final a MIS 3, y con MIS 2. Los conjuntos florísticos del Tardiglacial muestran la típica colonización temprana de *Quercus* en el sur de España. Por otro lado, los coprolitos muestran un aumento de *Pinus* y *Poaceae* a medida que *Artemisia* disminuye. Además, aparecen otros acompañantes como *Amaranthaceae* y *Ephedra*. En bajas frecuencias ocurren indicadores de bosque mediterráneo y templado (*Quercus*, *Corylus*, *Myrtus*, *Salix* y *Phillyrea*).

Laguna de Villena (MIS 4-2)

El depósito es en la actualidad un marjal desecado y ubicado en la cuenca alta del río Vinalopó (Villena, Alicante). El depósito analizado abarca buena parte del Pleistoceno superior y el Holoceno, con una secuencia de 14 metros de profundidad. Este registro polínico confirma la importancia del pino en la dinámica vegetal de las secuencias glaciales del Levante peninsular (Yll *et al.*, 2003). Se sugiere la existencia de refugios próximos para la flora templada y mediterránea dada la presencia de taxones mesotermófilos, incluyendo caducifolios (*Quercus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Betula*, *Alnus*) y esclerófilos (*Quercus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Buxus*, *Pistacia*) durante el intervalo glacial.

Boquete de Zafarraya (MIS 3)

Yacimiento que pertenece al Pleistoceno superior y las primeras fases del Holoceno, y situado en la sierra de Alhama (Málaga). Los resultados polínicos sobre los perfiles arqueológicos mostraron la elevada esterilidad en muchas de las muestras analizadas (Lebreton *et al.*, 2006; Vernet y Terral, 2006). No obstante, de manera general, se puede afirmar que tanto el Musteriense como el Paleolítico superior muestran un paisaje semiarbolado (dominando el pino) con abundancia de especies herbáceas (*Polygonum*, *Anthemidae*, *Cichorioideae*, *Artemisia*, *Lamiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae* y *Poaceae*), evidencia de ripisilva con caducifolios (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Quercus* t. *faginea*, *Fraxinus* y *Salix*) y algunos taxones mediterráneos (*Quercus ilex-coccifera* y *Olea*). Destaca también la aparición testimonial de *Abies* en algunos niveles del Paleolítico medio fechados antes de 46 ka. Además, el estudio antracológico confirma la identificación de *Olea*, *Juniperus* y *Quercus ilex-coccifera* (Lebreton *et al.*, 2006; Vernet y Terral, 2006). Desde una perspectiva paleoambiental, los registros microbotánicos y arqueozoológicos pueden usarse para establecer cierta correlación paleoambiental entre yacimientos de la costa malagueña, como en el caso de Zafarraya y el Abrigo 3 del Complejo del Humo. La presencia de *Cervus elaphus*, *Ursus arctos*, *Lynx pardina* y *Felis silvestris*, exclusivos de los ambientes forestales, sugiere fuertemente que la región estaba cubierta de bosques.

Vanguard's cave (MIS 3)

Se trata de una de las cuatro cuevas que forman parte del conjunto de cuevas de Gorham (Gibraltar). Los análisis de polen en coprolitos de hiena de Vanguard's Cave muestran los paisajes de vegetación de los neandertales ibéricos del sur para el MIS 3 (Carrión *et al.*, 2018). Los coprolitos muestran la dominancia de *Pinus*, Poaceae, Chenopodiaceae y *Quercus*. Otros taxones pueden alcanzar valores relativamente altos como *Pistacia*, *Artemisia* y Cichorioideae. Los planifolios incluyen *Quercus* caducifolios, *Quercus suber*, *Alnus*, *Betula*, *Castanea sativa*, *Corylus avellana*, *Juglans regia*, *Fraxinus*, *Salix*, *Ulmus* y *Sorbus*. Los arbustos y árboles leñosos mediterráneos incluyen *Olea europaea*, *Phillyrea*, *Buxus*, *Coriaria*, *Myrica* y *Rhamnus*. Entre las coníferas, destacan *Abies*, *Taxus baccata*, *Pinus pinaster*, *Cedrus* y *Juniperus*. Los elementos xerotérmicos incluyen *Maytenus europaeus*, *Withania frutescens*, *Calicotome* y *Myrtus communis*. También están presentes indicadores de sustratos salinos (Chenopodiaceae, *Tamarix*, *Limonium*, *Nerium oleander*) y heliófitos como Ericaceae, Asteroideae, Cistaceae, *Ephedra fragilis* y *E. nebrodensis*. De esta forma, las costas meridionales de Iberia aparecen como un enclave único para la coexistencia de especies de plantas termo-, meso-, y supramediterráneas, incluidos los biotopos secos y húmedos, boscosos y sin árboles (Carrión *et al.*, 2018).

Gorham's cave (MIS 3-2)

Se trata de una de las cavidades que se sitúan en el nivel basal de la Península de Gibraltar y que da nombre al conjunto de cuevas que se sitúan en la cara suroriental. La correlación entre la ocupación humana continua y las plataformas costeras enfatiza que en muchos casos los homínidos tenían cierta preferencia por paisajes con una variedad amplia de biotopos. Las poblaciones humanas que ocuparon estas áreas costeras en la región de Gibraltar eran omnívoras y tenían un profundo conocimiento del entorno en el que se movían, así como la capacidad de aprovechar sus múltiples y diversos recursos (Carrión *et al.*, 2008).

Mediante los análisis de carbones y de polen (sedimento y coprolitos) en varios niveles del yacimiento, se ha podido concluir que la plataforma costera del Peñón de Gibraltar estaba compuesta de un mosaico de medios sobre un sustrato arenoso (Carrión *et al.*, 2008). El ecosistema de la plataforma estaría dominado por grandes extensiones de pino piñonero. Así, aparecen de forma continua *Juniperus*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus-Halimium* y *Quercus* tipo coccifera. A la relación anterior se pueden añadir especies indicadoras de medios húmedos, riachuelos y lagunas, como *Alnus* y *Salix*. También aparecen, en pequeña proporción, otros elementos caducifolios como *Betula*, *Fraxinus*, *Corylus* y *Juglans*, entre otros. En todo caso, la presencia de árboles asociados con climas más húmedos nunca supera la dominancia de las formaciones mediterráneas, lo que indica el carácter de refugio climático de la zona. El carácter termófilo de las comunidades costeras queda confirmado por la presencia de polen de *Maytenus europaeus*, *Ephedra fragilis*, *Calicotome cf. villosa*, *Withania frutescens*, *Myrtus communis*, *Pistacia lentiscus* y, en menor medida, *Olea europaea*, *Phillyrea angustifolia-latifolia*, *Ephedra fragilis*, *Bupleurum cf. gibraltaricum*, *Tamarix cf. africana* y *Asphodelus cf. albus*. Durante el período coetáneo del Paleolítico superior de Gorham's la vegetación no cambió mucho, aunque se mantiene una tendencia

general a la apertura del paisaje forestal, pero manteniendo elevados niveles de fitodiversidad.

Abrigo 3 del Complejo del Humo (MIS 3-2)

El yacimiento arqueológico pertenece al Complejo del Humo (Cuevas de la Araña) en el este de la bahía de Málaga. Mediante el estudio palinológico se ha descrito la vegetación del Pleistoceno superior y su variabilidad, revelando una alta diversidad de taxones de plantas termófilas a lo largo de las fases frías y secas, junto con una persistencia a largo plazo de taxones leñosos, incluyendo mediterráneos, mesófitos, xerotérmicos y coníferas (Ochando *et al.*, 2020b). La flora pleistocena de estos territorios incluye pinos, enebros y xerófitos como *Artemisia*, *Ephedra*, *Asphodelus*, *Cistaceae*, *Lamiaceae* y *Amaranthaceae*. Merece la pena enfatizar la presencia continua de *Quercus* caducifolios y perennifolios, muy probablemente involucrando *Q. faginea*, *Q. rotundifolia* y *Q. coccifera*. La presencia de *Alnus* y *Abies pinsapo* también apunta a una importante cobertura arbórea. La permanencia de *Maytenus*, *Myrtus*, *Olea*, *Phillyrea* y *Pistacia* demuestra la existencia de enclaves donde las heladas invernales no habrían tenido lugar (Ochando *et al.*, 2020b). La señal de polen de pino encontrada en este registro sugiere la ocurrencia de plataformas costeras con *Pinus pinea*, y a mayor altitud, *Pinus halepensis* y *Pinus nigra* si tenemos en cuenta la ecología actual de estas especies.

Bajondillo (MIS 3-2)

La cueva se sitúa en el extremo occidental de la bahía de Málaga en una zona de enorme interés arqueológico. Los espectros polínicos de los estratos del Paleolítico medio muestran una alternancia entre condiciones climáticas térmicas y húmedas con otras más frías y áridas, lo que a nivel de paleovegetación supone la transformación de un paisaje forestal o de estepa arbolada en otro de carácter estépico (López-Sáez *et al.*, 2007). Lo que permite confirmar la enorme variabilidad climática que tuvo lugar durante el Paleolítico medio en el sur de la Península Ibérica entre 110 000 y 38 000 años BP. La transición entre el Paleolítico medio y superior muestra una recuperación progresiva de la vegetación arbórea. Durante el Auriñaciense, Gravetiense y primeros estratos solutrenses se produce una disminución muy importante de la cobertura arbórea. En el caso del Auriñaciense, se produce una disminución sustancial de los mesófitos, como es el caso de *Abies*. La persistencia de *Quercus* perennifolios y el aumento de los conjuntos xerotérmófilos (*Olea*, *Phillyrea* y *Pistacia*) sugiere el establecimiento de condiciones áridas. El final del Solutrense viene marcado por la recuperación de las formaciones forestales y matorrales termófilos. La secuencia confirma la aparición de comunidades de plantas adaptadas a climas cálidos y suaves durante el MIS 3 y el último máximo glacial en el extremo sur de Iberia, como sucede en los yacimientos de Gibraltar (Vanguard y Gorham). Así, es de resaltar la presencia de *Quercus* perennifolios y caducifolios acompañados de *Corylus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Pinus pinaster*, *Olea*, *Phillyrea*, *Myrtus*, *Lycium*, *Pistacia*, y de manera significativa, termófitos como *Withania frutescens*, *Cosentinia vellea* y *Selaginella denticulata* (López-Sáez *et al.*, 2007).

Cueva de Las Ventanas (MIS 3-2)

El sitio se sitúa en las laderas del monte del Castillo (Píñar, Granada), junto al yacimiento de Carihuera. Los restos encontrados incluyen materiales desde el Pleistoceno superior hasta la actualidad, con artefactos líticos, cerámicas y restos óseos, tanto humanos como de animales extinguidos en la región. El material polinífero está constituido por coprolitos de hiena (*Crocuta crocuta* subsp. *spelaea*). Un paisaje en mosaico se puede inferir de los espectros de polen, con pastizales, bosques de pinos y estepas formadas por *Artemisia* con enebros (Carrión *et al.*, 2001; Ochando *et al.*, 2020a). La abundancia de *Quercus* en varias muestras, y la presencia de *Abies*, *Betula*, *Corylus*, *Alnus*, *Salix*, *Acer*, *Juglans*, *Sorbus*, *Taxus*, *Myrtus*, *Olea*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Buxus*, *Viburnum*, *Cistus* y *Ephedra fragilis*, entre otros, sugiere que los bosques de *Quercus* con árboles templados y matorrales termomediterráneos persistieron durante el Pleistoceno superior en algunos entornos, plausiblemente en los valles bajo condiciones menos continentales de las montañas Béticas.

Cova Beneito (MIS 3-2)

Abrigo kárstico situado en la cara sur de la sierra del Benicadell (Muro, Alicante). Se trata de un yacimiento con depósitos que corresponden al Pleistoceno superior. La cronología del sitio queda respaldada por las dataciones por radiocarbono, la evolución arqueológica y las secuencias locales previas. Los resultados palinológicos corresponden con los registros Musteriense, Auriñaciense y los niveles Post-Auriñacienses del yacimiento (Carrión, 1992a; Carrión y Munuera, 1997). El óptimo climático de la secuencia coincide con un Musteriense final, tal y como indican las elevadas concentraciones de *Quercus* y *Oleaceae*. Es de destacar la abundancia de *Pinus* y *Juniperus*, antes y después de los máximos de *Quercus* y *Oleaceae*. La secuencia refuerza la hipótesis de que, durante el MIS 3, fueron habituales las expansiones de una vegetación mesotermófila que experimentaría posteriormente una notable retracción durante el Pleniglacial superior. Sin duda, un fenómeno ligado a la existencia de refugios de flora.

Cova de Les Cendres (MIS 3-2)

Cavidad localizada en la punta de Moraira (Teulada, Alicante) sobre un cantil de calizas cretácicas en la línea de costa. El sitio ha sido lugar de asentamiento humano a lo largo del Paleolítico superior. Las condiciones climáticas y paisajísticas fueron cambiando con el transcurso del tiempo, siendo totalmente diferentes entre los primeros ocupantes de la cueva (gravetienses) y los últimos habitantes de la Edad del Bronce. Si durante el Paleolítico son los cambios climáticos los agentes de cambio, a partir del Neolítico los grupos humanos serán factores activos en la modelización de los paisajes. Mediante los depósitos sedimentarios en forma de carbón se ha podido conocer la flora leñosa utilizada por los grupos prehistóricos (Badal, 1991; Vernet, 1997; Badal y Carrión, 2001). Durante el Gravetiense predomina *Pinus* tipo *nigra* (pino salgareño) acompañados de enebros y fabáceas leñosas. Para el Solutrense (Último Máximo Glacial), los carbones indican un paisaje abierto dominado por enebros y

fabáceas leñosas, aunque los pinos salgareños siguen siendo los árboles dominantes. Por su parte, en el Magdalenense (Tardiglacial), parece que el bosque de pino salgareño se recupera en detrimento del enebral y los matorrales de fabáceas.

Laguna de San Benito (MIS 3-2)

El depósito se sitúa al norte de las estribaciones prebéticas (Ayora, Valencia). Se trata de una laguna endorreica y desecada, comportándose como temporal. Los registros muestran datos desde el Pleistoceno superior hasta el Holoceno reciente. El sondeo para el estudio palinológico tuvo un total de 24 metros de potencia (Dupré *et al.*, 1996). La zona inferior del diagrama polínico recoge las muestras aisladas por debajo de la datación de 41 000 años BP. Estas representan un ambiente glacial, con un paisaje arbóreo dominado por *Pinus* y *Quercus* perennifolios y un estrato herbáceo dominado totalmente por *Artemisia*, y en menor medida por Poaceae. Como taxones acompañantes aparecen *Juniperus*, *Quercus* caducifolios, *Olea* y Ericaceae. El paisaje mantiene, al igual que a lo largo de toda la secuencia, unas características bastante abiertas, con poca cobertura arbórea y arbustiva, donde predominan formaciones esteparias.

Cueva de Les Calaveres (MIS 3-2)

Cavidad situada en la comarca costera más septentrional de la provincia de Alicante. Destacan los hallazgos de restos arqueológicos como herramientas de sílex vinculados al Paleolítico medio y superior. A pesar de la dificultad para situar cronológicamente el registro polínico, la única datación de radiocarbono sitúa al Nivel I en una fecha de 20 665 años BP (Dupré, 1988). Los niveles más profundos VI y V, posiblemente musterenses, están dominados por pinares acompañados entre otros taxones de *Juniperus*, *Quercus* perennifolios, y elementos termófilos como *Pistacia* y *Myrtus*. Durante el nivel IV, el paisaje se muestra abierto, donde el pinar es sustituido por la dominancia de las asteráceas, junto a gramíneas y quenopodiáceas; recuperándose de nuevo el pinar en el estrato III, junto a elementos como *Quercus*, *Pistacia*, Ericaceae, *Artemisia* y *Ephedra*. Finalmente, en el Paleolítico superior (niveles II y I) el paisaje vuelve a ser abierto dominado por gramíneas y *Ephedra*.

Cueva de Les Malladetes (MIS 3-2)

El yacimiento se sitúa en el macizo kárstico del Mondúver (Valencia). Se trata de uno de los sitios arqueológicos más importantes de la fachada mediterránea peninsular. Sus niveles estratigráficos cubren el Paleolítico superior, el Epipaleolítico y el Neolítico. La secuencia polínica se incluye en el Pleistoceno superior con industrias que van del Auriñaciense al Solutrense (Dupré, 1988). El periodo más antiguo fechado en 26 690 años BP muestra un pinar con fuertes oscilaciones, aunque dominando en toda la secuencia, junto a elementos termófilos como *Phillyrea*, y mesófitos como *Alnus*, *Quercus* caducifolios, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Pinus pinaster*, *Carpinus*, *Ilex*, cupresáceas y ericáceas. Durante el Gravetiense disminuyen los

porcentajes de oleáceas y otros elementos arbóreos, así como su diversidad, en favor de *Quercus* acompañados de elementos herbáceos como las asteráceas. En la fase final de la secuencia, vuelve a aumentar la diversidad del estrato arbóreo con valores superiores al 50% del total, apareciendo por primera vez *Abies*.

Turbera de la Canal de Navarrés (MIS 3-2)

Depósito situado en los límites meridionales del sistema ibérico (Navarrés, Valencia). El valle incluye formaciones travertínicas y depósitos turbosos con registros cuaternarios. De las tres secuencias estudiadas en la turbera (N1, N2, N3), el sondeo N3 corresponde al estudio de microfósiles (polen, esporas, carbones) y macrorrestos más completo y detallado (Carrión y Dupré, 1996; Carrión y Van Geel, 1999). Se diferencian cuatro zonas polínicas, dos de ellas pertenecientes al Pleistoceno: N3PA muestra un desarrollo de formaciones mediterráneas al final del MIS3. Se muestran cambios sincrónicos entre las curvas de *Pinus pinaster* y formaciones de *Quercus*, llegando a sobrevivir el pino rodeno a los períodos glaciales en zonas de refugio, en bajos porcentajes y acompañado de árboles caducifolios (*Corylus*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Salix*, *Alnus*, *Betula*) y elementos mediterráneos (*Arbutus*, *Erica arborea*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia terebinthus*, *Myrtus communis*, *Viburnum tinus*); N3PB presenta altos porcentajes de *Artemisia*, y un aumento significativo de *Chenopodiaceae* junto a la presencia constante de *Ephedra distachya-nebrodensis*, aunque sigue dominando *Pinus*. El Último Máximo Glacial (MIS 2) viene marcado con un fuerte hiato, debido a las malas condiciones de preservación biótica, mientras que el Dryas reciente presenta altas frecuencias de *Artemisia*, con oscilaciones durante el Tardiglacial (Carrión y Dupré, 1996; Carrión y Van Geel, 1999).

Cueva Perneras (MIS 3-2)

Abrigo situado en el término municipal de Lorca (Murcia). De acuerdo con las excavaciones y estudios realizados en la cueva la secuencia arqueológica incluye inicialmente una abundante industria Musteriense basal. A continuación se registra un Auriñaciense final coronado por niveles del Paleolítico superior. La zonación palinológica de la secuencia de Perneras es consecuencia de las diferencias porcentuales que se establecen en *Pinus*, *Quercus*, *Artemisia*, *Helianthemum* y *Brassicaceae* (Carrión et al., 1995). El paisaje se muestra caracterizado por la escasez de elementos arbóreos (*Pinus*, *Quercus*) con una gran diversidad en taxones xeroesclerófilos, termófilos y mediterráneos (*Olea*, *Cistus*, *Myrtus*, *Pistacia*, *Ephedra fragilis*, *Helianthemum*, *Periploca*, *Withania*, *Osyris*, *Lamiaceae*, etc.). A diferencia de la vegetación actual, se observa una abundancia paleolítica de *Quercus* junto a otros árboles que no existen actualmente en estas latitudes.

Mari López (Pleistoceno medio-superior)

Este lucio se sitúa en la zona de marismas del Guadalquivir que ocupan el paleoestuario dentro del Parque Nacional de Doñana. Se trata de un medio costero

altamente dinámico y con una intrincada implicación de sistemas litorales (dunas y playas). El registro pleistoceno cubre los estadios MIS 4 y 3 hasta fechas muy recientes holocenas y está dominado por *Pinus*, *Artemisia*, Poaceae y Asteraceae, junto a elementos en menor proporción pero permanente de *Juniperus* y *Alnus*. Destaca la presencia continua de *Olea* y *Quercus*, lo que sugiere la existencia de refugios glaciales de elementos leñosos termófilos para el suroeste peninsular (Zazo *et al.*, 1999).

Cueva del Algarrobo (MIS 2)

Pequeño abrigo rocoso situado al norte de la localidad de Mazarrón (Murcia). La secuencia se sitúa en el Paleolítico superior final, y aunque no se dispone de dataciones, si se ha podido correlacionar con la cercana Cueva del Caballo con fechas en torno a 10 780 años BP (Munuera y Carrión, 1991). El diagrama no presenta grandes cambios, a destacar el incremento de *Pinus* y de la diversidad vegetal en la parte superior, posiblemente por la influencia reciente o actual, por lo que el espectro polínico es muy similar a la vegetación presente en el entorno de la cueva, sin sufrir grandes cambios desde el final del Pleistoceno superior. Los pólenes más abundantes son los de Asteraceae, Chenopodiaceae y *Artemisia*. Destaca la presencia de elementos mediterráneos y termófilos (*Quercus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Lycium*, *Pistacia*). Es de resaltar la presencia de *Juglans regia* en el Tardiglacial.

Cueva de Ambrosio (MIS 2)

Gran abrigo rocoso situado en el valle alto del Arroyo (Almería), con ocupación atestiguada desde el Solutrense medio hasta el Solutrense superior, pasando por los niveles epipaleolíticos y neolíticos. Se trata de uno de los yacimientos paleolíticos más importantes del sureste ibérico gracias a su amplia estratigrafía (Rodríguez-Ariza, 2005). El análisis antracológico muestra un catálogo florístico compuesto por especies arbóreas como el pino (*Pinus nigra*, *P. sylvestris* y *P. halepensis*), la carrasca (*Quercus ilex/coccifera*) y el quejigo (*Quercus faginea*). Los arbustos están representados por *Juniperus*, enebros y sabinas algunas de porte arbóreo, con valores superiores al 60%, que junto al pino blanco y silvestre suponen el 79,62%, y si añadimos a todas las gimnospermas supone el 85,72% de la muestra antracológica. Las rosáceas (*Prunus*) junto a caméfitos como romeros (*Rosmarinus officinalis*), jaras (*Cistus*) y leguminosas (Fabaceae), completan el registro antracológico. Los estudios polínicos no han dado un registro palinológico adecuado, con niveles estériles o muy pobres. Destaca, para fechas en torno a 16 600 años BP, la presencia de *Pinus*, y en menor proporción *Quercus* t. *ilex-coccifera*, junto a árboles como olmos, nogales, oleáceas, y avellano. En el nivel solutrense aparecen *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, y cupresáceas (Rodríguez-Ariza, 2005).

Cova Bolumini (MIS 2)

El yacimiento se sitúa en la vertiente sur de la sierra de Segària (Alicante). Aunque el sitio ha sido parco en materiales, el estudio de los mismos nos señala una ocupación humana en distintos momentos prehistóricos, no siempre continuos. A pesar de presentar importantes hiatos antracológicos en toda la secuencia, Bolumini registra tres formaciones bien diferenciadas, una de las cuales pertenece al Paleolítico superior (Badal, 1991). El nivel Vb está dominado por taxones como *Pinus nigra* y *Juniperus*, junto a otros elementos como *Quercus faginea*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Pinus halepensis* y *Prunus*, lo que sugiere un ambiente relativamente frío para el Tardiglacial, a pesar de los elementos termófilos.

Cova d'en Pardo (MIS 2)

Se encuentra situada en la vertiente meridional de la sierra de l'Albureca (Alicante), siendo uno de los yacimientos arqueológicos mejor estudiados de la zona. El relleno de la cueva presenta niveles arqueológicos desde el Pleistoceno superior final hasta el Holoceno. No obstante, puede ser que la ocupación de la cueva sea incluso anterior, ya que algunas piezas de lítica podrían pertenecer al Musteriense y algunos hogares situarían la primera ocupación humana del sitio en el Paleolítico medio (Soler et al., 1999). La secuencia polínica pleistocena muestra la dinámica de sucesión del pinar hacia el dominio del carrascal. En el nivel basal domina un pinar con valores importantes de helechos que sugieren un escenario fresco y húmedo, posteriormente *Quercus* comienza a aumentar sus porcentajes, sugiriendo carrascales en zonas más cálidas aunque sigue dominando *Pinus*. A partir de media secuencia, los niveles de *Quercus* superan a los del pinar hasta llegar casi a desaparecer *Pinus*, junto a valores importantes de *Juniperus* y gramíneas.

Acantilado del Asperillo (MIS 3-2)

Se sitúa entre Mazagón y Matalascañas (Huelva), formado por una serie de depósitos dunares con un considerable componente fósil y varios niveles turbosos. Muchos de los rasgos del registro polínico reflejan procesos de sucesión dunar y sus cambios de vegetación asociados, como el paso desde formaciones por gramíneas y compuestas hacia pinares de *Pinus pinea* y *Juniperus phoenicea* en sistemas más estabilizados. Por otro lado, las fases de inundación suelen ir asociadas con máximos en *Myriophyllum* y *Salix*. El acantilado del Asperillo muestra registros palinológicos, antracológicos y de macrorrestos desde el Pleistoceno superior (MIS 3) al Holoceno. La presencia de quercíneas (*Quercus ilex-coccifera*, *Q. suber*) elementos mediterráneos (*Phillyrea*, *Cistus*, *Olea* y *Erica*) y mesófitos (*Quercus faginea*, *Betula*, *Alnus*, *Corylus* y *Salix*), así como de *Abies* junto a *Pinus pinea* durante el MIS 2 reafirman la presencia de refugios glaciales, bajo condiciones de humedad con cierta influencia oceánica (Stevenson, 1984). Los estudios de macrorrestos permitieron identificar dos gimnospermas a nivel específico, constituyendo la primera evidencia de pinares mixtos de *Pinus pinaster* y *Pinus nigra* en la cuenca baja del Guadalquivir.

Cueva de Nerja (MIS 3-2)

Se encuentra en la vertiente sur de la sierra de Almijara (Málaga). La presencia humana en el yacimiento está atestiguada desde hace algo más de 40 000 años BP. Esto supone que es una de las cuevas europeas con una frecuentación más extendida en el tiempo. La presencia de material lítico musteriense en la base de la secuencia corresponde al Paleolítico medio. El registro antracológico muestra tres niveles gravetienses similares en su composición antracológica, dominados por un pinar mixto de *Pinus nigra* y *P. pinea*, junto a leguminosas y especies arbustivas como *Juniperus* y jaras, lo que podría inferir una vegetación meso-supramediterránea con temperatura media anual de 8-15°C para el litoral del yacimiento, condiciones adecuadas para la supervivencia de especies cálidas como el pino piñonero (Badal, 1991; Vernet, 1997; Aura *et al.*, 2002). La ausencia de *Quercus* sugiere un ombrotípico seco (400-600 mm) para el final del MIS 3.

Los niveles solutrenses pleniglaciales (MIS 2) presentan importantes hiatos, con una composición vegetal similar a los niveles gravetienses, pero con una disminución progresiva de *Pinus nigra* y aumento del matorral. Los pinos piñoneros se mantienen constantes, y se muestra la presencia de *Pinus halepensis*. El Tardiglacial se muestra en niveles magdalenienses, cuyo espectro antracológico indica una mejoría climática Tardiglacial con la consolidación de especies termófilas, y la ausencia de estrato arbóreo dando un paisaje abierto de matorral dominado por leguminosas. *Pinus nigra* disminuye su proporción, posiblemente desplazado a cotas más altas, mientras que *Pinus halepensis* y las quercíneas se mantienen en baja representación respecto al matorral. Al final del Tardiglacial, durante el Epipaleolítico, aparecen especies termófilas como *Olea europaea*, *Pistacia lentiscus*, *Rosmarinus officinalis*, *Buxus* y *Daphne gnidium*, sugiriendo condiciones típicas termomediterráneas detectando la transición hacia el Holoceno en fechas recientes, 12 980 años cal. BP, anteriores a las dadas por los registros marinos (Badal, 1991; Vernet, 1997; Aura *et al.*, 2002).

San Rafael (MIS 2)

El marjal está ubicado en la costa sur de Almería cerca de Roquetas de Mar. La secuencia es muy homogénea y se trata del testigo más completo de los recuperados en la zona (Pantaleón-Cano *et al.*, 2003). Comprende desde el MIS 2 hasta momentos actuales. El Pleniglacial superior refleja un ambiente relativamente cálido y húmedo dominado por el componente termófilo, inferido por la presencia de un espectro polínico dominado por *Olea*, *Quercus* perennifolios y caducífolios y *Pinus*, junto a elementos higrófilos locales. El Tardiglacial refleja una disminución de los taxones arbóreos y un aumento de heliófitos.

Santa Maira (MIS 2)

El yacimiento se sitúa en la solana de la sierra de Alfaro (Alicante). La secuencia cubre, con algunos hiatos, desde el final del Pleistoceno hasta el Holoceno medio, con ocupaciones del Solutrense, el Magdaleniense, el Epipaleolítico, el Mesolítico y el Neolítico. Los estudios de carbonos en Santa Maira muestran la dominancia de *Juniperus* y *Quercus* caducífolios con fluctuaciones a lo largo de la secuencia (Aura *et*

al., 2005). Durante el Solutrense dominan los bosques mixtos de pinar con *Quercus* junto a elementos como *Juniperus*, *Prunus* y *Fraxinus*. El Tardiglacial está dominado por *Juniperus*, junto a *Quercus* caducifolios y perennifolios sugiriendo importantes masas de frondosas. Por otro lado, las semillas identificadas muestran la presencia de numerosos taxones leñosos (*Quercus*, *Sorbus aria/aucuparia*, *Prunus spinosa*, *Rosa* y *Cotoneaster*) y leguminosas (*Vicia/Lathyrus*, *Vicia/Lens*, *Medicago/Melilotus*) y en menor proporción gramíneas (*Avena* y *Lolium temulentum*). Durante el Magdalenense y Epipaleolítico se da un equilibrio entre *Quercus*-rosáceas-leguminosas.

Laguna de Siles (MIS 2)

Se localiza al oeste del pueblo de Siles (Jaén) en el piso supramediterráneo, pero muy cerca del límite tanto con el meso como con el oromediterráneo (Figura 3). Los registros polínicos permiten describir la vegetación dominante durante el Pleniglacial tardío y el Holoceno (Figura 4).



Figura 3. Laguna de Siles situada en el piso supramediterráneo al oeste del pueblo de Siles (Jaén).
Figure 3. Siles Lagoon located on the supra-Mediterranean floor west of the town of Siles (Jaén).

El paisaje estaba dominado por una estepa compuesta por Poaceae, *Artemisia* y *Ephedra nebrodensis*, con *Juniperus* y *Pinus* (*P. nigra* y *P. sylvestris*), junto con la abundancia de Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae y *Helianthemum*. Al margen de la vegetación que forma la estepa gramoíde, tiene lugar una expansión gradual de *Juniperus*, en paralelo a los incrementos de *Pinus pinaster* y *Quercus*

perennifolios. Además, se obtienen porcentajes relativamente altos de mesotermófilos como *Pinus pinaster*, *Quercus* caducifolios y perennifolios, Ericaceae, *Corylus*, *Betula* y *Fraxinus*, que posteriormente sufrirán un incremento durante el Tardiglacial. La presencia continua de *Acer*, *Taxus*, *Arbutus*, *Buxus*, *Salix*, *Ulmus*, *Phillyrea*, *Pistacia* y *Olea* es de resaltar.

De este modo, todo lo anterior sugiere la más que probable presencia de refugios glaciales para la vegetación forestal caducifolia y mediterránea en la proximidad de la laguna. Durante la época glacial es muy probable que la zona del cinturón forestal fuese más estrecha y discontinua que en la actualidad. Con la presencia de árboles templados y mediterráneos refugiados en hábitats protegidos (Figura 4). Así, la proximidad del sitio a un buen número de gargantas térmicas a no más de 15 km de distancia, pudo haber proporcionado ambientes idóneos para la permanencia y supervivencia de numerosos taxones leñosos (López Vélez, 1996). Merece la pena resaltar, que estos sitios cercanos a la laguna (entre 1100 y 1350 msnm) acogen uno de los bosques más australes de Europa de *Corylus avellana*, así como poblaciones relictas de *Ilex aquifolium*, *Betula celtiberica*, *Taxus baccata*, *Fraxinus angustifolia*, *Acer granatense*, *Sorbus torminalis* y *Ulmus glabra* (Valle *et al.*, 1989).

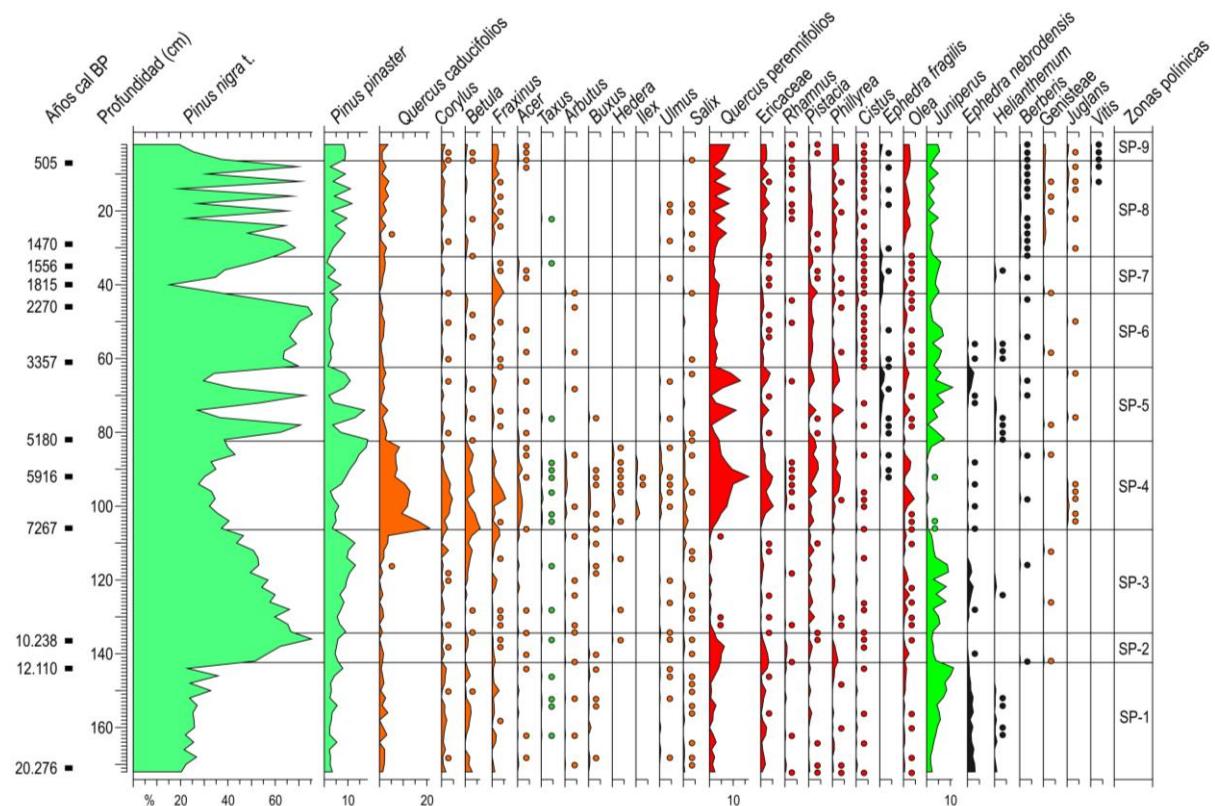


Figura 4. Diagrama polínico de la secuencia de la Laguna de Siles. Redibujado de Carrión (2002) y Carrión *et al.*, 2013, 2015.

Figure 4. Pollen diagram of the Laguna de Siles sequence. Redrawn from Carrión (2002) and Carrión *et al.* (2013, 2015).

Tossal de la Roca (MIS 2)

El abrigo pertenece desde un punto de vista geomorfológico al dominio prebético externo (Vall d'Alcalà, Alicante). Su importancia radica en que es uno de los yacimientos donde mejor se documenta la transición del Tardiglacial al Holoceno en el Mediterráneo ibérico (López-Sáez y López-García, 1999; Uzquiano, 1988). La secuencia antracológica cubre desde el Tardiglacial hasta la primera mitad del Holoceno. Los niveles magdalenenses muestran un dominio del pinar mixto (*Pinus sylvestris* y *P. nigra*) junto a valores moderados de sabina, robles y arce de Montpellier. El registro palinológico muestra un importante pinar coetáneo con los resultados antracológicos, destacando la presencia de *Abies* y *Ephedra distachya*, sin mostrar elementos mesófilos; y entre las herbáceas destacan los taxones esteparios como *Artemisia* y *Chenopodiaceae*.

Túnel dels Sumidors (MIS 2)

Cavidad kárstica dentro del afloramiento yesífero de Vallada (Valencia). Esta secuencia cubre desde el Pleistoceno final hasta mediados del Holoceno (Dupré, 1988). El registro palinológico muestra a fecha de 13 140 años cal. BP un claro predominio de las Cichorioideae y Poaceae, paisajes abiertos con muy poca masa forestal, la cual está representada por elementos arbóreos como *Pinus*, en primer lugar, seguido de *Quercus* mixtos y de forma puntual avellanos, alisos y lentiscos.

Cueva de Malalmuerzo (MIS 2)

El yacimiento arqueológico se sitúa al noroeste de Granada, en el distrito de los Montes Orientales. La secuencia estudiada pertenece al Paleolítico superior con gran cantidad de restos adscritos al Magdaleniense. Los datos polínicos sugieren un paisaje abierto, para toda la secuencia, dominado por elementos esteparios (*Chenopodiaceae* y *Ephedra*) y xéricos (*Asteraceae* y *Poaceae*) en evolución hacia condiciones más secas (Cabello *et al.*, 2020). Se registran cambios en los elementos arbóreos y arbustivos. En la parte inferior de la secuencia predominan *Quercus* perennifolios, junto a *Q. caducifolios*, *Cupressaceae* y *Rosaceae*, sin presencia de *Pinus*. En el nivel intermedio, desaparecen los *Quercus* perennifolios, con expansión de los *Quercus* caducifolios y taxones esteparios, aparece *Pinus* y otros elementos arbustivos (*Cistaceae*, *Rosaceae*). Los datos antracológicos son escasos, si bien la presencia de sabina (*Juniperus phoenicea*), *Pinus nigra*, *Quercus* caducifolio, y arbustos como *Rhamnus alaternus* y *Erica* sugieren, al igual que el registro polínico, un paisaje abierto supra-mediterráneo (Cabello *et al.*, 2020).

III. CONSIDERACIONES FINALES

Las contingencias históricas que sufrió la vegetación de la Península Ibérica durante el Pleistoceno exhiben el dinamismo al que fue expuesta debido, en buena medida, a las fluctuaciones climáticas del último período glacial. Los estudios

paleoecológicos y filogeográficos han puesto de relieve lo importante que ha sido para los patrones de biodiversidad en latitudes medias y altas la existencia de refugios de plantas (Bhagwat y Willis, 2008; Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 1998, 2003, 2008, 2018, 2019; Ochando *et al.*, 2019, 2020a, b, c, d; Willis y Whitakker, 2000). De hecho, los refugios del Pleistoceno parecen haber tenido una poderosa influencia en la diversidad genética actual de los bosques templados en Europa (Hampe y Petit, 2005; Petit *et al.*, 2003; Verdú *et al.*, 2020). La combinación de características geomorfológicas, paleoclimáticas y paleobotánicas de la Península Ibérica sugiere que jugó un papel estratégico en la supervivencia de taxones arbóreos durante el Cuaternario (Carrión y Leroy, 2010; Ochando *et al.*, 2019, 2020a, b, c, d; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008, 2010).

Los refugios también son esenciales para la diversidad de especies y el nivel de endemismo (Jansson, 2003). Además, las glaciaciones han construido huellas de patrones históricos aún perceptibles que explican parcialmente la distribución y riqueza de las formaciones forestales en Europa y América del Norte (Svenning y Skov, 2007). En el caso de la Península Ibérica, parece indudable la presencia de zonas de refugio para la flora en el litoral meridional (Carrión *et al.*, 2013, 2015) y en el sistema Bético y Penibético (Carrión, 2002). La gran mayoría de las evidencias palinológicas en refugios de vegetación termófila y mesófila en el sistema Bético y Penibético pertenecen a yacimientos arqueológicos. Entre los que destacan los registros de Cova del Bolomor (Vidal-Matutano *et al.*, 2017; Ochando *et al.*, 2019), Cova Beneito (Carrión, 1992a; Carrión y Munuera, 1997), Abric del Pastor (Connolly *et al.*, 2019) Cueva Negra (Carrión *et al.*, 2003), Sima de las Palomas (Carrión *et al.*, 2003), Cueva de la Carihuella (Carrión, 1992b; Carrión *et al.*, 1998, 1999, 2019; Fernández *et al.*, 2007; Ochando *et al.*, 2020a), Cueva de Las Ventanas (Carrión *et al.*, 2001; Ochando *et al.*, 2020a), Cueva de Bajondillo (López-Sáez *et al.*, 2007), Abrigo 3 del Complejo del Humo (Ochando *et al.*, 2020b), Gorham (Carrión *et al.*, 2008) y Vanguard (Carrión *et al.*, 2018). No obstante, los cohortes florísticos suelen estar sesgados por el elemento local presente en el entorno de los yacimientos. Algo a considerar a la hora de establecer patrones de cambios en la vegetación a una escala mayor, en un contexto regional. Además, en el caso de las cuevas, es fundamental comprobar con cautela la abundancia de compuestas (Asteraceae) en los registros polínicos, ya que pueden distorsionar los espectros polínicos del resto de taxones identificados.

Así, resulta crucial considerar aquellos yacimientos arqueológicos en los cuales aparezca bastante polen para cada una de las muestras estudiadas, que el número de muestras permita realizar un estudio detallado de la secuencia y que todo ello esté sustentado por un buen control cronoestratigráfico del perfil arqueológico analizado. En este sentido, destacan los refugios de flora y vegetación de Bolomor (Vidal-Matutano *et al.*, 2017; Ochando *et al.*, 2019), y en menor medida Carihuella (Carrión, 1992b; Carrión *et al.*, 1998, 1999, 2019; Fernández *et al.*, 2007; Ochando *et al.*, 2020a), por la extraordinaria resolución cronológica y por la excepcional diversidad polínica encontrada en cada uno de los perfiles estudiados.

La secuencia de Siles sostiene el postulado de una más que probable supervivencia de angiospermas leñosas a gran altitud, en valles intramontanos del sistema Bético, con la presencia continua de taxones mediterráneos y de elementos mesófilos como *Quercus*, *Betula*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Salix*, *Ulmus*, *Rhamnus*, *Olea*, *Pistacia*, *Phillyrea*, *Buxus* y *Arbutus*, durante la última etapa glacial (Carrión, 2002). No obstante, Siles aparece como el único enclave a tanta altitud en el que las especies arbóreas pudieron

sobrevivir durante la última glaciación pero de manera indirecta, ya que el registro polínico describe principalmente el Tardiglacial y las fases posteriores al último máximo glacial. El yacimiento de Cueva Negra (Carrión *et al.*, 2003), proporcionó resultados polínicos comparables a los registrados en Siles, aunque a una altitud menor. Otras secuencias, con una incidencia de elementos mesotermófilos comparable con la de Siles, se encuentran en latitudes más al norte del sistema Bético, como son el caso de Cova Beneito, Alicante (Carrión, 1992a; Carrión y Munuera, 1997) y la turbera de Navarrés, Valencia (Carrión y Dupré, 1996; Carrión y Van Geel, 1999). En el caso de Beneito y Navarrés se observan oscilaciones significativas en el componente termófilo (Yll y Carrión, 2003).

De igual manera, en las secuencias de Carihuela (Carrión, 1992b; Carrión *et al.*, 1998, 1999, 2019; Fernández *et al.*, 2007; Ochando *et al.*, 2020a) y Padul (Florschütz *et al.*, 1971; Pons y Reille, 1988; Ortiz *et al.*, 2004; Camuera *et al.*, 2019) también domina una alternancia entre fases esteparias o abiertas y episodios de recuperación para el polen arbóreo, lo que podría ser resultado de la respuesta de la vegetación a los continuos cambios climáticos o como consecuencia de procesos de competencia intrínseca y de carácter estocástico. En ambos sitios, la presencia casi ininterrumpida de *Pinus* durante la última glaciación, así como la permanencia de *Quercus* y también taxones, en el caso de Padul, como *Juniperus*, *Betula*, *Alnus*, *Salix* y ericáceas, sugiere la presencia de refugios glaciales para taxones leñosos en zonas más o menos próximas de estas localidades.

Junto con los valles intramontanos, en la costa oriental y la costa suroccidental de la Península Ibérica también se han localizado refugios de vegetación termófila a lo largo del Pleistoceno (Fierro *et al.*, 2011). En el extremo oriental destacan los análisis polínicos de sedimentos en Sima de las Palomas (Carrión *et al.*, 2003), Cueva de les Calaveres (Dupré, 1988) y Cueva de Malladetes (Dupré, 1988). Estos ambientes submontanos permitieron la supervivencia de *Quercus* y otros mesófitos, así como *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* y formaciones arbustivas de *Periploca angustifolia*, *Chamaerops humilis*, *Maytenus europaeus*, *Osyris quadripartita*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia*, entre otras especies (Arroyo *et al.*, 2008; Carrión *et al.*, 1995, 2003). En el margen suroccidental aparece El Asperillo (litoral de la provincia de Huelva), que sugiere la existencia de refugios glaciales de pino piñonero, quercíneas y árboles caducifolios, junto a vegetación litoral mediterránea, durante el Pleistoceno final (Stevenson, 1984). Otros sitios que aparecen a lo largo de la línea de costa y que proponen la permanencia de refugios litorales son las secuencias de Gorham (Carrión *et al.*, 2008), Vanguard (Carrión *et al.*, 2018), Bajondillo (López-Sáez *et al.*, 2007), Abrigo 3 del Complejo del Humo (Ochando *et al.*, 2020b) y San Rafael (Pantaleón-Cano *et al.*, 2003). Sin embargo, estas localidades no pertenecen a la montaña Bética en un sentido estricto. Las zonas costeras se habrían caracterizado por determinados aportes de humedad que habrían amortiguado la aridez vigente en territorios internos de la cordillera Bética y mostrarían pulsos de temperatura menos extremos (Carrión y Díez, 2004; Fierro *et al.*, 2011; Ochando *et al.*, 2019).

En este contexto, parece incuestionable la amplia distribución de refugios de flora y vegetación en zonas de la plataforma litoral del sur peninsular, emergidas en muchos casos, debido al descenso del nivel del mar en períodos glaciales principalmente. Y por otro lado, para los refugios de taxones leñosos en valles intramontanos, resultan

evidentes los escasos testimonios, y además indirectos, registrados únicamente en la laguna de Siles (Carrión, 2002).

La presencia de refugios parece, por tanto, relacionada con una serie de características fisiográficas que aseguran la disponibilidad continua de agua (Carrión *et al.*, 2003; Manzano *et al.*, 2017; Ochando *et al.*, 2019, 2020a, b). Así, la heterogeneidad en Iberia jugó un papel importante en la distribución de biodiversidad. En este sentido, parece evidente que las montañas del sur ibérico, presentan poblaciones relictas en el borde la cordillera, las cuales son esenciales para comprender la dinámica de los refugios glaciales y postglaciales. No obstante, estas poblaciones relictas suelen estar dispersas, son reducidas y se sitúan en lugares de difícil acceso.

Por todo ello, la combinación de información paleobotánica, florística y filogeográfica es fundamental para una mejor conservación de las zonas montañosas mediterráneas, así como para una gestión eficaz de los reservorios de vegetación y una profunda compresión de los hábitats y especies a nivel estructural y funcional.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de este trabajo fue financiado por: Proyecto (CGL-BOS2015-68604-P), financiado por: FEDER/Ministerio de Ciencia e Innovación - Agencia Estatal de Investigación, Proyecto (PID2019-1049449GB-I00), financiado por: FEDER/Ministerio de Ciencia e Innovación - Agencia Estatal de Investigación y Fundación Séneca (grant number 20788/PI/18).

REFERENCIAS

- Altolaguirre, Y., Bruch, A.A. y Gibert, L. (2020). A long Early Pleistocene pollen record from Baza Basin (SE Spain): Major contributions to the palaeoclimate and palaeovegetation of Southern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 231, 106199.
- Arroyo, J., Carrión, J.S., Hampe, A. y Jordano, P. (2008) (segunda edición). La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Valladares, F. (Ed.), Ediciones del Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 29-70.
- Aura, E., Jordá, J.F., Pérez, M., Rodrigo, M.J., Badal, E. y Guillem, G. (2002). The far south: the Pleistocene–Holocene transition in Nerja cave (Andalucía, Spain). *Quaternary International*, 93–94, 19–30.
- Aura, E., Carrión, Y., Estrelles, E. y Pérez, G. (2005). Plant economy of hunter-gatherer groups at the end of the last Ice Age: plant macroremains from the cave of Sta. Maira (Alacant, Spain), ca. 12,000–9000 BP. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14, 542–550.
- Badal, E. (1991). La vegetación durante el Paleolítico Superior en el País Valenciano y Andalucía: Resultados antracológicos. *Arqueología medioambiental a través de los macrorrestos vegetales*. Ayuntamiento de Madrid. Área de Medioambiente, Aula de Ecología, Madrid.
- Badal, E. y Carrión, J.S. (2001). Del glaciar al interglaciar: los paisajes vegetales a partir de los restos carbonizados hallados en las cuevas de Alicante. In: Villaverde, V. (Ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento en las tierras valencianas*. Universitat de Valencia, pp. 21–44.
- Bhagwat, S.A. y Willis, K.J. (2008). Species persistence in Northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography* 35, 464–482.
- Cabello, L., Cantalejo, P., Espejo, M. de M., Buendía, A.F., Fernández, J.M., González Ríos, M., González, O., Durán, J.J., Robledo, P., Avezuela, B., Jordá Pardo, J.F., Uzquiano, P., Riquelme, J.A., Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J., Ramos Muñoz, J., Weniger, G.-C., Palomo, A., Smith, V.M., Becerra, S., Salvador Fernández, D., Dominguez-Bella, S., Tafelmaier, Y. y Vijande-Vila, E. (2020).

- New archaeological data on the upper Paleolithic site of cueva de Malalmuerzo (Moclín, Granada, Spain). *Munibe Antropología-Arkeología*, 71.
- Carrión, J., Jiménez-Moreno, G., Ramos-Román, M.J., García-Alix, A., Toney, J.L., Scott-Anderson, R., Jiménez-Espejo, F., Bright, J., Webster, C., Yanes, Y. y Carrión, J.S. (2019). Vegetation and climate changes during the last two glacial-interglacial cycles in the Western Mediterranean: A new long pollen record from Padul (Southern Iberian Peninsula). *Quaternary Science Reviews*, 205, 86-105.
- Carrión, J.S. (1992a). A palaeoecological study in the western Mediterranean area. The Upper Pleistocene pollen record from Cova Beneito (Alicante, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92, 1-14.
- Carrión, J.S. (1992b). Late quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, Southern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71, 37-77.
- 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. y Dupré, M. (1996). Late Quaternary vegetational history at Navarrés, eastern Spain. A two core approach. *New Phytologist*, 134, 177-191.
- Carrión, J.S. y Munuera, M. (1997). Upper Pleistocene paleoenvironmental change in eastern Spain: new pollen-analytical data from Cova Beneito (Alicante). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128, 287-299.
- Carrión, J.S. y 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. y Díez, M.J. (2004). Evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil. Herrera, C. (Ed.), *El monte mediterráneo en Andalucía*. Estación Biológica de Doñana CSIC, pp. 21-28.
- Carrión, J.S. y Leroy, S.A. (2010). Iberian floras through time: land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 227-230.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. y Montes, R. (1995). A palaeoenvironmental study in the semiarid Southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science*, 22, 355-367.
- Carrión, J.S., Munuera, M. y Navarro, C. (1998). Palaeoenvironmental reconstructions of cave sediments on the basis palynology: an example from Carihuela Cave (Granada). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 17-31.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupré, M. y Walker, M.J. (1999). The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews*, 18, 1061-1073.
- Carrión, J.S., Riquelme, J.A., Navarro, C. y Munuera, M. (2001). Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 176, 193-205.
- Carrión, J.S., Yll, E., Walker, M.J., Legaz, A.J., Chaín, C. y López, A. (2003). Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in South-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology & Biogeography*, 12, 119-129.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, A., López-García, P., Fuentes, N., Gil, G. y González-Sampériz, P. (2008). A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2118-2135.
- Carrión, J.S., et al. (2013). *Paleoflora Ibérica: Plioceno-Cuaternario*, 2 vols. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid. Universidad de Murcia y Fundación Séneca. ISBN 84-616-6797-2.
- Carrión, J.S., et al. (2015). Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid. <https://cutt.ly/njXvqJw>
- Carrión, J.S., Ochando, J., Fernández, S., Munuera, M., Amorós, G., Blasco, R., Rosell, J., Finlayson, S., Giles, F., Jennings, R., Finlayson, G., Giles-Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J. y Finlayson, C. (2018). Last Neanderthals in the warmest refugium of Europe: palynological data from Vanguard Cave. *Review of Palaeobotany and Palynology, Special Issue* (Carrión, J. S., de Menocal, P. y Scott, L. eds.): Human evolution and palaeofloras: the contribution and potential of palaeobotany in the environmental reconstruction of hominin-bearing sites. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 259, 63-80.

- Carrión, J.S., Fernández, S., Jiménez, J., Munuera Giner, M., Ochando, J., Amorós, G., Ponce de León, M., Zollikofer, Ch., Martín-Lerma, I., Toro-Moyano, I., Hajdas, I. y Walker, M.J. (2019). The sequence at Carihuella Cave and its potential for research into Neanderthal ecology and the Mousterian in southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 217, 194-216.
- Connolly, R., Jambrina-Enríquez, M., Herrera-Herrera, A.V., Vidal-Matutano, P., Fagoaga, A., Marquina-Blasco, R., Marin-Monfort, M.D., Ruiz-Sánchez, F.J., Laplana, C., Bailon, S., Pérez, L., Leierer, L., Hernández, C.M., Galván, B. y Mallol, C. (2019). A multiproxy record of palaeoenvironmental conditions at the Middle Palaeolithic site of Abric del Pastor (Eastern Iberia). *Quaternary Science Reviews*, 225.
- Dupré, M. (1988). Palinología y paleoambiente Nuevos datos españoles (Ph.D. Thesis) Serie de Trabajos Varios 84. Servicio de Investigación Prehistórica, Diputación provincial de Valencia, Valencia.
- Dupré, M., Fumanal, M.P., Martínez Gallego, J., Pérez-Obiol, R., Roure, J.M. y Usera, J. (1996). The Laguna de San Benito (Valencia, Spain): palaeoenvironmental reconstruction of an endorheic system. *Quaternaire*, 7, 177-186.
- Fernández, S., Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil-Romera, G., Vega-Toscano, L.G. y Riquelme, J.A. (2007). Palynology of Carihuella Cave, southern Spain: completing the record. *Geobios*, 40, 75-90.
- Fierro, E., Matos, M., Fernández, S., Arribas, A. y Carrión, J.S. (2011). Cambios en el paisaje vegetal de la región andaluza durante el Pleistoceno superior y Holoceno. *Menga, Journal of Andalusian Prehistory (SPECIAL ISSUE)*.
- Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D., Gutiérrez, J.M., Santiago, A., Finlayson, G., Allué, E., Baena, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández-Jalvo, Y., Gleed-Owen, P., Jiménez Espejo, F.J., López, P., López Sáez, J.A., Riquelme, J.A., Sánchez Marco, A., Giles Guzmán, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez Ruíz, F. y Sakamoto, T. (2006). Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature*, 443, 850-853.
- Florschütz, F., Menéndez-Amor, J. y Wijmstra, T. (1971). Palynology of a thick Quaternary succession in S. Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10, 233-64.
- González-Ramón, A., Andreo, B., Ruiz Bustos, A., Richards, D.A., López-Sáez, J.A. y Alba Sánchez, F. (2012). Late Quaternary palaeoenvironmental record from a sedimentary fill in Cucú Cave, Almería, SE Spain. *Quaternary Research*, 77, 264-272.
- Hampe, A. y Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matter. *Ecology Letters* 8, 461-467.
- Jansson, R. (2003). Global patterns in endemism explained by past climatic changes. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 583-590.
- Lebreton, V., Renault-Miskovsky, J., Carrión, J.S. y Dupré, M. (2006). Etude palynologique du remplissage de la grotte du Boquete de Zafarraya. In: Barroso, C. y de Limley, H. (Eds.), *La Grotte Boquete de Zafarraya, Monographie Institut de Pléontologie Humaine, Junta de Andalucía. Consejería de Cultura, Málaga*, pp. 629-660.
- López Jiménez, A., Haber Uriarte, M., López Martínez, M. y Walker, M.J. (2020). Small-mammal indicators of biochronology at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Caravaca de la Cruz, Murcia, SE Spain). *Historical Biology*, 32, 18-33.
- López-Sáez, J.A. y López-García, P. (1999). Rasgos paleoambientales de la transición Tardiglaciario-Holoceno (16-7.5 BP) en el Mediterráneo ibérico, de Levante a Andalucía. In: Ferrer, C. y Blázquez, A.M. (Eds.), *Geoarqueol i Quat. Litoral, Memorial M.P. Fumanal*, pp. 139-152.
- López-Sáez, J.A., López García, P. y Cortés Sánchez, M. (2007). Paleovegetación del Cuaternario reciente: Estudio arqueopalinológico. In: Cortés Sánchez, M. (Ed.), *Cueva Bajondillo (Torremolinos). Secuencia cronocultural y paleoambiental del Cuaternario reciente en la Bahía de Málaga*. Junta de Andalucía. Málaga, pp. 139-156.
- López Vélez, G. (1996). Flora y vegetación del Macizo del Calar del Mundo y Sierras adyacentes del sur de Albacete. Instituto de Estudios Albacetenses, Albacete.
- Manzano, S., Carrión, J.S., López-Merino, L., González-Sampériz, P., Munuera, M., Fernández, S., Martín-Lerma, I. y Gómez Ferreras, M.C. (2017). Mountain strongholds for woody angiosperms during the Late Pleistocene in SE Iberia. *Catena* 149, 701-712.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S. y Arroyo, J. (2015a). The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. *Proc. R. Soc. B. The Royal Society*, pp. 1116-1124.

- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Slingsby, J.A., Lavergne, S. y Arroyo, J. (2015b). Investigating the evolutionary assembly of a Mediterranean biodiversity hotspot: deep phylogenetic signal in the distribution of eudicots across elevational belts. *Journal of Biogeography* 42, 507–518.
- Munuera, M. y Carrión, J.S. (1991). Palinología de un depósito arqueológico en el sureste ibérico semiárido: Cueva del Algarrobo (Mazarrón, Murcia). *Cuaternario y Geomorfología*, 5, 107–118.
- Ochando, J., Carrión, J.S., Blasco, R., Fernández, S., Amorós, G., Munuera, M., Sañudo, P. y Fernández Peris, J. (2019). Silvicolous Neanderthals in the Far West: the Mid-Pleistocene palaeoecological sequence of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 217, 247–267.
- Ochando, J., Carrión, J.S., Rodríguez-Vidal, J., Jiménez-Arenas, J.M., Fernández, S., Amorós, G., Munuera, M., Scott, L., Stewart, J.R., Knul, M.V., Toro-Moyano, I., Ponce de León, M. y Zollikofer, C. (2020a). Palynology and chronology of hyaena coprolites from the Piñar karstic Caves Las Ventanas and Carihuella, southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 552, 109771.
- Ochando, J., López-Sáez, J.A., Pérez-Díaz, S., Ramos-Fernández, J., Munuera, M., Fernández, S., Galacho-Jiménez, F.B., Luelmo-Lautenschlaeger, R. y Carrión, J.S. (2020b). A new pollen sequence from southern Iberia suggesting coastal Pleistocene phytodiversity hotspot. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 281, 104281.
- Ochando, J., Carrión, J.S., Blasco, R., Rivals, F., Rufà, A., Amorós, G., Munuera, M., Fernández, S. y Rosell, J. (2020c). The Late Quaternary pollen sequence of Toll Cave, a palaeontological site with evidence of human activities in Northeastern Spain. *Quaternary International*, 554, 1–14.
- Ochando, J., Carrión, J.S., Blasco, R., Rivals, F., Rufà, A., Demuro, M., Arnold, L.J., Amorós, G., Munuera, M., Fernández, S. y Rosell, J. (2020d). Neanderthals in a highly diverse, Mediterranean-Euroiberian forest ecotone: The Pleistocene pollen record of Teixoneres Cave, Northeastern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 241, 106429.
- Ortiz, J.E., Torres, T., Delgado, A., Julià, R., Lucini, M., Llamas, F.J., Reyes, E., Soler, V. y Valle, M. (2004). The palaeoenvironmental and palaeohydrological evolution of Padul Peat Bog (Granada, Spain) over one million years, from elemental, isotopic and molecular organic geochemical proxies. *Organic Geochemistry*, 35, 1243–1260.
- Pantaleón-Cano, J., Yll, E.I., Pérez-Obiol, R. y Roure, J.M. (2003). Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene*, 13, 109–119.
- Pérez Latorre, A., Galán de Mera, A., Navas, P., Navas, D., Gil, Y. y Cabezudo, B. (1999). Datos sobre la flora y vegetación del Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz-Málaga, España). *Acta Botánica Malacitana* 24, 133–184.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S. y Vendramin, G.G. (2003). Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563–1565.
- Pons, A. y Reille, M. (1988). The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 243–263.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez-Manzaneque, F. y Morla, C. (2008). Survival and long-term maintenance of tertiary trees in the Iberian Peninsula during the Pleistocene: first record of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae) in Spain. *Vegetation, History and Archaeobotany* 17, 351–364.
- Postigo-Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C. y García, S. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 416–426.
- Rodríguez-Ariza, M.O. (2005). Análisis antracológico del yacimiento Solutrense de Cueva Ambrosio (Vélez, Almería). In: Sanchidrián, J.L., Márquez, A.M. y Fullola, J.M. (Eds.), *La Cuenca Mediterránea durante el Paleolítico Superior 38000–10000 años. IV Simposio de Prehistoria Cueva de Nerja, Málaga*, pp. 226–233.
- Soler, J.A., Dupré, M., Ferrer, C., González-Sampériz, P., Grau, E., Máñez, S. y Roca de Togores, C. (1999). Cova d'en Pardo, Planes, Alicante: primeros resultados de una investigación pluridisciplinar en un yacimiento prehistórico. In: Fumanal, M.P. (Ed.), *Geoarqueología quaternaria litoral: memorial. Universidad de Valencia, Valencia*, pp. 269–282.
- Stevenson, A.C. (1984). Studies in the vegetational history of S.W. Spain. III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography*, 11, 527–551.

- Svenning, J.C. y Skov, F. (2007). Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 16, 234-245.
- Uzquiano, P. (1988). Analyse anthracologique du Tossal de la Roca (Paléolithique Supérieur-final/Epipaléolithique, province d'Alicante, Espagne). In: Hackens, T., Munaut, A., Till, C. (Eds.), *Révue PACT*, 22.IV.1. Proceedings of Congress Bois et Archéologie, Louvain-la-Neuve, pp. 209–217.
- Valle, F., Gómez-Mercado, F., Mota, J.F. y Díaz de la Guardia, C. (1989). Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. Guía botánico-ecológica. Rueda, Madrid.
- Verdú, M., Pausas, J.G., Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., Casas-Gallego, M., Arroyo, J. y Carrión, J.S. (2020). Phylogenetic diversity in the Iberian flora through the Cenozoic. *Environmental and Experimental Botany*, 170, 103888.
- Vernet, J.L. (1997). *L'homme et la forêt méditerranéenne de la Préhistoire à nos jours*. ed. Errance, Paris.
- Vernet, J.L. y Terral, J.F. (2006). Les charbons de bois des niveaux moustériens et protoaurignaciens de la Grotte du Boquete de Zafarraya. In: Barroso, C., de Lumley, H. (Eds.), *La Grotte du Boquete de Zafarraya- tome-II*. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, pp. 661-673.
- Vidal-Matutano, P., Blasco, R., Sañudo, P. y Fernández-Peris, J. (2019). The Anthropogenic Use of Firewood During the European Middle Pleistocene: Charcoal Evidence from Levels XIII and XI of Bolomor Cave, Eastern Iberia (230–160 ka). *Environmental Archaeology*, 24, 269-284.
- Willis, K.J. y Whittaker, R.J. (2000). The refugial debate. *Science* 287, 1406-1407.
- Yll, E.I. y Carrión, J.S. (2003). Refugios glaciares de vegetación templada mediterránea en el sudeste español y su relación con la ocupación humana neandertal. *Polén*, 13, 1-12.
- Yll, E.I., Carrión, J.S., Pantaleón-Cano, J., Dupré, M., La Roca, N., Roure, J.M. y Pérez-Obiol, R. (2003). Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante). *Anales de Biología*, 25, 65-72.
- 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. y 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.
- Zilhão, J., Ajas, A., Badal, E., Burow, C., Kehl, M., López-Sáez, J.A., Pimenta, C., Preece, R.C., Sanchis, A., Sanz, M., Weniger, G.-C., White, D., Wood, R., Angelucci, D.E., Villaverde, V. y Zapata, J. (2016). Cueva Antón: A multi-proxy MIS 3 to MIS 5^a paleoenvironmental record for SE Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 146, 251-273.