

Aportaciones del análisis pedoantracológico al conocimiento paleoecológico de *Pinus Pinaster* en el sur de España: el caso de Sierra Bermeja

Contributions of the pedoantracological analysis to the paleoecological knowledge of *Pinus pinaster* in southern Spain: the case of Sierra Bermeja

José Antonio Olmedo-Cobo 

jaolmedo@ugr.es

Departamento de Análisis Geográfico Regional y Geografía Física
Universidad de Granada (España)

Raquel Cunill-Artigas 

cunillraquel@gmail.com

Departament de Geografia
Universidad Autónoma de Barcelona (España)

José Gómez-Zotano 

jgzotano@ugr.es

Departamento de Análisis Geográfico Regional y Geografía Física
Universidad de Granada (España)

Rubén Pardo-Martínez 

rpm007@correo.ugr.es

Departamento de Análisis Geográfico Regional y Geografía Física
Universidad de Granada (España)

Resumen

Pinus pinaster es una conífera nativa del Mediterráneo Occidental que ocupa una amplia área corológica, apareciendo en gran diversidad de hábitats. En el caso de Sierra Bermeja (provincia de Málaga, sur de España), la especie integra, junto con los abetales de *Abies pinsapo*, las formaciones forestales predominantes en la actualidad sobre suelos serpentinitícos. Sin embargo, esta conífera también ha sido considerada por ciertos autores una especie introducida en este territorio. Este hecho y la aparición aislada de distintas especies de *Quercus* arbóreos han justificado diversas teorías fitosociológicas defensoras de la marginalidad de *P. pinaster* frente a los árboles latifolios. Este trabajo, mediante el análisis pedoantracológico y posterior datación radiométrica C^{14} de muestras de carbón, ha permitido establecer el origen natural de la especie sobre los sustratos ultramáficos y su presencia en el macizo a lo largo de gran parte del Holoceno. Asimismo, de los resultados obtenidos parece inferirse además el rol de refugio —probablemente el más meridional de Europa— que pudo tener este macizo para *P. pinaster* durante el último máximo glacial, en un contexto en el que parece que el fuego tuvo un papel destacado en la configuración del paisaje vegetal bermejense a lo largo del Holoceno.

Palabras clave: carbón; Holoceno; paleobiogeografía; peridotitas; pino resinero.

Abstract

Pinus pinaster is a native conifer to the Western Mediterranean that occupies a wide range of geographical distribution, appearing in a great diversity of habitats. In the case of Sierra Bermeja (province of Málaga, southern Spain), the species integrates currently the predominant forests on serpentine soils. However, together with the fir forests of *Abies pinsapo*, this conifer has also been considered by certain authors as an introduced species in this territory. This fact and the isolated appearance of different species of arboreal *Quercus* have justified certain phytosociological theories defending the marginality of *P. pinaster* in front of the broad-leaved trees. This study, through the pedoanthracological analysis and later ^{14}C radiometric dating of charcoal samples, has allowed to establish the natural origin of the species on the ultramafic substrates and its presence in the massif along much of the Holocene. Also, of the obtained results seems to be inferred the role of refuge —probably the southernmost in Europe— that this massif could hold for this species during the last glacial maximum, in a context in which it seems that the fire had in the configuration of the vegetal landscape of S. Bermeja throughout the Holocene.

Key words: charcoal; Holocene; paleobiogeography; peridotites; maritime pine.

1 Introducción

Pinus pinaster Aiton es una conífera nativa del Mediterráneo Occidental, cuya distribución natural actual –península ibérica, sur de Francia, oeste de Italia, islas mediterráneas occidentales y norte de Marruecos, Argelia y Túnez (Alcalde et al., 2006; Alía & Martín, 2003; Costa et al., 2005; Farjon & Filer, 2013; San Miguel-Ayanz et al., 2016; Vendramin et al., 1998)– obedece a los eventos ocurridos durante la última glaciación y a la migración de la especie durante los períodos Tardiglaciado y Holoceno hacia el norte y este desde sus refugios meridionales (Arambarri et al., 2014; Baradat & Marpeaux, 1988; Burban & Petit, 2003; Carrión et al., 2000; Fady, 2012; González-Martínez et al., 2007; Vendramin et al., 1998). Se trata de un taxón con una amplia valencia ecológica, ya que coloniza hábitats muy diversos bajo diferentes sustratos (calizas, dolomías, granitos, esquistos, margas, peridotitas), altitudes y mesoclimas, apareciendo desde zonas litorales hasta ámbitos montañosos interiores (Castroviejo, 2010; Costa et al., 2005; Farjon & Filer, 2013; López-Sáez et al., 2010; Rosúa, 2001). Relativamente sensible a las heladas, esta conífera solo alcanza elevadas cotas en el extremo sur de su área corológica, donde prospera a 1500-1700 m de altitud en la Cordillera Bética y se eleva hasta 2000–2200 m en el Atlas (Castroviejo, 2010; Charco et al., 2014; Farjon & Filer, 2013). En este contexto, sus bosques ocupan nichos ecológicos correspondientes tanto a faciaciones forestales climáticas monoespecíficas de carácter edafoxerófilo, donde reemplazan a formaciones climatófilas de planifolios (Molero et al., 1992; Pérez-Raya et al., 1990), como bosques mixtos con *Quercus* u otras especies de *Pinus* (Costa et al., 2005) en los que generalmente adquieren un carácter secundario dentro de la clímax forestal.

Asimismo, *P. pinaster* es una conífera que ha estado tradicionalmente sujeta a una intensiva explotación forestal para la extracción de madera, resina y pasta para la industria papelera, como por ejemplo en Francia, España, Portugal y Marruecos, donde ha sido objeto de extensas repoblaciones (Calama et al., 2010; Farjon, 2008; Rodríguez et al., 2008; Wahid et al., 2010). Su expansión antrópica desde 1940 ha sido muy notable, lo que, unido a su facilidad para colonizar distintos ambientes, permite que esté presente en la actualidad en los cinco continentes, siendo catalogada como una de las 100 especies exóticas invasoras más importantes (Lowe et al., 2000), tal y como sucede, por ejemplo, en Sudamérica y zonas de África (Charco et al., 2014). Este desarrollo artificial de masas de pinar resinero ha favorecido que en determinados casos sea difícil establecer el carácter autóctono de la especie, lo que se ha visto favorecido por la facilidad que en general presentan las masas artificiales de *Pinus* para naturalizarse (Farjon & Filer, 2013). Además, el hecho de que en determinados lugares muchas de las repoblaciones no hayan recibido una adecuada gestión forestal en las últimas décadas (Madrigal, 1998) otorga mayor complejidad si cabe a esta cuestión. En el caso de la península ibérica, su distribución natural se ha circunscrito a aquellos territorios en los que sus poblaciones mantenían una continuidad temporal comprobada

derivada de información etnobotánica y toponímica contenida en diversas fuentes documentales históricas (Gil, 1991; Rosúa, 2001; Sánchez-Gómez et al., 1995). Pero, asimismo, en este territorio las plantaciones forestales asociadas a los grandes planes de reforestación con coníferas han tenido gran importancia durante la segunda mitad del siglo XX (Castroviejo, 2010; Valbuena-Carabaña et al., 2010), lo que ha supuesto la colonización por repoblación de *P. pinaster* de 0,6 millones de hectáreas (Alía et al., 1995; Ministerio de Medio Ambiente, 2002; Gil, 1991). Quedó así asentada, décadas atrás, la idea de una “España sin pinos” (Sanz, 1986; Gil & Aránzazu, 1993; García de Cortázar & González, 1994).

En este contexto, la Cordillera Bética ha sido uno de los territorios donde se produjo un intensivo y extensivo proceso de repoblación con *Pinus* en la segunda mitad del siglo XX, tal y como se desprende de las estadísticas recogidas por Groome (1990), de modo que la importancia de su presencia y papel en la dinámica vegetal de estas sierras ha sido en muchos casos marginado e infravalorado (Alejano & Martínez, 1996). En el caso del macizo ultramáfico de Sierra Bermeja, esta controversia ya fue señalada previamente por Gómez-Zotano (2004b); en este territorio existen importantes masas de pinar resinero asentadas suelos serpentinitícos –donde constituyen en la actualidad la formación forestal predominante–, muchas de ellas aparentemente naturales, lo que ha dado pie a su consideración fitosociológica como especie autóctona por diversos autores (véase Pérez-Latorre et al., 2001; Rivas-Martínez, 2011; Valle, 2003). En este macizo se conservan además otros bosques de coníferas espontáneas, como son las masas relictas terciarias de *Abies pinsapo* de carácter climático (Arista, 1995; Linares et al., 2009; Pérez-Latorre et al., 1999, 2001). Sin embargo, han existido dudas razonables a la hora de considerar a las formaciones de *P. pinaster* como vegetación clímax en este territorio debido al largo manejo forestal de la especie en los últimos siglos en S. Bermeja (Gómez-Zotano, 2004ab), lo que se puede enmarcar en el contexto general del uso de los pinos como especies básicas en la restauración forestal en ambientes mediterráneos españoles y, por tanto, siendo favorecidas por el ser humano en este territorio (Rubio, 1989; Gil & Aránzazu, 1993). Ello ha provocado que *P. pinaster* haya sido considerado una especie introducida en S. Bermeja en determinados momentos por diversos autores (véanse Gil, 1991; Pérez-Latorre et al., 2001). A ello hay que añadir, por otra parte, la presencia variable, aunque aislada de distintas especies de *Quercus* arbóreos en S. Bermeja (*Quercus rotundifolia* Lam., *Q. suber* L., *Q. pyrenaica* Willd.), cuya presencia obedece por lo general a excepciones de ámbito local coincidentes con pequeños afloramientos litológicos ácidos de granodioritas (Gómez-Zotano et al., 2017); estos planifolios, además, pueden prosperar sobre peridotitas en vaguadas o laderas umbrías con suelos profundos con compensación hídrica de origen topográfico y/o edáfico (Blanco et al., 2005). Estas circunstancias han favorecido el desarrollo de otros planteamientos fitosociológicos defensores de los bosques de planifolios como

las formaciones climáticas en el conjunto de las peridotitas bermejenses, tal y como recoge Olmedo-Cobo et al. (2018).

Al contrario de lo que ocurre en otros ecosistemas serpentínicos mediterráneos, como los que podemos encontrar en Italia (Chiarucci & De Dominicis, 1997; Ferrari et al., 1993), Albania y Grecia (Stevanovic et al., 2003), Marruecos (Manthei, 2012) o Portugal (Sequeira & Pinto da Silva, 1991), profusamente estudiados desde hace décadas, la vegetación ultramáfica de Sierra Bermeja presenta todavía algunas carencias en su conocimiento científico a pesar, no obstante, de haber motivado el interés de determinados botánicos. En este sentido, trabajos como los desarrollados por Asensi et al. (2004, 2011), Brooks et al. (1995), Gavira & Pérez-Latorre (2003), Gómez-Zotano et al. (2014), Pérez-Latorre et al. (2013), Rivas-Goday (1969) y Rufo et al. (2005), sentaron las bases para el conocimiento de los endemismos serpentinófitos y su conservación, así como para la comprensión del efecto de los metales pesados de los suelos serpentínicos en la flora bermejense, a partir de diversos estudios de fisiología vegetal. Sin embargo, a nivel paleoecológico las investigaciones son prácticamente inexistentes, hecho que podría explicarse dada la insuficiencia de registros sedimentarios encontrados hasta el momento en el sector meridional español, al contrario de lo que ocurre en otros territorios ibéricos situados a una latitud más alta (López & López, 1994). Con ello, solamente a partir de estudios palinológicos, como los realizados por Alba-Sánchez (2010) y Gutiérrez et al. (1997) en la Serranía de Ronda, Combourieu et al. (2002) y Feddi et al. (2011) en el mar de Alborán, Cortés-Sánchez et al. (2008) en la cueva del Bajondillo, Rodríguez-Ariza (2004) en la cueva del Toro (costa mediterránea del sur de España), y Carrión et al. (2008) en la cueva de Gorham (Gibraltar), se puede inferir —al menos de forma teórica— la paleobiogeografía del macizo rondeño.

El objetivo principal de esta investigación, a partir de los resultados obtenidos del análisis pedoantracológico llevado a cabo en 11 localidades del macizo ultramáfico de S. Bermeja, es verificar aquellas hipótesis teóricas —de corte fitosociológico— que defienden el carácter espontáneo de *P. pinaster* en Sierra Bermeja. Los resultados obtenidos han permitido alcanzar otros objetivos complementarios derivados de éstos, como son (1) discutir sobre la historia y el origen de *P. pinaster* en suelos serpentínicos a partir de las evidencias irrefutables encontradas sobre el carácter espontáneo de la especie en S. Bermeja y (2) hacer una primera aproximación a la importancia de los incendios forestales como factor modelador de los ecosistemas serpentínicos que caracterizan el paisaje vegetal de S. Bermeja. Este tipo de información de carácter paleoecológico puede resultar esencial para llevar a cabo una gestión forestal eficiente de los singulares bosques de este territorio, contribuyendo así a la mejora de las estrategias de conservación de los recursos genéticos de las diferentes especies implicadas (Vendramin et al., 1998).

2 Material y métodos

2.1 Área de estudio

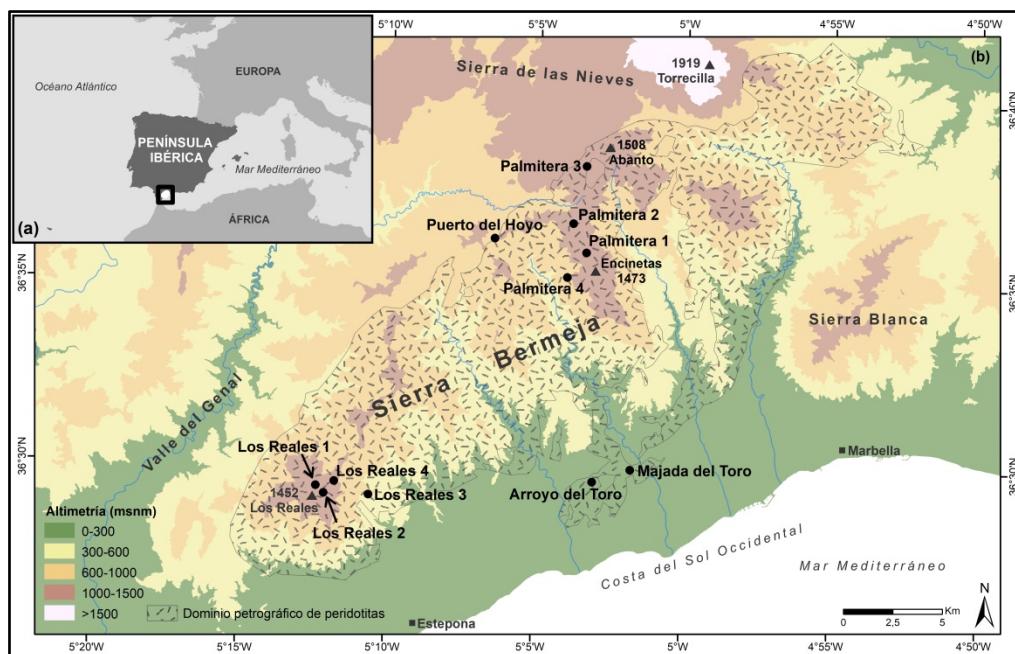
Sierra Bermeja (provincia de Málaga) se localiza en el extremo occidental de la Cordillera Bética (Figura 1), donde constituye un macizo litoral de mediana altitud (1508 m, Cerro Abanto) de unos 300 km² de superficie. El entorno geográfico de este territorio ha estado marcado por un devenir histórico que ha supuesto el asentamiento de civilizaciones diversas, responsables de una dialéctica sociedad-medio que ha condicionado de manera general sus paisajes, lo que, teóricamente, habría modificado sustancialmente, al menos en parte, la cubierta vegetal original del macizo. Prevalece en este sentido un uso forestal de los predominantes pinares resineros, donde destaca la extracción de madera y resina a lo largo del siglo XIX y primera mitad del siglo XX. Desde mediados del s. XX estos usos tradicionales del monte se han abandonado, convirtiéndose S. Bermeja en el traspaís de la urbanizada Costa del Sol Occidental (Gómez Zotano, 2004a).

Se trata de un macizo de una singularidad natural sin igual al constituir uno de los mayores afloramientos peridotíticos del planeta (Dickey, 1970), y en donde la componente litológica condiciona la práctica totalidad de las características abióticas y bióticas —suelos, modelado, ocupación vegetal, fauna—. Esta roca ígnea, ultramáfica, presenta gran dureza y densidad, y está compuesta por minerales ferromagnésicos denominados genéricamente serpentinas una vez que se alteran por procesos geoquímicos de meteorización (Gómez-Zotano et al., 2014). Es por ello por lo que los suelos resultantes, de carácter xerófilo y alta susceptibilidad a la erosión (Aguilar et al., 1998; Rufo et al., 2005; Yusta et al., 1985), se denominan serpentínicos, y presentan limitantes excepcionales de nutrientes esenciales para las plantas, tales como N, P, K, un alto contenido en metales pesados sin función biológica conocida y/o tóxicos (Cr, Ni, Co, Cu), así como una destacada ausencia de cationes básicos, además de aportar una baja proporción de Ca²⁺/Mg²⁺ (0,84). Estas características edáficas provocan disfunciones en los organismos de los seres vivos, la exclusión de la mayoría de las especies vegetales integrantes de las formaciones mediterráneas circundantes e incluso de taxones exóticos y/o invasores (Asensi et al., 2004; Cabezudo et al., 1989).

En este adverso contexto lito-edáfico para la ocupación biológica, y bajo un clima subhúmedo-húmedo mediterráneo, cuya sequedad estival queda en cierta medida atenuada por criptoprecipitación derivada de la nubosidad de retención asociada al viento de levante, se pueden diferenciar tres pisos bioclimáticos, cuya aparición en altitud quedará condicionada por las diferencias de exposición solana-umbría: termomediterráneo (hasta los 600–800 m de altitud), mesomediterráneo (desde los 600–800 hasta los 1200–1400 m de altitud) y supramediterráneo (a partir de los 1200–1400 m de altitud) (Gómez Zotano, 2004a; Gómez-Zotano et al., 2016). En dichas franjas bioclimáticas se desarrolla una vegetación y flora de alto valor ecológico como

consecuencia no solo de los condicionamientos edáficos, sino por el hecho de tratarse de un territorio de encrucijada geográfica, situado entre dos continentes y dos grandes masas de agua –Europa y África, y Océano Atlántico y Mar Mediterráneo respectivamente–, que constituye un área refugio de flora y uno de los mayores centros de especiación a efectos tipológicos, paisajísticos y fisiográficos de la vegetación mediterránea en el sur de la península ibérica (Alba-Sánchez et al., 2010; Cabezudo et al., 1989; Gómez-Zotano, 2004a; Gómez-Zotano et al., 2014; Mendoza-Fernández et al., 2015). En particular, el conocido “síndrome de serpentina”, es decir, fenómenos de serpentinomorfosis en las plantas, provoca que buena parte de la flora de S. Bermeja sea endémica, con un buen número de taxones exclusivos del macizo –serpentinófitos– (Gómez-Zotano et al., 2014). Desde el punto de vista biogeográfico, el ámbito de estudio forma parte de provincia corológica Bética (Región Mediterránea, Reino Holártico) (Rivas-Martínez, 1987), siendo dos los dominios vegetales principales (Figura 2): los bosques edafoxerófilos de *P. pinaster* sobre rocas ultramáficas (integrante de la serie de vegetación *Querco cocciferae-Pineto acutisquamae*), que son sustituidos en altitud y en las umbrías más notables (siempre por encima de 800 m) por abetales de *Abies pinsapo* (*Bunio macucae-Abieteto pinsapo*) (Asensi et al., 2011; Cabezudo et al., 1989; Nieto et al., 1991; Rivas-Martínez, 2011), cuyo desarrollo sobre suelos ultramáficos lo convierte en una formación única en el planeta.

Figura 1. Localización de S. Bermeja en el sur de España (a), y localidades de muestreo en el dominio petrográfico de las peridotitas bermejenses (b)



Fuente: elaboración propia a partir de capas vectoriales disponibles en la Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM, 2015)

Figura 2. Dominio de los pinares edafoxerófilos de *P. pinaster* sobre rocas ultramáficas (*Querco cocciferae-Pineto acutisquamae*) (izquierda) y de los abetales serpentíníticos de *A. pinsapo* (*Bunio macucae-Abieteto pinsapo*) (derecha)



Fuente: elaboración propia

2.2 Muestreos de suelos

Se efectuaron 11 sondeos edáficos en diferentes localidades de S. Bermeja (Figura 1, Tabla 1) sobre suelos serpentíníticos de tipo leptosol y, en menor medida, regosol, de distinto desarrollo y profundidad, formados sobre peridotitas. La elección de los puntos de muestreo se realizó a partir de pautas ecológicas considerando, por un lado, la vegetación actual, la distribución actual de los bosques, en particular de los abetales, y la existencia de dos macizos altitudinales principales en el conjunto de Sierra Bermeja, Los Reales y Sierra Palmitera, cuyos paisajes vegetales difieren notablemente a pesar de sus similitudes mesológicas. Por otro lado, y considerando los objetivos generales del proyecto de investigación en el que se enmarca este trabajo, se utilizaron los modelos de distribución de especies (MDE) para detectar aquellas zonas con mayor potencialidad de acoger abetales, lo que llevó a la concentración de puntos de sondeo en los principales núcleos altitudinales. En cada sondeo se tomaron muestras de un total de 41 niveles de muestreo siguiendo los protocolos correspondientes al método pedoantracológico establecido por Talon et al. (1998) y adaptado por Cunill et al. (2012), encontrándose carbón en cantidad variable en 32 de dichos niveles. Los niveles de muestreo se enumeran de I a n por orden de profundidad (siendo I, por tanto, el más superficial), con un mínimo de un nivel de muestreo (I) y un máximo de ocho (de I a VIII). El tratamiento de las muestras en laboratorio se llevó a cabo mediante la técnica del tamizaje con agua (tamaños de malla de 5, 2 y 0,8 mm), tras lo cual, con la ayuda de una lupa binocular, se procedió a la separación manual del carbón contenido en la fracción mineral recogida en las cribas.

Tabla 1. Localidades de muestreo

LOCALIDAD/ PROFUNDIDAD SONDEO(CM)	ALTITUD (MSNM)	COORDENADAS GEOGRÁFICAS	ORIENTACIÓN/ PENDIENTE (%)	SUSTRATO/ SUELO	AMBIENTE GEOECOLÓGICO
Palmitera 1 – 80	1360	36°35,883 N 05°03,362 W	SE/0	Peridotita Regosol	Matorral en fondo de cuenca endorreica
Palmitera 2 – 90	1202	36°36,700 N 05°03,795 W	W/12	Peridotita Leptosol	Pinar en ladera
Palmitera 3 – 36	1256	36°38,006 N 05°03,515 W	NW/10	Peridotita Leptosol	Pinar con abetos en ladera
Palmitera 4 – 42	838	36° 35,225 N 05°04,019 W	SSW/25	Peridotita Leptosol	Pinar en ladera
Los Reales 1 – 103	1165	36°29,430 N 05°12,383 W	N/5	Peridotita Leptosol	Abetal-pinar en ladera
Los Reales 2 – 52	1247	36°29,228 N 05°12,105 W	NNE/15	Peridotita Leptosol	Abetal en ladera
Los Reales 3 – 29	638	36°29,175 N 05°10,602 W	WSW/2	Peridotita Leptosol	Matorral con pinos en ladera
Los Reales 4 – 86	1070	36°29,216 N 05°12,058 W	SSE/8	Peridotita Leptosol	Pinar en ladera
Puerto del Hoyo – 137	938	36°36,243 N 05°06,470 W	SE/5	Peridotita Leptosol	Pinar en ladera
Majada del Toro – 12	146	36°29,924 N 05°01,697 W	E/2	Peridotita Leptosol	Matorral en altozano
Arroyo del Toro – 69	154	36°29,355 N 05°03,028 W	WSW/10	Peridotita Leptosol	Matorral con pinos en ladera

Fuente: elaboración propia

Posteriormente, se calculó la antracomaña absoluta (mg de carbón por kg de residuo mineral sobrante en las mallas de los tamices). La fase de identificación de los fragmentos de carbón recopilados supuso su tratamiento mediante bisturí para analizar las tres secciones anatómicas de la madera (transversal, radial y tangencial) en las que reconocer las características de detalle necesarias para su clasificación taxonómica. Para este reconocimiento de detalle utilizamos un microscopio episcópico de luz incidente con contraste de interferencia diferencial, con aumentos de 50x, 100x, 200x y 500x. El número máximo de carbones a analizar por nivel de muestreo fue de 100 fragmentos en las mallas de 5 y 2 mm (200 en total) y 50 fragmentos en la criba de 0,8 mm. La identificación de *P. pinaster* se basó en las claves de anatomía de maderas recogidas en las obras de referencia de Schweingruber (1990a, b) y Vernet (2001), además de por comparación con la colección de referencia existente en la antracoteca del Laboratorio de Geografía Física de la

Universidad de Granada. Una vez alcanzada la identificación taxonómica, se calculó asimismo la antracomasa específica por nivel de muestreo. Finalmente, se procedió a la datación radiométrica C¹⁴ —mediante espectrometría de masas con acelerador— de 19 muestras de carbón de *P. pinaster*, habiéndose calibrado los resultados con el programa Oxcal (Bronk, 2009) versión 4.2 y la base de datos IntCal 09.14c (Reimer et al., 2013) desviación estándar de 2σ (95 % probabilidad).

3 Resultados y discusión

3.1 Identificación y antracomasa específica de *P. pinaster*

En el desarrollo de la investigación analizamos un total de 3402 muestras de carbón, de las que 773 fragmentos correspondieron a *P. pinaster*, es decir, el 22,7 % del total. La especie apareció en 10 de los 11 sondeos efectuados, estando ausente únicamente en Majada del Toro, y, en concreto, en 30 de los 32 niveles de muestreo con presencia de carbón, con unos valores de antracomasa específica que oscilaron entre 1747,6 mg/kg en el sondeo de Palmitera 1 y 2,8 mg/kg en la localidad de Los Reales 3. La significación de la presencia de carbón de pino resinero en el conjunto de los sondeos realizados hay que ponerla en contexto con el resto especies y grupos taxonómicos identificados. Además de *P. pinaster*, solo se encontraron muestras de otros dos taxones arbóreos, *Abies* sp. y *Arbutus unedo* L. En primer lugar, *Abies* sp., presente 3 puntos de sondeo (10 niveles de muestreo en conjunto), alcanzó su tasa de antracomasa específica más elevada, 233,6 mg/kg, en el sondeo de Palmitera 1, valor, en cualquier caso, muy inferior al correspondiente a *P. pinaster* en dicha localidad; aunque no pudimos alcanzar el nivel de especie en la identificación, es altamente probable que estos fragmentos de abeto correspondan a *Abies pinsapo* dada su consideración de taxón relicto presente en este territorio desde el terciario. En segundo lugar, la presencia de *A. unedo* fue escasamente relevante, ya que solo lo encontramos en 4 localidades —7 niveles de muestreo— con una antracomasa específica máxima de tan solo 39,1 mg/kg en la localidad de Palmitera 2.

Por otro lado, también encontramos carbón de *Quercus* sp. de manera frecuente, en concreto en 21 niveles de muestreo correspondientes a 7 puntos de sondeo, si bien fue imposible diferenciar entre taxones de procedencia de los carbones de carácter arbóreo o arbustivo; en la actualidad, *Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica* y *Q. suber* aparecen localmente en el macizo, mientras que *Q. coccifera* L. es más abundante, aunque de distribución irregular, siendo una especie acompañante de los pinares resineros que está, a diferencia de los *Quercus* arbóreos, perfectamente adaptada a los suelos tóxicos serpentiniticos. En concreto, los valores de antracomasa de *Quercus* sp. solo destacaron en el sondeo de Palmitera 1, donde obtuvimos una tasa de 1022,3 mg/kg, siendo inferior a 35 mg/kg en el resto de localidades donde aparecieron fragmentos de *Quercus* sp. Por su parte, menor presencia aún tuvieron diferentes especies arbustivas (familias Cistaceae,

Fabaceae, Ericaceae y Berberidaceae), que fueron identificadas de manera puntual en determinados sondeos, con tasas de antracomasa en todo caso inferiores a 25 mg/kg. Por tanto, parece clara la importancia que han tenido —y que siguen teniendo— las formaciones de coníferas y, en concreto, los pinares de pino resinero como integrantes del paisaje forestal de S. Bermeja dada la aparición de sus restos carbonizados en notables cantidades en la mayor parte de los niveles de muestreo.

Tabla 2. Tasas de antracomasa específica (mg/kg) por sondeo de las distintas especies y grupos taxonómicos identificados (x=ausencia de carbón).

ESPECIES Y GRUPOS TAXONÓMICOS (Nº FRAGMENTOS)	LOCALIDADES DE SONDEO (NIVELES DE MUESTREO)										
	PALMITERA 1	PALMITERA 2	PALMITERA 3	PALMITERA 4	LOS REALES 1	LOS REALES 2	LOS REALES 3	LOS REALES 4	PUERTO DEL HOYO	MAJADA DEL TORO	ARROYO DEL TORO
<i>P. pinaster</i> (773)	1747,6	175,3	132,7	18,3	42	18,7	2,8	19,7	26,3	x	10,4
<i>Abies</i> sp. (141)	233,6	x	x	x	8,4	37,5	x	x	x	x	x
<i>A. unedo</i> (45)	x	39,1	2,2	1,8	x	0,5	x	x	x	x	x
<i>Quercus</i> sp. (636)	1022,3	34	2,9	24,4	x	x	x	10,1	2,7	x	2,1
Arbustos (112)	18,8	2,4	20,1	1,3	0,8	5,6	6,8	0,2	x	x	x
Gimnosp. (198)	141	30,2	15,7	5,7	19,5	2,4	0,5	8,4	10,7	x	4,6
Angiosp. (234)	73,1	31,9	13,6	11,7	10,2	26,4	13,2	11,3	5,9	1,3	2,8
No Ident. (1263)	875,1	135,9	69	37,6	33,2	45,2	66,3	33,8	38,3	1,7	9,5
Total (3402)	4111,2	625,7	256,2	96,8	114,1	136,3	89,6	83,5	83,9	3	29,4

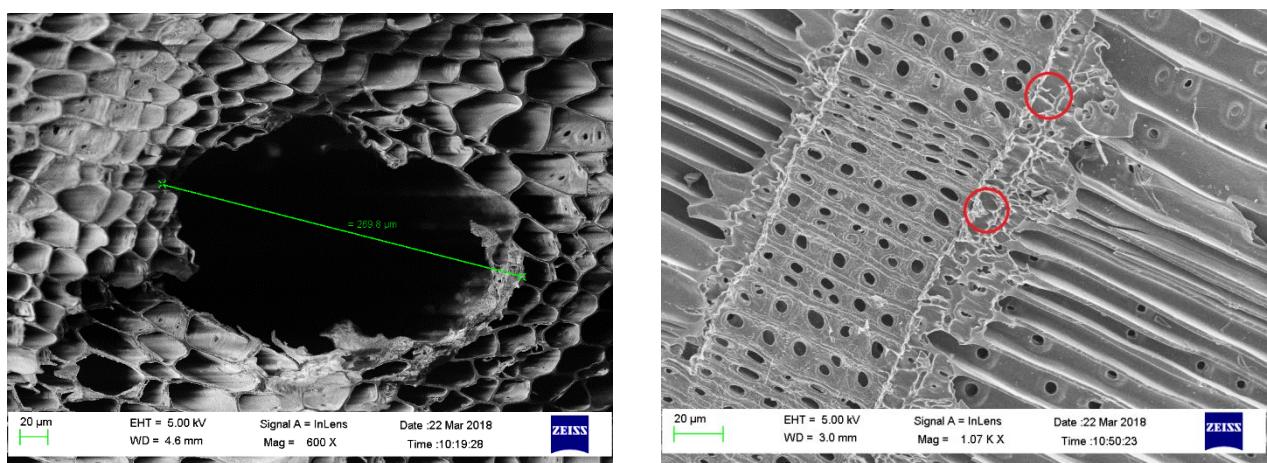
Fuente: elaboración propia

Por lo que respecta a las muestras sin una identificación precisa, atribuimos un total de 198 fragmentos a gimnospermas y 234 a angiospermas, que encontramos en mayor o menor medida en prácticamente todos los niveles de muestreo de todos los puntos de sondeo. Finalmente, y con

presencia también en todos los niveles de muestreo, encontramos una cantidad importante de fragmentos de carbón no identificados, que fueron incluso los más numerosos tanto en número como en antracomasa específica en determinados niveles de muestreo, con una tasa máxima de 875,1 mg/kg en Palmitera 1. La mayoría de estas muestras estaban parcial o totalmente vitrificadas, lo que nos impidió reconocer en ellas característica anatómica alguna conducente a su total o parcial identificación.

Cabe resaltar que el proceso de identificación de *P. pinaster* no resultó sencillo, ya que su separación de *P. halepensis* Mill. y *P. pinea* L. a través del análisis microscópico de los caracteres anatómicos de la madera o carbón es una tarea notablemente compleja. De hecho, es frecuente que las tres especies se consideren dentro de un grupo taxonómico común. Sin embargo, en este caso sí fue posible encontrar determinadas diferencias anatómicas exclusivas de *P. pinaster*, lo que permitió su identificación. En concreto, y en primer lugar, el tamaño de la abertura de los canales resiníferos en la sección transversal en las muestras de carbón analizadas, por encima de 200 µm (Figura 3, izquierda), facilitó establecer su pertenencia a *P. pinaster*, ya que tanto en *P. halepensis* como en *P. pinea* los canales resiníferos más anchos quedan por debajo de 200 µm, según establecen Jacquier (1955), Vernet (2001) y García-Esteban et al. (2003).

Figura 3. Canal resinífero, en la sección transversal, con una abertura superior a 200 µm (izquierda) y traqueidas transversales claramente dentadas en la sección radial (derecha), correspondientes a dos fragmentos de carbón del sondeo Palmitera 1. Ambas características permiten alcanzar el nivel de especie, *P. pinaster* en este caso, en el proceso de identificación de los fragmentos analizados



Fuente: elaboración propia

La segunda característica clave para diferenciar la especie que reconocimos en las muestras analizadas fue la forma anatómica de las paredes de las traqueidas transversales en la sección radial (Figura 3, derecha), paredes que, según los distintos atlas anatómicos de maderas

consultados, en *P. pinaster* adquieren un notable tamaño y aparecen muy claramente dentadas, con “dientes” muy pronunciados, por encima de 5–6 µm, y que pueden alcanzar incluso el centro del lumen en determinados casos, tal y como determinan García-Estebar et al. (2003) y Alcalde et al. (1994). Ambas diferencias específicas nos permitieron alcanzar el nivel de especie en las identificaciones de los fragmentos de carbón de *Pinus* encontrados que, por tanto, los asignamos sin duda a *P. pinaster*.

3.2 Dataciones e implicaciones paleo-biogeográficas

En el transcurso de la investigación hemos datado 9 muestras de *P. pinaster* correspondientes a 16 niveles de muestreo –de un total de 30– donde encontramos carbón de esta especie, pertenecientes en este caso a 7 sondeos, con cronologías comprendidas entre 8180 años cal BP y el presente (muestras subactuales). Las cronologías de 2 se estas muestras fueron recogidas previamente por Olmedo-Cobo et al. (2017) en los resultados preliminares publicados al respecto del hallazgo de una paleopoblación de *Abies* sp. en Sierra Palmitera (sondeo Palmitera 1). En concreto, 7 de las muestras presentan una antigüedad milenaria (Tabla 3), correspondientes a 3 de las 7 localidades consideradas, cubriendo un intervalo temporal comprendido entre 8180 y 1827 años cal BP. En el sondeo de Palmitera 1 fue donde aparecieron las cronologías más antiguas, correspondientes a 2 muestras que abarcan buena parte de la primera mitad del Holoceno (intervalo 8180–5604 años cal BP), sin que se pueda establecer una causa concreta más allá de considerar determinante la aleatoriedad a la que está sujeto este tipo de análisis. En la localidad de Los Reales 1, las 4 muestras datadas cubren un periodo también de notable antigüedad aunque corresponden a un lapso temporal mucho más reducido, que oscila entre 7244–6793 años cal BP; más recientes son las cronologías obtenidas de las 4 muestras datadas de Los Reales 2, que abarcan un periodo de tiempo entre 3156–1827 años cal BP. Las restantes 9 muestras tienen una cronología calibrada subactual, es decir, inferior a 300 años, estando presentes en 6 de los 7 sondeos considerados (solo faltan en Los Reales 2).

Los registros cronológicos milenarios obtenidos tienen una notable trascendencia ya que permiten incorporar de manera irrefutable *P. pinaster* al selecto grupo de especies que habitan de manera natural los suelos serpentinitícos desarrollados sobre los sustratos ultramáficos, que se caracterizan por su naturaleza tóxica (Liétor et al., 2002). Junto al ya conocido carácter relictivo de *A. pinsapo* sobre este tipo de litología, hasta ahora existían serias dudas acerca de la naturalidad del pino resinero sobre roquedos ultramáficos, como lo han puesto de manifiesto distintos autores que asignaban a los pinares de *P. pinaster* un papel ecológico correspondiente con etapas regresivas de sustitución de bosques climáticos latifolios, tras cambios de las condiciones ambientales originales, o bien consideraban que eran resultado de procesos recientes de reforestación (Rivas-Martínez, 1987; Bellot et al., 1983; Costa, 1987; Peinado & Martínez-Parras, 1985; Sánchez-Mata,

1989). Con los resultados obtenidos, no solo se demuestra el carácter autóctono de la especie sobre peridotitas, sino que quedan corroboradas aquellas hipótesis fitosociológicas que, en la línea contraria de las anteriores, defendían teóricamente que los bosques de coníferas espontáneas (tanto *P. pinaster* como *A. pinsapo*) constitúan las etapas vegetales más maduras sobre los sustratos peridotíticos béticos (véase autores como Cabezudo et al., 1989; Ceballos & Vicioso, 1933; Costa et al., 2005; Nieto et al., 1991; Pérez-Latorre et al., 1999, 2001; Valle, 2003).

Tabla 3. Dataciones radiocarbónicas milenarias de *P. pinaster* por nivel de muestreo

SONDEO	NIVEL DE MUESTREO (PROFUNDIDAD - CM)	CRONOLOGÍAS		COD. LABORATORIO
		EDAD CONVENCIONAL (C^{14} AÑOS BP)	EDAD CALIBRADA (AÑOS BP) (95%)	
Palmitera 1	IV (33-52)	4965 ± 35	5854-5604	Poz-78854
	V (53-80)	7300 ± 40	8180-8020	Poz-78857
Los Reales 1	II (10-36)	6200 ± 40	7244-6994	Poz-78861
	III (37-61)	6170 ± 40	7170-6949	Poz-78862
		6070 ± 40	7151-6793	Poz-78886
		6140 ± 40	7164-6930	Poz-83916
Los Reales 2	I (0-7)	2895 ± 30	3156-2947	Poz-83915
	III (18-33)	2405 ± 30	2682-2349	Poz-82528
		1955 ± 30	1987-1827	Poz-82524
	IV (34-52)	2005 ± 30	2038-1883	Poz-82526

Fuente: elaboración propia

Efectivamente, hasta el momento tan solo se había podido estimar el carácter autóctono de la especie en S. Bermeja a partir de distintos registros polínicos correspondientes a localidades situadas relativamente cerca del macizo, como eran la cueva del Bajondillo (véase Cortés-Sánchez et al., 2008) en Málaga y la cueva de Gorham en Gibraltar (véase Carrión et al., 2008), que sugieren una presencia continua *P. pinaster* a lo largo de los últimos 20 000 años. Su desarrollo ecológico se enmarcaría —tal y como se desprende de los diagramas polínicos correspondientes— en una dinámica de alternancia entre *Quercus* arbóreos y *Pinus*. Sin embargo, sobre los suelos serpentiniticos de S. Bermeja parece poco probable que haya tenido cabida esta dinámica dado que el desarrollo actual de distintos bosquetes aislados de *Quercus* (*Q. suber*, *Q. rotundifolia*, *Q.*

pyrenaica) coincide en la mayoría de los casos con pequeños y puntuales afloramientos litológicos de granodioritas sobre suelos de influencia ácida o con vaguadas o laderas umbrías con suelos profundos por compensación hídrica de origen topográfico y/o edáfico (Blanco et al., 2005; Gómez-Zotano et al., 2017). Con las dataciones milenarias obtenidas para el pino resinero queda confirmado su carácter espontáneo y su antigüedad en el macizo, lo que ya se podía intuir de manera preliminar a partir de lo que recogía Olmedo-Cobo et al. (2017). Queda, por tanto, absolutamente descartado que su presencia holocena en este territorio responda a cualquier intervención de origen antrópico, ya que las cronologías derivadas del registro de carbón son anteriores a cualquier proceso de repoblación forestal en este territorio. Asimismo, queda demostrada a partir de las dataciones disponibles una destacada continuidad temporal que se extiende a lo largo de buena parte del Holoceno (al menos desde 8180 hasta 1827 cal BP) y hasta nuestros días, ya que la presencia de la especie en el macizo en época moderna queda recogida en diferentes fuentes documentales históricas (Gómez Zotano, 2004a). Se puede, por tanto, concluir que los bosques de *Pinus* han formado parte a lo largo del Holoceno, junto con los abetales relictos terciarios de *A. pinsapo*, de las formaciones forestales desarrolladas sobre suelos serpentiniticos en S. Bermeja.

Esta información paleoecológica es concordante no solo con otros análisis polínicos efectuados en la Cordillera Bética, que indican que la especie jugó un rol importante en los paisajes holocenos béticos (Carrión, 2002; Carrión et al., 2004, 2007), sino que se debe poner en contexto, además, con otras evidencias paleobotánicas –tanto polínicas como antracológicas– de las que se deriva la presencia e importancia que los bosques de coníferas han tenido en el paisaje vegetal de la península ibérica durante el Cuaternario, tanto en la vertiente Mediterránea como en la Atlántica (Carrión et al., 2000; Franco-Múgica et al., 2005; Mateus, 1989). En este sentido, las señales polínicas cuaternarias y holocenas de *Pinus* atribuibles a la subespecie *pinaster* a abarcan los últimos 115 000 años en diferentes zonas de la península ibérica, como en el noroeste, tal y como recogen Janssen y Woldringh (1981), Aira et al. (1989), Díaz (1990), Ramil-Rego (1992), Figueiral (1993) y Gómez-Orellana (2002), en la región de Estremadura en Portugal (Figueiral y Terral, 2002), en el levante ibérico (Carrión et al., 2000; Dupré, 1988) o en la Sierra de Gredos (López-Sáez et al., 2010).

Bien es cierto que, debido a las dificultades con la identificación del polen de *P. pinaster* (Carrión et al., 2000), es probable que los análisis palinológicos muestren tan solo de forma aproximada la corología de los bosques de pino resinero durante el Cuaternario (López-Sáez et al., 2010). En el caso de las evidencias antracológicas, sin embargo, permiten reconstruir con gran precisión espacial la historia de la vegetación leñosa incendiada (Talon et al., 1998; Cunill et al. 2012, 2017), asegurando, por tanto, la presencia *in situ* de la especie en aquella localidad donde se ha encontrado el carbón. Así, anteriores análisis pedoantracológicos han permitido establecer la

presencia inequívoca de *P. pinaster* en la península ibérica con cronologías de hasta 33 000 años BP en Portugal (Figueiral, 1995), de 4360 ± 40 BP en la cuenca del Duero (Franco-Múgica et al., 2005; Hernández et al., 2011; Morales-Molino et al., 2011), de 2387 ± 32 BP en la vertiente sur de la Sierra de Gredos (López-Sáez et al., 2010), de 2235 ± 40 BP en Los Castillejos –SW ibérico– (Rubiales et al., 2009) y de entre la Edad del Cobre y 725 ± 40 BP en zonas del SE ibérico (Alcalde et al., 2004; Rodríguez-Ariza, 2000). En su conjunto, por tanto, buena parte de la península ibérica, entre la que a partir de ahora hay que incluir a S. Bermeja, se erige en un vasto territorio donde *P. pinaster* ha estado presente desde finales del Pleistoceno, a lo largo de todo el Holoceno y hasta el presente, y en donde la especie ha demostrado tener gran capacidad para ocupar numerosos nichos ecológicos forestales en diferentes hábitats, tanto como vegetación climática, paraclimática o serial de entidades forestales principales, es decir, con un papel sustitutivo de éstas.

3.3 Sierra Bermeja, posible refugio glacial de *P. pinaster*

Determinadas áreas de montaña de la península ibérica son consideradas refugios glaciales explícitos de *P. pinaster*, como las cordilleras Bética e Ibérica, que se erigieron por tanto en origen y fuente de las rutas de migración de la especie (Alía, 1989; González-Martínez, 2007) tras su persistencia durante los ciclos glaciales más severos. Además, se ha comprobado, a partir del análisis de marcadores isoenzimáticos, que en los núcleos refugios de *P. pinaster* suribéricos y del norte de África considerados relictos existe una elevada diferenciación genética de la especie (Gómez et al., 2001, 2005; González-Martínez, et al. 2001, 2007; Salvador et al., 2000; Vieira et al., 2009; Wahid et al., 2010). Dado que este tipo de refugios meridionales disyuntos favorece una gran subdivisión geográfica de los genomas de las especies en ellos asentados (Hewitt, 2001), no es extraño que, en el caso concreto de la Cordillera Bética –región natural de la que forma parte el área de estudio–, aunque existe gran similitud genética entre las masas hoy aisladas de la especie (González-Martínez, et al. 2007), éstas son genéticamente distantes de las demás ibéricas. Pero es que además, se da la circunstancia de que la población de *P. pinaster* de S. Bermeja es la que presenta la mayor variabilidad genética conocida (Salvador et al., 1997).

Este hecho, conjuntamente con la certeza de la presencia comprobada de la especie en el macizo hace al menos 8000 años, tal y como ha demostrado el registro pedoantracológico, parece indicar claramente su aislamiento durante los últimos fríos cuaternarios en el núcleo refugio de S. Bermeja. Por tanto, el macizo habría formado parte del área más meridional de Europa que actuó como núcleo original de difusión postglacial de *P. pinaster*. Tal y como habría sucedido desde el otros refugios glaciales comprobados de baja latitud –Algarve y norte de África–, donde *P. pinaster* quedó aislado en el Würm III, la especie habría migrado, a partir de poblaciones integradas por un pequeño número de individuos (Baradat & Marpeau, 1988; Teixeira, 1945), hacia el norte y en altitud aprovechando la mejora de las condiciones ambientales tardiglaciales y holocenas hasta

lograr su distribución moderna. Estos núcleos relictos, en su conjunto, podrían explicar el origen geográfico así como la gran diversidad que presenta la especie en la actualidad en la península ibérica (Destremau et al., 1982; Rikly, 1943), sin que ello signifique la inexistencia de un mayor número de refugios en el Mediterráneo Occidental (Carrión et al., 2000). Por tanto, *P. pinaster* se podría considerar como uno más de los taxones arbóreos templados –fundamentalmente de tipo esclerófilo-mediterráneo– que encontraron resguardo en la península ibérica durante el último pulso glacial (Hewitt 1999, 2001; López de Heredia et al., 2007; Magri y Parra, 1997; Willis y van Andel 2004).

3.4 El fuego como modelador del paisaje de S. Bermeja

Merece la pena exponer brevemente algunas cuestiones relacionadas con la importancia que parece haber tenido el fuego en la configuración del paisaje vegetal de S. Bermeja a lo largo del Holoceno. Por una parte, más allá de que sea *P. pinaster* la especie con valores de antracomaña específica más elevados, cabe destacar las altas tasas de antracomaña general que se han encontrado en algunos de los puntos de sondeo realizados y, en particular, en determinados niveles de muestreo de éstos (Tabla 4). Por ejemplo, en Palmitera 2 y 3 la antracomaña total supera los 7000 mg/kg, mientras que en Palmitera 1 se ha obtenido un excepcional valor de 137 000 mg/kg, destacando en particular la tasa de antracomaña del nivel II (profundidad de 8 a 21 cm), que ha sido de 112 086 mg/kg. Un valor que no encuentra parangón a escala mundial, ya que en los ambientes de montaña o media montaña pirenaicos, alpinos o centroeuropeos –que es en donde en mayor medida se han llevado a cabo este tipo de análisis pedoantracológicos– las antracomasas específicas por nivel raramente superan los 2000 mg/kg (Bal et al., 2011; Cunill et al., 2015; Novák et al., 2017; Touflan & Talon, 2008), y solo en el norte de Alemania y centro de la península ibérica se han encontrado tasas más elevadas, de alrededor de 9000 mg/kg por nivel en el primer caso (Robin et al., 2013) y en torno a 23 000 en el segundo (Álvarez et al., 2017). En este caso, las características topográficas de Palmitera 1, localidad de sondeo situada en el fondo de una pequeña cuenca endorreica, y el carácter profundo del suelo allí existente por acumulación de sedimentos, nos pueden ayudar a entender la ingente cantidad de carbón encontrada.

Tabla 4. Tasas de antracomasa (mg/kg) por nivel de muestreo obtenidas en cada uno de los sondeos efectuados

NIVEL DE MUESTREO	SONDEOS										
	PALMITERA 1	PALMITERA 2	PALMITERA 3	PALMITERA 4	LOS REALES 1	LOS REALES 2	LOS REALES 3	LOS REALES 4	PUERTO DEL HOYO	MAJADA DEL TORO	ARROYO DEL TORO
I	5717,9	5997,3	6858,8	59,6	1219,4	735,9	197,1	79,7	406,7	1,4	12,8
II	112086,9	898,4	972,8	32,8	441	993,3	0	15,9	1,6	-	2,5
III	4656,1	57,1	-	7,2	304,6	217,9	-	2,8	4,9	-	0
IV	10825	113,5	-	-	0	168,1	-	-	0,5	-	0
V	4093,5	-	-	-	0	-	-	-	0	-	-
VI	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-
VII	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-
VIII	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-
TOTAL	137379,3	7066,3	7831,6	99,6	1965	2115,2	197,1	98,4	413,7	1,4	15,3

Fuente: elaboración propia

Aunque la importancia de los incendios forestales es notable en la configuración de los paisajes vegetales bajo condiciones ambientales mediterráneas, tal y como se conoce para diferentes regiones mediterráneas (Ajbilou et al., 2006; Gil-Romera et al., 2008; Mouillot et al., 2008; Tinner et al., 2016), en S. Bermeja adquiere más relevancia si cabe debido a la toxicidad de los suelos serpentinitícos y a su precario desarrollo, lo que condiciona, conjuntamente con las fuertes pendientes predominantes (como sucede en la Sierra de la Palmitera, Figura 4), la ocupación-regeneración post-incendio tanto de la cubierta arbórea como de los estratos leñosos de matorral y, en menor medida, del pastizal.

Figura 4. Vertiente oriental de la Sierra de la Palmitera (izquierda) y localidad de sondeo de Palmitera 1 (derecha). Se puede comprobar cómo los litosoles y las fuertes pendientes condicionan la regeneración de la vegetación, en particular del arbolado (pinar) tras los episodios de fuego, estando fechado el último gran incendio que arrasó este sector de S. Bermeja en 1975



Fuente: elaboración propia

Si consideramos las dataciones más antiguas que se han obtenido (>7000 años cal BP), y aceptando evidentemente el hecho de que se produjeron incendios forestales con anterioridad a dichas fechas de los que no se ha podido obtener información, dichas cronologías se pueden relacionar, aunque con reservas, con una hipotética intensificación de los incendios forestales coincidiendo con el incremento del poblamiento prehistórico comprobado en la zona litoral del piedemonte de S. Bermeja durante el Neolítico y Calcolítico, tal y como recogen Fernández et al. (2007), Ferrando de la Lama (1988), Navarro et al. (1993) y Posac (1973). Incluso, la progresiva tendencia hacia condiciones climáticas más secas y templadas experimentada en el Mediterráneo Occidental en el periodo 12000-10000 años BP, que tuvo su concreción con un máximo térmico –y probablemente seco– en torno a 10000-9000 años BP en el entorno del Mar de Alborán (Cacho et al., 2001), pudo contribuir a la intensificación, virulencia y recurrencia de los incendios forestales de origen antropogénico y una mayor frecuencia de aquellos episodios de origen natural. Para el periodo más reciente, en particular desde el siglo XVIII, se puede comprobar la importancia del fuego en este territorio analizando diferentes fuentes documentales escritas (ver Gómez-Zotano, 2004ab y Vega-Hidalgo, 1999), incendios forestales que presentan, como era de esperar, una notable recurrencia que, en parte, ayuda a entender las dataciones subactuales obtenidas de *P. pinaster* en todos los puntos de sondeo a excepción de en Los Reales 2 (todas ellas con una antigüedad inferior a 300 años). En concreto, se ha establecido que la frecuencia de aparición del fuego en la cara norte de Sierra Bermeja es de 14,5 años para el periodo (1817–1997) (Vega-Hidalgo 1999). Finalmente, y en este sentido, resulta evidente que el abandono desde mediados del s. XX de los usos tradicionales del monte, desarrollados a lo largo del s. XIX en S. Bermeja –en particular extracción de madera y resina– (Gómez Zotano, 2004a), ha favorecido el aumento de biomasa en forma de materia orgánica seca. Este hecho, sin duda, maximiza las posibilidades de

que se produzcan incendios forestales y su intensidad, no solo en el seno de los pinares resineros sino también en el contexto de los abetales béticos (Rodríguez, 1999), tanto en S. Bermeja como en los restantes macizos donde *A. pinsapo* encuentra resguardo en la actualidad.

4 Conclusiones

El análisis pedoantracológico efectuado en S. Bermeja ha permitido verificar de manera inequívoca que, junto a los bosques relictos terciarios de *A. pinsapo*, las formaciones de *P. pinaster* forman parte de la vegetación que crece de manera natural sobre los suelos tóxicos desarrollados en las rocas ultramáficas de este macizo. Por tanto, y a partir de las cronologías obtenidas de las dataciones de fragmentos de carbón efectuadas, se podría inferir que las coníferas espontáneas han tenido un papel ecológico principal en este territorio a lo largo, al menos, de gran parte del Holoceno, circunstancia que persiste en la actualidad como se puede comprobar tras el análisis – efectuado por diversos autores – de las fuentes documentales más recientes así como de la observación directa del paisaje vegetal. Bien es cierto que, en determinadas circunstancias muy puntuales, las masas de coníferas constituyen formaciones mixtas con ciertos planifolios del género *Quercus*, componiendo un mosaico más o menos complejo, en un escenario paisajístico muy cambiante en su conjunto por el fuego. En cualquier caso, y dado que recientes investigaciones asignan un papel ecológico a los *Quercus* muy secundario respecto a las coníferas, que queda restringido a pequeños afloramientos litológicos de granodioritas sobre suelos de influencia ácida, los novedosos resultados paleoecológicos obtenidos permiten asignar un papel ecológico principal también a los bosques de *P. pinaster* en Sierra Bermeja, al igual que sucede con los abetales relictos terciarios de *A. pinsapo*, de carácter climático, que en su conjunto se convierten en las especies que parece han predominado como vegetación forestal espontánea en S. Bermeja. Este macizo, por tanto, queda incluido en el amplio territorio ibérico en el que, desde el Holoceno tardío y medio, *P. pinaster* presenta su área natural de distribución, ocupando gran diversidad de hábitats bien como vegetación climática o paraclimática bien como integrante de etapas seriales de bosques planifolios. Se mantiene la incertidumbre acerca de las relaciones dinámicas y sucesionales entre los bosques de *Pinus* y *Abies* durante este periodo, aunque las primeras evidencias pedoantracológicas apuntan a la alternancia e, incluso, a la coexistencia entre ambas especies en el tercio superior del macizo y en aquellas posiciones topográficas que favorecían la aparición de abetal. Finalmente, de las cronologías obtenidas también se deriva que la presencia del pino resinero durante gran parte del Holoceno indica el posible rol de refugio glaciar que pudo desempeñar S. Bermeja para esta especie tras el último máximo glaciar.

Una vez más, el análisis pedoantracológico ha demostrado ser una herramienta útil para obtener información paleoambiental sobre la ecología local de un ámbito de estudio, especialmente cuando se trata de la reconstrucción de la historia de la vegetación. En el caso particular de S. Bermeja,

permite una comprensión básica de los hasta ahora prácticamente desconocidos patrones ecológicos de las distintas comunidades forestales bermejenses a lo largo del Holoceno. Sin duda, es este un punto de partida óptimo para profundizar en el conocimiento del pasado vegetal del macizo. En particular, respecto a *P. pinaster*, la información obtenida, implementada con lo que se deriva de las fuentes documentales históricas, puede ayudar a evaluar su rango de distribución y variabilidad en el pasado así como su historia evolutiva, lo que es de particular importancia para la elaboración de estrategias de conservación de la especie así como de sus recursos genéticos, en particular si se demuestra la existencia de una subespecie propia de la Cordillera Bética o, incluso de S. Bermeja, para lo cual el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz ofrece el marco institucional ideal. Todo ha de permitir, por un lado, una adecuada gestión de cara a la toma de decisiones para garantizar la restauración de los valiosos y, en muchos casos, endémicos ecosistemas serpentínicos y, por otro, debe potenciar, como un pilar fundamental, la propuesta de declaración en el futuro S. Bermeja como Parque Nacional de S. Bermeja con el objeto de salvaguardar, conservar y dar a conocer, tanto a escala local como regional, la singularidad litológica y florística de los ecosistemas serpentínicos más sobresalientes de España (Gómez-Zotano et al., 2014, 2017).

Agradecimientos: Esta investigación ha sido posible gracias a la financiación del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España a través de los Proyectos ULTRAFORESTS (Ref. CSO2013-47713-P) y PALEOPINSAPO (Ref. CSO2017-83576-P).

Declaración responsable: Las/os autoras/es declaran que no existe ningún conflicto de interés en relación con la publicación de este artículo. Las/os autoras/es han contribuido por igual en la realización de las diferentes tareas realizadas, siendo el primer firmante el autor de correspondencia encargado de todas las tareas de formato del artículo para su envío a la revista.

Bibliografía

- Aguilar, J., Calvo, R., Fernández, E., & Macías, F. (1998). Geoquímica de la alteración y edafogénesis de rocas serpentinizadas de la S. Bermeja (Málaga). *Edafología*, 5, 135–151.
- Aira, M. J., Saa, M. P., & Taboada, T. (1989). Estudios paleobotánicos y edafológicos en yacimientos ecológicos de Galicia. *Arqueoloxía/investigación*, 4.
- Ajbilou, R., Marañón, T., & Arroyo, J. (2006). Ecological and biogeographical analyses of Mediterranean forests of northern Morocco. *Acta Oecologica*, 29(1), 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.08.006>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito-de Pando, B., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214–228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>
- Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez, F., Maldonado, J., Morla, C., Postigo, J. M., & Sánchez, L. J. (2004). Nuevos datos de carbonos y maderas fósiles de *Pinus pinaster* Aiton en el Holoceno de la Península Ibérica. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie, 152–163.
- Alcalde, C., García-Amorena, I., García, S., García, D., García, R., Génova, M., & Sánchez, L. J. (2006). Contribución de la Paleofitogeografía a la interpretación del paisaje vegetal ibérico: estado de conocimientos y nuevas perspectivas de investigación. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie, 40–50.
- Alejano, R., & Martínez, E. (1996). Distribución de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmanii* en las sierras Béticas. *Ecología*, 10, 231–241.
- Alía, R. (1989). *Mejora genética de Pinus pinaster Ait. Estudio de procedencias*. Madrid (España): Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes.
- Alía, R., Gil, L., & Pardos, J. A. (1995). Performance of 43 *Pinus pinaster* provenances of 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica*, 44, 75–81.
- Alía, R., & Martín, S. (2003). *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Maritime pine (Pinus pinaster)*. Rome (Italy): International Plant Genetic Resources Institute.
- Álvarez, S. G., Bal, M. C., Allée, P., García-Amorena, I. & Rubiales, J. M. (2017). Holocene treeline history of a high-mountain landscape inferred from soil charcoal: The case of Sierra de Gredos (Iberian Central System, SW Europe). *Quaternary International*, 457(1), 85–98. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.04.019>

Arambarri, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B., Valero, A., Gil-Romera, G., Sevilla-Callejo, M., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.01.003>

Arista, M. (1995). The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 74, 81–89.

Asensi, A., Díez, B., & de la Fuente, V. (2004). Vegetation of ultramafic rocks in the Iberian Peninsula. In R. S. Boyd, A. J. M. Baker & J. Proctor (Eds.), *Ultramafic Rocks: Their Soils, Vegetation, and Fauna* (pp. 137–143). St. Albans-Herts (UK): Science Reviews.

Asensi, A., Aguiar, C., Sánchez-Mata, D., & Monteiro-Henriques, T. (2011). *Flora and Vegetation of Iberian Ultramafics*. Braganza (Portugal): Universidade de Coimbra.

Bal, M. C., Pèlachs, A., Pérez-Obiol, R., Julia, R., & Cunill, R. (2011). Fire history and human activities during the last 3300cal yr BP in Spain's Central Pyrenees: The case of the Estany de Burg. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 300(1), 179–190. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.12.023>

Baradat, P., & Marpeau, A. (1988). *Le pin maritime (Pinus pinaster Ait.). Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce*. Bourdeaux (Francia): University of Bordeaux.

Bellot, F., Barrera, I., Carrasco, M. A., Fuertes, E., & Velayos, M. (1983). *Mapa de la vegetación de la provincia de Cuenca*. Cuenca (Spain): Diputación Provincial de Cuenca.

Blanco, E., Casado, M. A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., & Sainz, H. (2005). *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Barcelona (Spain): Geoplaneta.

Bronk, C. (2009). Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, 51(1), 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>

Brooks, R. R., Dunn, C. E., Edmonson, J., Targuistí, K., Asensi, A., & Reeves, R. D. (1995). Phytosociological and biogeochemical observations on the serpentinite vegetation of the Betic Riffian ultramafic arc of Spain and Morocco. *Ofioliti* 20(2), 67–79

Burban, C., & Petit, R. J. (2003). Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, 12(6), 1487–1495. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01817.x>

Cacho, I., Grimalt, J. O., Canals, M., Sbaffi, L., Shackleton, N. J., Schönfeld, J., & Zahn, R. (2001). Variability of the western Mediterranean Sea surface temperature during the last 25,000

years and its connection with the Northern Hemisphere climatic changes. *Paleoceanography*, 16(1), 40–52. <https://doi.org/10.1029/2000PA000502>

Calama, R., Tomé, M., Sánchez-González, M., Miina, J., Spanos, K., & Palahí, M. (2010). Modelling non-wood forest products in Europe: a review. *Forest Systems*, 19(SI), 69–85.

Cabezudo, B., Nieto, J. M., & Pérez-Latorre, A. (1989). Contribución al conocimiento de la vegetación edafófilo-serpentinícola del sector Rondeño (Málaga, Spain). *Acta Botanica Malacitana*, 14, 291–294.

Carrión, J. S. (2002). Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a mountain region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 21, 2047–2066. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(02\)00010-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(02)00010-0)

Carrión, J. S., Navarro, C., Navarro, J., & Munuera, M. (2000). The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10(2), 243–252. <https://doi.org/10.1191/095968300676937462>

Carrión, J. S., Yll, E. I., Willis, K. J., & Sánchez, P. (2004). Holocene forest history of the eastern plateaux in the Segura Mountains (Murcia, southeastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132, 219–236. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.07.002>

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. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.03.013>

Carrión, J. S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J. A., & González-Sampériz, P. (2008). A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: Palaeoecological ingestigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2118–2135. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.016>

Castroviejo, S. (2010). *Flora Ibérica. Plantas Vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Volúmenes I–XXI)*. Madrid (Spain): Real Jardín Botánico-Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Ceballos, L., & Vicioso, C. (1933). *Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de la provincia de Málaga*. Madrid (Spain): Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias.

Charco, J., Becerra, M., Santabarbara, C., Fernández, C., García, F. J., Triano, E.,... Banea, L. (2014). *Árboles y arbustos autóctonos de Andalucía*. Madrid (Spain): Centro de Investigaciones Ambientales del Mediterráneo-CIAMED.

Ministerio de Medio Ambiente (2002). *Plan Forestal Español*. Madrid (Spain): Gobierno de España.

Chiarucci, A., & de Dominicis, V. (1997). The ultramafic vegetation of Tuscany, Italy. Geobotanical knowledge and conservation. In T. Jaffré, R. D. Reeves & T. Becquer (Eds.), *The ecology of ultramafic and metalliferous areas* (pp. 175–176). Numea (Nouvelle-Calédonie): Orstom.

Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M.D., Bergadà-Zapata, M. M., Delgado-Huertas, A., López-García, P., & Vera-Peláez, J. L. (2008). Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2176–2193. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.03.010>

Combouieu, N., Turon, J. L., Zahn, R., Capotondi, L., Londeix, L., & Pahnke, K. (2002). Enhanced aridity and atmospheric high-pressure stability over the western Mediterranean during the North Atlantic events of the past 50 ky. *Geology*, 30, 863–866. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<863:EAAAHP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<863:EAAAHP>2.0.CO;2)

Costa, M. (1987). El País Valenciano. In M. Peinado & S. Rivas-Martínez S. (Ed.), *La vegetación de España*, (pp. 281–308). Alcalá de Henares (Spain): Universidad de Alcalá de Henares.

Costa, M., Morla, C., & Sainz, H. (2005). *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Barcelona (Spain): Planeta.

Cunill, R., Soriano, J. M., Bal, M. C., Pèlachs, A., & Pérez-Obiol, R. (2012). Holocene treeline changes on the south slope of the Pyrenees: a pedoanthracological analysis. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(4-5), 373–384. <https://doi.org/10.1007/s00334-011-0342-y>

Cunill, R., Métailié, J., & Galop, D. (2015.) Palaeoecological study of Pyrenean lowland fir forests: Exploring mid–late Holocene history of *Abies alba* in Montbrun (Ariège, France). *Quaternary International*, 366, 37–50. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.12.050>

Destremau, D. X., Alazard, P., & Chaperon, H. (1982). *Monographie Génétique de Pinus pinaster*. Zagreb (Croacia): Academia Scientiarum et Artium Slavorum Meridionalium.

Díaz, E., González, A., & Saa, M. P. (1990). Aportación al conocimiento paleoecológico del Holoceno en el NW de la Península Ibérica. *Anales de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española*, 5, 5–10

Dickey, J. S. (1970). Partial fusion products in Alpine-Type peridotites: Serranía de Ronda and other examples. *Mineralogical Society of America*, 3, 33–49.

Dupré, M. (1988). *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Valencia (Spain): Diputación Provincial de Valencia.

García-Esteban, L., Guindeo, A., Peraza, C., & de Palacios, P. (2003). *La madera y su anatomía*. Madrid (Spain): Mundi-Prensa Libros.

Fady, B. (2012). Biogeography of neutral genes and recent evolutionary history of pines in the Mediterranean Basin. *Annals of Forest Science*, 69(4), 421–428. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0219-y>

Farjon, A. (2008). A natural history of conifers. Portland (EEUU): Timber Press Inc.

Farjon, A., & Filer, D. (2013). *An Atlas of the Worlds Conifers. An Analysis of Their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status*. Leiden-Boston: Brill

Feddi, N., Fauquette, S., & Suc, J. P. (2011). Histoire pliocène des écosystèmes végétaux de Méditerranée sud-occidentale: apport de l’analyse pollinique de deux sondages en mer d’Alboran. *Geobios*, 44(1), 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.03.007>

Fernández, L. E., Suárez, J., Tomassetti, J. M., & Navarro, I. (2007). Corominas, una necrópolis megalítica en el ámbito litoral malagueño. *Mainake*, XXIX, 513–540.

Ferrando de la Lama, M. (1988). La cueva de Gran Duque (Casares, Málaga). *Mainake*, VIII–IX, 105–127.

Ferrari, C., Lombini, A., & Carpené, B. (1993). The Serpentine Flora of the Northern Apennines (Italy). In A. J. M. Baker, J. Proctor & D. R. Reeves (Eds.), *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils* (pp. 159–173). Andover-Hampshire (UK): Intercept.

Figueiral, I., (1993). Charcoal analysis and the vegetational evolution of North-West Portugal. *Oxford Journal of archaeology*, 12(2), 209–222. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0092.1993.tb00292.x>

Figueiral, I. (1995). Charcoal analysis and the history of *Pinus pinaster* (cluster pine) in Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89, 441–454. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00013-3](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00013-3)

Figueiral, I., & Terral, J. F. (2002). Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based paleovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 21, 549–558. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00022-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00022-1)

Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado-Ruiz, J., Morla-Juaristi, C., & Sainz-Ollero, H. (2005). Ancient pine forest on inland dunes in the Spanish northern meseta. *Quaternary Research*, 63, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.08.004>

García, F., & González, J. M. (2003). *Breve historia de España*. Madrid (Spain): Alianza Editorial.

Gavira, O., & Pérez-Latorre, A. (2003). Aproximación al catálogo florístico del Valle del río Genal (Serranía de Ronda, Málaga, Spain). *Anales de Biología*, 25, 113–162.

Gil, L. (1991). Consideraciones históricas sobre *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. *Estudios Geográficos*, 202, 5–27.

Gil, L., & Aranzazu, M. (1993). Los pinos como especies básicas de la restauración forestal en el medio mediterráneo. *Ecología*, 7, 113–125.

Gil-Romera, G., García, M., & Calleja, J. A. (2008). The late Holocene palaeoecological sequence of Serranía de las Villuercas (southern Meseta, western Spain). *Vegetation History and Archaeobotany*, 17-6, 653–666. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0146-x>

Gómez, A., Alía, R., & Bueno, M. A. (2001). Genetic diversity of *Pinus halepensis* Mill. Populations detected by RAPD loci. *Annals of Forest Science*, 58, 869–875. <https://doi.org/10.1051/forest:2001170>

Gómez, A., Vendramin, G. G., González-Martínez, S. C., & Alía, R. (2005). Genetic diversity and differentiation of two Mediterranean pines (*P. halepensis* Mill. and *P. pinaster* Ait.) along a latitudinal cline using cpSSR markers. *Diversity and Distributions*, 11, 257–263. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00152.x>

Gómez-Orellana, L. (2002). *El último ciclo glacial-interglacial en el litoral NW ibérico: dinámica climática y paisajística*. Santiago de Compostela (Spain): Universidad de Santiago de Compostela.

Gómez-Zotano, J. (2004a). *El papel de los espacios montañosos como traspasí del litoral mediterráneo andaluz: el caso de S. Bermeja (provincia de Málaga)*. Granada: Universidad de Granada.

Gómez-Zotano, J. (2004b). The broadleaved tree-conifer controversy at S. Bermeja, an ultramafic mountain in southern Spain. In R. S. Boyd, A. J. M. Baker & J. Proctor (Eds.), *Ultramafic rocks: their soils, vegetation and fauna. Proceedings of the Fourth International Conference on Serpentine Ecology* (pp. 151–156). Herts (UK): Science Reviews.

Gómez-Zotano, J., Román, F., Hidalgo-Triana, N. & Pérez-Latorre, A. (2014). Biodiversidad y valores de conservación de los ecosistemas serpentínicos en España: S. Bermeja (provincia de Málaga). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 65, 187–206.

Gómez-Zotano, J., Alcántara, J., Martínez-Ibarra, E., & Olmedo-Cobo, J. A. (2016). Applying the Technique of Image Classification to Climate Science: The Case of Andalusia (Spain). *Geographical Research*, 54, 461–470. <https://doi.org/10.1111/1745-5871.12180>

Gómez-Zotano, J., Olmedo-Cobo, J. A., Cunill-Artigas, R., & Martínez-Ibarra, E. (2017). Descubrimiento y caracterización geográfica de una depresión ultramáfica en Sierra Bermeja: nuevos datos geomorfoedáficos, fitogeográficos y paleoecológicos. *Pirineos*, 172, e026. <https://doi.org/10.3989/Pirineos.2017.172001>

González-Martínez, S. C., Agúndez, D., Alía, R., & Gil, L. (2001). Geographical variation of gene diversity of *Pinus pinaster* Ait. in the Iberian Peninsula. In G. Müller-Starck & R., Schubert (Eds.), *Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions* (pp. 161-171). Dordrecht-Boston-London: Kluwer Academic Publishers.

González-Martínez, S. C., Gómez, A., Carrión, J. S., Agúndez, D., Alía, R., & Gil, L. (2007). Spatial genetic structure of an explicit glacial refugium of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in southeastern Spain. In S. Weiss & N. Ferrand (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia* (pp. 257-269). New-York (EEUU): Springer-Business Media.

Groome, H. (1990). *Historia de la política forestal en el Estado español*. Madrid (Spain): Agencia de Medio Ambiente.

Gutiérrez, A., Díez, M. J., Nebot, M., & Celis, M. (1997). Nuevas aportaciones al estudio polínico de sedimentos del Parque Nacional de los Alcornocales. *Acta Botanica Malacitana*, 22, 123–130.

Hernández, L., Rubiales, J. M., Morales-Molino, C., Romero, F., Sanz, C., & Gómez-Manzaneque, F. (2011). Reconstructing forest history from archaeological data: A case study in the Duero basin assessing the origin of controversial forests and the loss of tree populations of great biogeographical interest. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1178–1187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.033>

Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87–112. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x>

Hewitt, G. M. (2001). Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10, 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>

Jacquot, C. (1955). *Atlas d'anatomie des bois des Conifères*. Paris (France): Centre technique du bois.

Janssen, C. R., & Woldringh, R. E. (1981). A preliminary radiocarbon dated pollen sequence from the serra da Estrela, Portugal. *Finisterra*, 16(32), 299–309

Liétor, J., Carrera, J. A., García, R., & Ochoa, V. (2002). Variabilidad biogeoquímica en masas de pinsapar: Efecto de la litología y el estado sucesional. *Ecología*, 16, 45–57.

Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira J. A. (2009). Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 485–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00465.x>

- López, P., & López, J. A. (1994). Comparison of peats and archaeological samples in the Andalusian region, Spain. In O. K. Davis (Ed.), *Aspects of archaeological palynology: methodology and applications* (pp. 127–139). Houston (EEUU): A.A.S.P. Contributions Series.
- López-Sáez, J. A., López, L., Alba-Sánchez, F., Pérez-Díaz, S., & Abel-Schaad, D. (2010). Late Holocene ecological history of *Pinus pinaster* forests in the Sierra de Gredos of central Spain. *Plant Ecology*, 206, 195–209. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9634-z>
- López de Heredia, U., Carrión, J. S., Jiménez, P., Collada, C., & Gil, L. (2007). Molecular and palaeoecological evidence for multiple glacial refugia for evergreen oaks on the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography*, 34, 1505–1517. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01715.x>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database*. Auckland (New Zeland): IUCN.
- Madrigal, A. (1998). Problemática de la ordenación de masas artificiales en España. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 6, 13–20.
- Magri, D. & Parra, I. (1997). Rifugi mediterranei di vegetazione arborea nel Tardo-Quaternario. In Società botanica italiana (Ed.), *Atti del 4° Colloquio su Approcci metodologici per la definizione dell'ambiente fisico e biologico mediterraneo* (pp. 1–17). Castro Marina (Italia), Società botanica italiana.
- Manthei, C. D. (2012). *Geochemical properties of the Beni Bousera (N. Morocco) peridotites: a field and laboratory approach to understanding melt infiltration and extraction in an orogenic peridotite massif*. Cambridge (US): Institute of Technology-Dept. of Earth, Atmospheric, and Planetary Sciences.
- Mateus, J. E. (1989). Lagoa Travessa: a Holocene pollen diagram from the SW coast of Portugal. *Revista de Biología*, 14, 17–94.
- Mendoza-Fernández, A. J., Pérez-García, F. J., Martínez-Hernández, F., Salmerón-Sánchez, E., Medina-Cazorla, J. M., Garrido-Becerra, J. A., & Mota, J. F. (2015). Areas of endemism and threatened flora in a Mediterranean hotspot: Southern Spain. *Journal for Nature Conservation*, 23, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.08.001>
- Molero, J., Pérez, F., & Valle, F. (1992). *Parque Natural de Sierra Nevada*. Madrid (Spain): Rueda.
- Morales-Molino, C., Postigo-Mijarra, J. M., Morla, C., & García-Antón, M. (2011). Long-term persistence of Mediterranean pine forests in the Duero Basin (central Spain) during the Holocene:

The case of *Pinus pinaster* Aiton. *The Holocene*, 22(5), 561–570. <https://doi.org/10.1177/0959683611427339>

Mouillot, F., Ratte, J. P., Joffre, R., Moreno, J. M., & Ramba, S. (2003). Some determinants of the spatio-temporal fire cycle in a Mediterranean landscape (Corsica, France). *Landscape Ecology*, 18(7), 665–674. <https://doi.org/10.1023/B:LAND.0000004182.22525.a9>

Navarro, I., Fernández, L. E., Suárez, J., & Vinceiro, F. J. (1993). Avance al estudio del yacimiento de los Castillejos (Estepona, Málaga). Los materiales prehistóricos de superficie. In Xunta de Galicia (Ed.), *Actas del XXII Congreso Nacional de Arqueología* (pp. 87–98). Vigo (Spain): Junta de Galicia.

Nieto, J. M., Pérez-Latorre, A., & Cabezudo, B. (1991). Biogeografía y series de vegetación de la provincia de Málaga (Spain). *Acta Botanica Malacitana*, 16, 417–436.

Novák, J., Abraham, V., Kočár, P., Petr, L., Kočárová, R., Nováková, K., & Vaněček, Z. (2017). Middle- and upper-Holocene woodland history in central Moravia (Czech Republic) reveals biases of pollen and anthracological analysis. *The Holocene*, 27(3), 349–360. <https://doi.org/10.1177/0959683616660166>

Olmedo-Cobo, J. A., Gómez-Zotano, J., Cunill-Artigas, R., & Serrano-Montes, J. L. (2018). Controversia latifolias-coníferas sobre sustratos ultramáficos: una resolución desde las fuentes históricas y la pedoantracología. In R. U. Gosálvez, M. C. Díaz, J. L. García, M. A. Serrano de la Cruz & O. Jerez (Coords.), *Bosque mediterráneo y humedales: paisaje, evolución y conservación. Aportaciones desde la Biogeografía* (pp. 242–253). Almagro (Spain): Universidad de Castilla-La Mancha-AGE.

Peinado, M., & Martínez-Parras, J. M. (1985). *El paisaje vegetal de Castilla-La Mancha*. Toledo (Spain): Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha.

Pérez-Latorre, A., Galán de Mera, A., & Cabezudo, B. (1999). Propuesta de aproximación sintaxonómica sobre las comunidades de gimnospermas de la provincia Bética (Spain). *Acta Botanica Malacitana*, 24, 257–262.

Pérez-Latorre, A., Cabezudo, B., Galán de Mera, A. & Carrión, J. (2001). El papel de las gimnospermas en la vegetación forestal de Andalucía. *Medio Ambiente*, 38, 30–33.

Pérez-Latorre, A., Hidalgo-Triana, N., & Cabezudo, B. (2013). Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 70(1), 62–71. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2334>

Pérez-Raya, F., López, J. M., Molero, J., & Valle, F. (1990). *Vegetación de Sierra Nevada. Guía Geobotánica de la Excursión de las X Jornadas de Fitosociología*. Granada (Spain): Ayuntamiento de Granada-Área de Medio Ambiente y Consumo.

Posac, C. (1973). La cueva de la Torrecilla o de Pecho Redondo en Marbella (Málaga). In Universidad de Zaragoza (Ed.), *Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología, Zaragoza (Spain)* (pp. 234–241). Zaragoza (Spain): Universidad de Zaragoza.

Ramil-Rego, P. (1992). *La vegetación cuaternaria de las Sierras septentrionales de Lugo a través del análisis polínico*. Santiago de Compostela (Spain): Universidad de Santiago de Compostela.

REDIAM (2015). Red de Información Ambiental de Andalucía. In Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Junta de Andalucía. Retrieved from <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>

Reimer, P. J., Bard, E., & Bayliss, A. (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal B.P. *Radiocarbon*, 55(4), 1869–1887. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947

Rikly, M. (1943). *Das Pfanzenkleid der Mittelmerländer*. Vol I. Bern (Switzerland): Huber.

Rivas-Goday, S. (1969). Flora serpentinícola española, nota primera (Edafismos endémicos del Reino de Granada). *Anales de la Real Academia de Farmacia*, 35, 297–304.

Rivas-Martínez, S. (2011). Memoria del Mapa de Vegetación Potencial de España. *Itinera Geobotanica*, 18, 5–800.

Rivas Martínez, S. (1987). *Memoria y mapa de las series de vegetación de España (1:400.000)*. Madrid (Spain): Instituto para la Conservación de la Naturaleza.

Robin, V., Talon, B., & Nelle, O. (2013). Pedoanthracological contribution to forest naturalness assessment. *Quaternary International*, 289, 5–15. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.023>

Rodríguez, F. (1999). Los usos tradicionales del monte y sus implicaciones en la aparición de incendios forestales. Una perspectiva desde los Pinsapares Andaluces. In E. Araque (Coord.), *Incendios históricos. Una aproximación multidisciplinar* (pp. 313–334). Baeza (Spain): UNIA.

Rodríguez, R., Serrada, R., Lucas, J. A., Alejano, R., Rio, M., Torres, E., & Cantero, A. (2008). Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *mesogeensis* Fieschi & Gaussen. In R. Serrada, G. Montero & J. A. Reque (Eds.), *Compendio de Selvicultura Aplicada en España* (pp. 399–430). Madrid (Spain): Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias.

Rodríguez-Ariza, M. O. (2000). El paisaje vegetal en la Depresión de Vera durante la Prehistoria Reciente. Una aproximación desde la Antracología. *Trabajos de Prehistoria* 57(1), 145–156.

Rodríguez-Ariza, M. O. (2004). Estudio antracológico en la Cueva del Toro. In D. Martín, M. Cámalich & González, P. (Eds.), *Cueva de El Toro (Sierra de el Torcal, Antequera-Málaga). Un modelo de ocupación ganadera en el territorio andaluz entre el VI y el III milenios ANE* (61–78). Sevilla (Spain): Junta de Andalucía.

Rosúa, J. L. (Coord.) (2001). *Procedencias de las Especies Vegetales Autóctonas de Andalucía utilizadas en la restauración de la cubierta vegetal*. Granada (Spain): Junta de Andalucía.

Rubiales, J. M., García-Amorena, I., García, S., & Morla, C. (2009). Anthracological evidence suggests naturalness of *Pinus pinaster* in inland southwestern Iberia. *Plant Ecology*, 200, 155–160. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9439-5>

Rubio, J. M. (1989). *Biogeografía. Paisajes vegetales y vida animal*. Madrid: Síntesis.

Rufo, L., Rodríguez, N., & Fuente, V. (2005). Análisis comparado de metales en suelos y plantas de la S. Bermeja. In R. Jiménez & A. M. Álvarez AM (Eds.), *Proceedings del II Simposio Nacional de Control de la Degradación de Suelos* (pp. 197–201). Madrid (Spain): Universidad Autónoma de Madrid.

Salvador, M. L., Seisdedos, M. T., Alia, R., & Gil, L. (1997). Estudio de la variabilidad genética en doce poblaciones naturales de *Pinus pinaster* con marcadores isoenzimáticos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 5, 119–124.

San Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston, T., & Mauri, A. (2016). *European Atlas of Forest Tree Species*. Luxembourg: Publication Office of the European Union.

Salvador, L., Alía, R., Agúndez, D., & Gil, L. (2000). Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) in the Iberian peninsula. *Theoretical and Applied Genetics*, 100, 89–95. <https://doi.org/10.1007/s001220050013>

Sánchez-Gómez, P., Carrión, J. S., Jordán, J., & Munuera, M. (1995). Aproximación a la historia reciente de la flora y vegetación en las Sierras de Segura Orientales. *Albasit*, 36, 87–111.

Sánchez-Mata, D. (1989). *Flora y vegetación del macizo oriental de la Sierra de Gredos (Ávila)*. Ávila (Spain): Diputación Provincial de Ávila, Institución Gran Duque de Alba.

Sanz, J. (1986). La historia contemporánea de los montes públicos españoles, 1812-1930. Notas y reflexiones (II). In R. Garrabou, C. Bargiela, & J. Jiménez (Eds.), *Historia agraria de la España contemporánea 3. El fin de la agricultura tradicional (1900–1960)* (pp. 142–170). Barcelona (Spain): Editorial Crítica.

Sequeira E. M. D., & Pinto da Silva, A. R. (1991). The ecology of serpentised areas of Northeast Portugal. In B. A. Roberts & J. Proctor (Eds.), *The ecology of areas with serpentised rocks. A world review* (pp. 169–197). Dordrecht (Holanda): Kluwer Academic Publishers.

Schweingruber, F. H. (1990a). *Microscopic wood anatomy: structural variability of stems and twigs in recent and subfossil woods from Central Europe*. Berna (Suiza): Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research.

Schweingruber, F. H. (1990b). *Anatomie of European woods*. Berna (Suiza): Paul Haupt.

Stevanovic, V. K., Tan, K., & Iatrou, G. (2003). Distribution of the endemic Balkan Flora on serpentine I. – obligate serpentine endemics. *Plant Systematics and Evolution*, 242, 149–170. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0044-8>

Talon, B., Carcaillet, C. & Thimon, M. (1998). Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocene dans les Alps françaises. *Géographie physique et Quaternaire*, 52, 195–208. <https://doi.org/10.7202/004875ar>

Teixeira, C. (1945). Subsidios para a historia evolutiva do pinheiro dentro da flora portuguesa. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 19, 209–221.

Tinner, W., Vescovi, E., van Leeuwen, J. F. N., Colombaroli, D., Henne, P. D., Kaltenrieder, P., & Pasta, S. (2016). Holocene vegetation and fire history of the mountains of Northern Sicily (Italy). *Vegetation History and Archaeobotany*, 25-5, 499–519. <https://doi.org/10.1007/s00334-016-0569-8>

Touflan, P. & Talon, B. (2008). Étude pédoanthracologique à haute résolution spatiale de l'histoire holocene d'une forêt subalpine (Alpes du Sud, France). *Ecologia Mediterranea. Revue d'écologie Terrestre et Limnique*, 34, 13–23.

Valbuena-Carabaña, M., López de Heredia U., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., & Gil, L. (2010). Historical and recent changes in the Spanish forests: a socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 492–506. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.11.003>

Valle, F. (Ed.) (2003). *Mapa de Series de Vegetación de Andalucía*. Madrid (Spain): Rueda.

Vega-Hidalgo, J. A. (1999). Historia del fuego de *P. pinaster* en la cara Norte de S. Bermeja (Málaga). In E. Araque E (Ed.) *Incendios históricos. Una aproximación multidisciplinar* (pp. 279–312). Baeza (Spain): Universidad Internacional de Andalucía.

Vendramin, G.G., Anzidei, M., Madaghiele, A., & Bucci, G. (1998). Distribution of genetic diversity in *Pinus pinaster* Ait. as revealed by chloroplast microsatellites. *Theoretical and Applied Genetics* 97(3), 456–463. <https://doi.org/10.1007/s001220050917>

Vernet, J. L., Ogereau, P., Figueiral, I., Machado, C. & Uzquiano, P. (2001). *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents, Sud-Ouest de l'Europe: France, Péninsule ibérique et îles Canaries*. Paris (France): CNRS.

Vieira, J., Campelo, F., & Nabais, C. (2009). Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees*, 23, 257–265. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0273-0>

Wahid, N., & Naydenov, K. D. (2010). Genetic structure of *Pinus pinaster* Ait. populations in Morocco revealed by nuclear microsatellites. *Biochemical Systematics and Ecology*, 38, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2009.12.008>

Willis, K. J., & Van Andel, T. H. (2004). Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 23, 2369–2387. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2004.06.002>

Yusta, A., & Berahona, E. (1985). Geochemistry of soils from peridotite in Los Reales, Málaga. *Acta Mineralogica Petrographica*, 29, 439–498.