

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/332672463>

Los pinares de la Sierra de Gredos. Pasado, presente y futuro

Book · April 2019

CITATIONS

9

READS

1,777

4 authors:



Enrique Luengo Nicolau

Complutense University of Madrid

20 PUBLICATIONS 162 CITATIONS

SEE PROFILE



Francisca Alba-Sánchez

University of Granada

135 PUBLICATIONS 2,629 CITATIONS

SEE PROFILE



Daniel Sánchez-Mata

Complutense University (Madrid)

145 PUBLICATIONS 2,571 CITATIONS

SEE PROFILE



José Antonio López-Sáez

Spanish National Research Council

621 PUBLICATIONS 11,182 CITATIONS

SEE PROFILE

**José Antonio López Sáez
Francisca Alba Sánchez
Daniel Sánchez Mata
Enrique Luengo Nicolau**

Los pinares de la Sierra de Gredos

Pasado, presente y futuro



**DIPUTACIÓN
DE ÁVILA**

Institución Gran Duque de Alba

2019

Fotografía de cubierta: Población de pinos cascalbos en la Sierra del Arenal.
ISBN: 978-84-15038-82-5
DL: AV 99-2018
Imprime: Gráficas Eujoa

ÍNDICE

PRESENTACIÓN	9
1. INTRODUCCIÓN.....	11
2. MARCO GEOGRÁFICO, FÍSICO Y NATURAL.....	21
2.1. Zonas de montaña	25
2.1.1. Sierra de Guadarrama.....	25
2.1.2. Sierra de Gredos.....	26
2.1.3. Las Parameras.....	31
2.1.4. Sierra de Ávila.....	32
2.2. Los valles.....	32
2.2.1. Valle Amblés.....	32
2.2.2. Valle del Corneja	33
2.2.3. Valle del Tormes y Aravalle.....	34
2.2.4. Valle del Alberche.....	35
2.2.5. Comarca de Pinares.....	36
2.2.6. Valle del Tiétar.....	36
2.3. Vegetación y biogeografía.....	38
3. EL GÉNERO <i>PINUS</i>.....	45
3.1. Sistemática y biogeografía.....	48
3.2. Evolución desde el Mesozoico.....	52
3.3. Pinos y regímenes de incendio	55

3.4.	Los pinares y la dinámica antrópica	61
3.5.	Genética, clima y conservación	66
4.	MÉTODOS Y DISCIPLINAS	73
4.1.	Paleobotánica.....	76
4.1.1.	Palinología	76
4.1.2.	Macrorrestos vegetales	81
4.2.	Dendrocronología y dendroclimatología	84
4.3.	Genética y marcadores moleculares	88
4.4.	Modelos de distribución de especies	92
5.	<i>PINUS NIGRA</i> ARNOLD	95
5.1.	Descripción y taxonomía.....	97
5.2.	Distribución y ecología.....	100
5.3.	Flora y vegetación	116
5.4.	Historia biogeográfica.....	124
5.5.	Modelos de distribución	128
6.	<i>PINUS PINASTER</i> AITON	135
6.1.	Descripción y taxonomía.....	137
6.2.	Distribución y ecología.....	140
6.3.	Flora y vegetación	146
6.4.	Historia biogeográfica.....	151
6.5.	Modelos de distribución	162
7.	<i>PINUS PINEA</i> L.	167
7.1.	Descripción y taxonomía.....	169
7.2.	Distribución y ecología.....	170
7.3.	Flora y vegetación	174
7.4.	Historia biogeográfica.....	177
7.5.	Modelos de distribución	182

8. <i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.	185
8.1. Descripción y taxonomía.....	187
8.2. Distribución y ecología.....	189
8.3. Flora y vegetación	201
8.4. Historia biogeográfica.....	208
8.5. Modelos de distribución.....	219
 9. RECAPITULACIÓN Y SÍNTESIS.....	 227
9.1. Las primeras coníferas y Pinaceae del Mesozoico	231
9.2. Los pinares en la península Ibérica durante el Cenozoico	233
9.3. La península Ibérica: un refugio genético en el Suroeste de Europa	242
9.4. Diversidad y singularidad de los pinos mediterráneos	248
9.5. Vulnerabilidad y resiliencia de los pinares.....	255
9.5.1. Relictos climáticos a través del tiempo	255
9.5.2. Perturbaciones, cambio climático, resiliencia y conservación.....	258
9.5.3. La dialéctica pinares-frondosas.....	264
9.6. Los pinares de la Sierra de Gredos: perspectivas de futuro.....	269
9.7. Medidas de conservación de los pinares gredenses.....	282
 10. BIBLIOGRAFÍA	 293

PRESENTACIÓN

Ávila, nuestra provincia, tiene una geografía natural variada y diversa, puede que la más rica de España por sus contrastes y diversos paisajes; en ella podemos visitar desde la bien llamada Andalucía de Ávila hasta los paisajes cerealísticos de la Moraña, desde las dehesas de encinares de la Sierra de Ávila al verdor infinito de las huertas del Tormes o de la comarca de Alberche-Pinares...

Pero quizás el referente paisajístico más conocido fuera de Ávila es la Sierra de Gredos, de la que tanto han tratado poetas y escritores, y que era para Unamuno «espinaza de Castilla» o «corazón de roca viva de España».

En esta minuciosa y detallada publicación se compilan y estudian las áreas abulenses donde los pinos se adueñan del territorio, centrándose en esa Sierra de Gredos: pinares naturales (de auténtico carácter relíctico en la actualidad) acantonados en las cumbres escarpadas y laderas rocosas de nuestras serranías a recaudo del fuego, pinares favorecidos y extendidos por el manejo humano del bosque o pinares cuyo origen se remonta a antiguas y tradicionales plantaciones.

Gredos, como zona de alta montaña, es un área frágil al impacto del cambio climático y las actividades humanas y, por supuesto, al impacto del fuego y la ganadería. Su complicada orografía, unida a unas condiciones climáticas generalmente muy severas, dan lugar a ecosistemas singulares de gran importancia ecológica, biogeográfica e histórica.

Los autores nos muestran cómo ha evolucionado este paisaje y presentan los registros arqueológicos, genéticos y paleoambientales que nos informan sobre la evolución temporal de sus bosques y de las prácticas antrópicas desarrolladas en sus ecosistemas.

La obra corre a cargo de varios autores: José Antonio López, Francisca Alba, Daniel Sánchez y Enrique Luengo. En unas breves líneas quiero presentar su trayectoria académica, que avala la calidad científica del libro.

Alguno de estos autores, verdaderos expertos en el conocimiento del medio natural abulense, pertenecen a la Institución Gran Duque de Alba, ofreciéndonos en este volumen un auténtico itinerario geobotánico de excepcional interés.

José Antonio López Sáez es científico titular del Instituto de Historia del CSIC. Tiene una dilatada trayectoria en el ámbito de la arqueobotánica, el sincronismo entre cambios climáticos y culturales, e historia biogeográfica de especies forestales a partir de estudios de polen fósil.

Francisca Alba Sánchez es profesora titular de la Universidad de Granada en el Departamento de Botánica. Experta en palinología; en la actualidad desarrolla, desde una perspectiva paleoecológica, la biogeografía histórica de algunas especies ibéricas.

Daniel Sánchez Mata, catedrático de Botánica en la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense de Madrid, y doctor en Geobotánica con un trabajo sobre la flora y la vegetación del macizo oriental de la Sierra de Gredos. Entre otros méritos, en la actualidad es el Presidente de la Sociedad Española de Geobotánica (SEG) y el Director del Herbario de la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense de Madrid.

Para finalizar, Enrique Luengo Nicolau es Diplomado en Geografía e Historia por la Universidad Complutense de Madrid, y actualmente se encuentra realizando una tesis sobre la Relaciones entre Geomorfología y Vegetación en el macizo de La Mira-Los Galayos (Ávila).

A todos ellos les agradezco profundamente el esfuerzo invertido en su elaboración y, por otra parte, también debo resaltar el acierto que ha tenido la Institución Gran Duque de Alba a la hora de publicar este trabajo. El conocimiento de nuestro territorio, sus potencialidades, sus debilidades y amenazas es necesario, entre otras cosas, para poder conservar entre todos el patrimonio natural de nuestra provincia, uno de nuestros puntos fuertes que, con firme esfuerzo, debemos seguir cuidando todos los abulenses.

Jesús Manuel Sánchez Cabrera
Presidente de la Diputación de Ávila

1. INTRODUCCIÓN

La Cuenca Mediterránea es uno de los principales puntos calientes de diversidad vegetal del mundo, con una tasa de endemidad excepcional, reuniendo alrededor del 10% de la riqueza florística mundial en apenas el 1.6% de su superficie (Myers et ál., 2000; Médail y Diadema, 2009). Esta es el resultado tanto de factores ambientales como de procesos históricos que han determinado la convivencia de táxones de orígenes muy dispares (Quézel, 1985). Al ser una zona de transición, entre los bosques templados europeos y los territorios áridos y semiáridos norteafricanos, comparte numerosas especies propias de ambos biomas; aunque a diferencia de ellos ha experimentado extinciones a gran escala con el desarrollo del clima mediterráneo tras la crisis de salinidad del Messiniense hace 5.96-5.33 millones de años (Ma) y el posterior déficit hídrico durante el Plioceno (5.33-2.58 Ma). No obstante, la heterogeneidad topográfica de la Cuenca Mediterránea, en la cual la Sierra de Gredos es un maravilloso exponente, ha permitido que poblaciones de ciertas especies vegetales sobrevivieran a las múltiples oscilaciones climáticas del Cuaternario en áreas refugio, o experimentando desplazamientos altitudinales gracias a la orografía propia de estos enclaves. La multiplicidad de condiciones climáticas originó un mosaico de ambientes, el aislamiento geográfico de ciertos elementos de la flora y procesos de vicarianza. Atendiendo a todo ello, debe entenderse que la Sierra de Gredos constituye una de las áreas prioritarias para la aplicación de medidas de conservación porque (i) en ella se encuentran ecosistemas complejos y ricos en endemismos, y, (ii) es una ecorregión en crisis, con procesos de degradación muy acentuados, no solo de cara al cambio global sino como consecuencia de los fuertes impactos antrópicos (Valladares et ál., 2004).

Las montañas cubren una pequeña parte de la superficie del planeta Tierra; sin embargo, albergan un tercio de su biodiversidad (Spehn et ál., 2011) a pesar de estar sometidas a numerosas presiones asociadas con el impacto del cambio climático global; lo que conlleva serios desafíos en cuestiones de conservación (Steffen et ál., 2003; Field et ál., 2012). En Europa, el 25% de su flora se localiza en las montañas y muchas de las especies vegetales de montaña son endémicas, especialmente en los países meridionales (Gavilán et ál., 2013). Cerca del 19% de la población europea vive en regiones montañosas, muy por encima de la media global del 12% en el total de su superficie terrestre. No obstante, más del 50% de la población mundial depende de los recursos que proveen los ecosistemas de montaña, principalmente agua e industrias energéticas.

El papel de las montañas como lugares de recreo y ocio no debe ser subestimado, ya que pueden suponer una fuente de recursos económicos vinculados al turismo; aunque este, a su vez, puede convertirse en una de las principales amenazas de presión sobre sus ecosistemas y biotas. Las montañas, especialmente en la Región Mediterránea, constituyen refugios para ciertas especies de la flora y tipos de vegetación que encuentran en estas regiones unas condiciones ecológicas únicas para su supervivencia. La diversidad topográfica y el amplio rango altitudinal de las montañas suponen una gran variedad de microclimas y ambientes, a veces en distancias cortas, a menudo con transiciones muy evidentes entre las distintas formaciones vegetales (ecotono). En consecuencia, los ecosistemas de montaña exhiben una alta biodiversidad y un gran número de especies endémicas (Palombo et ál., 2014). No debemos olvidar que la biodiversidad juega un papel fundamental en todos los niveles de jerarquía de los servicios ecosistémicos, donde un requisito previo en la planificación de la gestión forestal ha de ser, precisamente, la integración de la conservación de la biodiversidad y el seguimiento de sus cambios espaciales y temporales (Gao et ál., 2014).

Mitigar las consecuencias del calentamiento global y conservar la diversidad biológica son objetivos prioritarios de la comunidad científica internacional, que ha aunado esfuerzos para implementar estrategias de conservación y gestión a largo plazo en ecosistemas amenazados. Sin embargo, las políticas en materia de conservación no poseen recursos suficientes para asistir al conjunto de ecosistemas frágiles, estableciéndose áreas prioritarias o puntos calientes de biodiversidad (*hotspots*); es decir, territorios especialmente sensibles donde una concentración excepcional de especies endémicas están sufriendo una pérdida significativa de hábitat.

La Sierra de Gredos constituye uno de los centros de biodiversidad más importantes de la península ibérica y uno de los *hotspot* filogeográficos más significados del Mediterráneo, por su intensa historia biogeográfica y larga tradición de integración entre los ecosistemas naturales y las actividades humanas. Fue un refugio genético pleistoceno, una importante encrucijada en migraciones de especies y un centro de activa especiación. Alberga originales ecosistemas y una notable y rica endemoflora con elevados grados de amenaza. A su vez, es un magnífico laboratorio natural donde poner en marcha sistemas de estrategias para el uso sostenible y conservación de los recursos genéticos, no solo por presentar ecosistemas extremadamente originales a la vez que frágiles, caso de los pinares altimontanos, con desiguales grados de amenaza y diferentes situaciones de partida en cuanto al nivel de conservación actual, sino por poseer una rica diversidad de flora con historias paleobiogeográficas comunes en muchos casos. Lograr un equilibrio entre conservación de la biodiversidad y desarrollo humano supondría una estrategia de gestión sostenible singular; que, además, debería ser interpretada diacrónicamente teniendo en cuenta la evolución sociocultural y la dinámica de la antropización de dicho territorio desde la Prehistoria.

Las zonas de alta montaña, áreas marginales o espacios de riesgo por sus condiciones climáticas severas y una topografía extrema, se consideran paisajes

culturales de alto valor socioecológico. Esta concepción es el resultado de estudios arqueológicos y paleoambientales, que han revelado que la ocupación de estos territorios puede trazarse desde los inicios del Holoceno (Lozny, 2013). Las montañas son áreas sensibles y vulnerables, frágiles a los efectos del cambio climático y a otros múltiples peligros que pueden verse incrementados o acelerados por este, como la degradación de los bosques (Palombo et ál., 2013); es decir, medios muy selectivos por las duras condiciones de vida y su posición marginal en términos de integración económica y toma de decisiones. Tanto la agricultura de montaña como la explotación de los pastos de altura han estado limitadas severamente por las condiciones climáticas del pasado; pero estos entornos también han aportado un recurso de primer orden para la población de los valles aledaños: el agua (Kohler et ál., 2010). Investigaciones previas han reconocido la pretérita y compleja historia de uso y gestión de las zonas de alta montaña europeas, en términos tanto de actividades socioeconómicas como de patrones de ocupación durante el Holoceno. La Sierra de Gredos constituye un laboratorio natural único para ensayar una socioecología de larga duración. La combinación de estudios paleoambientales, arqueológicos y genéticos, a distintas escalas temporales y geográficas, es una estrategia aún inexplorada, de gran potencial para entender el ritmo y el alcance de las perturbaciones de origen antrópico y/o climático sobre la evolución de los ecosistemas y de las prácticas culturales.

Los múltiples impactos antrópicos que pesan sobre los ecosistemas gredenses amenazan fuertemente su herencia biológica y evolutiva, única y singular; pues si bien es un reconocido punto caliente de biodiversidad, también constituye un *hotspot* en crecimiento demográfico, de ahí que el papel del ser humano resulte fundamental en los modos de gestión e impacto que determinen la dinámica de sus ecosistemas y la magnitud de los fenómenos de rarefacción o de extinción de las especies. Evidentemente, con la posibilidad ya manifiesta de un calentamiento global y un acentuado estrés hídrico en las próximas décadas, se necesita reforzar el conocimiento sobre estructura y funcionamiento histórico de los ecosistemas de alta montaña, especialmente de los pinares, y establecer unas bases teóricas sólidas para adoptar medidas que permitan anticiparse a futuros escenarios; más aún en una zona extremadamente sensible al cambio climático como es la Sierra de Gredos. Esta tiene un interés añadido, pues su vegetación se ha visto influenciada por la actividad antrópica desde hace seis mil años, comenzando con la introducción de la agricultura en los valles e incrementándose en los milenios posteriores con la ocupación humana progresiva de los ambientes de montaña (López Sáez et ál., 2014). La peculiar orografía de la zona centro peninsular, con dos submesetas rodeadas de sistemas montañosos, ha promovido estrategias pastoriles móviles centradas en los pastos altimontanos; de ahí que la Sierra de Gredos se considere una de las rutas principales de la trashumancia y transterminancia desde la Prehistoria reciente. La larga historia de ocupación y movimientos de ganado ha generado un paisaje cultural con grandes extensiones de pastos de altura y formaciones arbustivas (piornales, brezales), que complementan los recursos de las zonas más bajas. En este sentido, el fuego y la ganadería pueden considerarse como

los principales factores que han modelado el paisaje de las áreas de montaña en el suroeste de Europa y más particularmente en la Sierra de Gredos (López Sáez et ál., 2009a, 2009b, 2014).

En los últimos años se ha asistido a una mejora sin precedentes en la capacidad para interpretar la actual crisis ambiental, especialmente en la predicción del impacto que los cambios climáticos globales podrían tener sobre la distribución de las especies. Sin embargo, para definir correctamente dicho impacto resulta crítico entender la respuesta que tanto los ecosistemas naturales como las especies vegetales de la Sierra de Gredos ofrecieron a la rápida variabilidad climática cuaternaria (Adams et ál., 1999). Esta aproximación requiere una perspectiva temporal extensa, que puede lograrse a través de la incorporación de registros paleoecológicos, arqueológicos y documentales. Las fluctuaciones climáticas del Cuaternario han dejado una huella histórica y genética en la estructura de las poblaciones, que proporciona idea de la interacción entre el nicho ecológico y su sensibilidad a oscilaciones climáticas en relación con la predicción de futuros cambios. De la misma forma que no puede obviarse que la contribución de la paleoecología a la ecología moderna está siendo fundamental en la comprensión de algunos aspectos de la funcionalidad de los ecosistemas, debe considerarse que los restos biológicos presentes en los registros sedimentarios (turberas, yacimientos arqueológicos, etc.) son además la principal fuente de información que permite validar los modelos de comportamiento a largo plazo, fundamentalmente los relacionados con el clima.

Muy críticos para la vegetación han sido los últimos 2.6 Ma (periodo cuaternario), donde la alternancia de eventos fríos y áridos con otros cálidos y lluviosos provocaron significativas oscilaciones climáticas. El fenómeno más relevante vendría a ser que la mayor parte de dicho periodo estaría caracterizado por condiciones glaciares, extremadamente áridas y frías, donde las especies forestales de clima templado deberían su supervivencia a la existencia de reservorios en latitudes más meridionales como la península Ibérica y Baleares. Uno de los retos a los que nos enfrentamos es, pues, reproducir la dinámica paleoclimática que originó la distribución y biodiversidad de los ecosistemas (pinares) y especies objeto de estudio (pinos) a escala espacio-temporal de alta resolución, vinculando la información autoecológica contemporánea con el registro fósil. En este sentido, la distribución actual de los táxones se ha utilizado para caracterizar la singularidad de la flora y la vegetación, en el caso de especies de distribución muy restringida (o endémicas); objeto de gran interés por ser uno de los criterios esenciales para ser incluidas en listas rojas de especies amenazadas. Sin embargo, se desconocen muchos aspectos entre la distribución presente y pasada de las especies y su relación con la variabilidad climática, factores biogeográficos y condicionantes bióticos (competencia, sucesión, etc.), a escala milenaria y centenaria.

Para entender estos procesos resulta necesario establecer los patrones y el marco histórico en el que estos se desenvuelven, siendo requisito imprescindible conocer la evolución de los ecosistemas de alta montaña de la Sierra de Gredos y su distribución espacio-temporal. Un avance sustancial a la resolución de estas

cuestiones se logra mediante (i) una selección rigurosa de las zonas de muestreo paleoambiental, seleccionando archivos sedimentarios cercanos a núcleos hipotéticos de refugio glacial y ecotono bioclimático; (ii) formulación de un marco conceptual empírico riguroso según la naturaleza de los sedimentos con protocolos de experimentación tafonómica estandarizados; (iii) estudios a alta resolución cronológica y muestral; (iv) incorporación de estudios *multiproxy* (polen, carbones, semillas, microfósiles no polínicos, geoquímica); (v) utilización de distintos contextos sedimentarios (turberas, yacimientos arqueológicos); (vi) estudios de lluvia polínica actual que permitan establecer análogos modernos de la vegetación partiendo de conjuntos fósiles. Todos estos puntos se desarrollarán y explicarán convenientemente a lo largo de este libro.

Muchas de las cuestiones pueden solventarse mediante un plan de investigación centrado en el uso combinado de los datos extraídos de los archivos paleoambientales y modelos de simulación dinámicos, basados en la formulación matemática de procesos biológicos y abióticos. Entre ellos, cabe destacar los modelos de distribución de especies, que se han revelado como una valiosa herramienta en biología analítica. Están avanzando en el diseño de potentes métodos de análisis espaciales aplicables a la biogeografía y a la conservación de la biodiversidad. Estos relacionan empíricamente la presencia de una especie con un conjunto de variables ambientales predictoras (topográficas, climáticas, geológicas, etc.). El resultado es un modelo numérico expresado como un mapa digital, en el que los valores de las celdas representan la idoneidad del hábitat para la especie, o la probabilidad de presencia de la misma, según la aproximación utilizada. Los modelos de distribución, basados en la disponibilidad de hábitat idóneo para la especie, proporcionan datos para calcular la distancia ecológica que separa a núcleos que habitan parches de un hábitat fragmentado, como la mayoría de los pinares gredenses. En los últimos años se ha incrementado el número de técnicas predictivas y se están aplicando con éxito al análisis de hipótesis biogeográficas y ecológicas, o como soporte de planes de manejo de la biodiversidad y en proyectos de conservación; incluso para identificar localidades con alto riesgo de extinción –dato de enorme trascendencia en el caso de los pinares de Gredos–, evaluar el potencial efecto del cambio global sobre la distribución de las especies en ecosistemas altimontanos mediterráneos, facilitar información sobre potenciales corredores de dispersión, y para ubicar refugios cuaternarios de flora.

El estudio de los pinares de la Sierra de Gredos debe acometerse en términos de resiliencia del sistema global: del social y del natural; es decir, de la capacidad del socioecosistema o sistema socioecológico para absorber la perturbación e incorporarla a su funcionamiento y reorganizarse, conservando su misma función, estructura e identidad (Walker et ál., 2004; Wu, 2013). La explotación humana del paisaje conduce al rejuvenecimiento de los ecosistemas, pero si esta se intensifica incrementa su vulnerabilidad (Adger, 2006). Cuando la antropización u otro factor externo aumenta por encima de ciertos umbrales, los procesos estocásticos incrementan la posibilidad de desorganización del sistema y cualquier fluctuación imprevista (incendios, erosión, cambio climático) puede ser catastrófica para

el mismo (Duarte, 2006). La resiliencia es una extensión del concepto de sostenibilidad, que conjuga variabilidad ambiental y los procesos estocásticos que determinan la persistencia a largo plazo de sistemas complejos (Dresner, 2002), especialmente de aquellos mediatizados por el clima como son los socioecosistemas de montaña.

El concepto de resiliencia ecológica (resiliencia del ecosistema), en principio, fue definido como la habilidad de un sistema para absorber los cambios y las perturbaciones sin cambiar su estructura básica y funcionalidad, cambiando, llegado el caso, a un estado cualitativamente diferente (Holling, 1973). Esta aproximación sostenía que las perturbaciones ocurrían en el tiempo y el espacio, de modo que los ecosistemas eran capaces de responder de una manera suave y continuada a dichas tensiones (Vitousek et ál., 1997). De hecho, tal definición enfatiza sobre todo en conceptos tales como persistencia, cambio e imprevisibilidad, difiriendo sensiblemente de la idea de resiliencia de ingeniería basada en un solo estado de equilibrio u orden de un ecosistema, de su capacidad de resistencia a la alteración y su velocidad de regreso; es decir, un modelo que enfatiza en cambio conceptos contrarios como los de eficiencia, constancia y predictibilidad (Holling, 1996).

En las últimas décadas, las investigaciones sobre la resiliencia se han extendido desde los sistemas ecológicos a los sociales y económicos, emergiendo como paradigma el estudio de los socioecosistemas (Holling, 2001). Esta es la idea que se seguirá con los pinares de la Sierra de Gredos, incluyendo conceptos clave en la teoría de la resiliencia tales como estados alternativos estables de los ecosistemas, umbrales y puntos de inflexión, cambios de régimen y fases de transición, ciclos adaptativos y la jerarquía de estos, y transformabilidad (Wu, 2013).

Las investigaciones paleoambientales han demostrado que los cambios pueden ser abruptos, repentinos, desencadenando respuestas variadas que no siempre suponen el mantenimiento de la resiliencia. La paleoecología ha evidenciado que si las perturbaciones rebasan cierto umbral, el ecosistema deja de ser resiliente. Aceptando que los ecosistemas tienen equilibrios múltiples, que los cambios no son lineales, y que existen umbrales a partir de los cuales las transformaciones son muy rápidas, el concepto de resiliencia ha sido redefinido como la «magnitud de la alteración que puede ser absorbida por un sistema antes de que se mueva de un estado a otro», donde la estabilidad pasa a ser un concepto central. La resiliencia social se define como la capacidad de los grupos o comunidades para enfrentar tensiones externas e internas como resultado de cambios sociales, políticos o ambientales (Adger, 2000). Para que las sociedades sean resilientes se necesitaría: capacidad de amortiguar la alteración, autoorganización, aprendizaje y adaptación. No todos los sistemas sociales han sido resilientes, y en su capacidad de asimilar o no la perturbación se encontrará la explicación a muchos cambios socioculturales. Una aproximación coevolutiva, teniendo en cuenta ambos factores (ecosistema y ser humano), puede resultar válida para aproximarnos a la génesis y naturaleza de los paisajes culturales de la Sierra de Gredos; en particular, para entender y explicar la distribución actual de los pinares en estas montañas.

A lo largo de este trabajo nos centraremos en las cuatro especies de pino (*Pinus nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea* y *P. sylvestris*) que viven en la Sierra de Gredos en la provincia de Ávila. Dado que este macizo montañoso se extiende, hacia el oeste, por Cáceres (La Vera) y Salamanca (Sierra de Béjar), también tendremos en cuenta estos territorios en la historia biogeográfica de los pinares en estudio. De igual manera, las estribaciones más occidentales de la Sierra de Guadarrama (Sierra de Malagón) alcanzan el este de la provincia de Ávila, no lejos de su capital, por lo que también consideraremos estos espacios de montaña en nuestro estudio integral de los territorios abulenses.

Este trabajo es fruto de una beca de investigación de la Institución Gran Duque de Alba para el estudio de la «Resiliencia y vulnerabilidad de los pinares altimontanos de la Sierra de Gredos frente al cambio climático y la antropización. Pasado, presente y futuro». También se incluye dentro del Proyecto de Investigación HAR2013-43701-P (Plan Nacional de I+D+I, Ministerio de Economía y Competitividad) titulado «Dinámicas socio-ecológicas, resiliencia y vulnerabilidad en un paisaje de montaña: el Sistema Central (9000 cal. BC-1850 cal. AD)» cuyo investigador principal fue el primer autor de este libro.

2. MARCO GEOGRÁFICO, FÍSICO Y NATURAL

El Sistema Central es la unidad montañosa que recorre el centro de la península ibérica en dirección SO/NE a lo largo de más de 500 km, desde la Serra da Estrela en Portugal hasta su conexión con el Sistema Ibérico por el este, subdividiendo el territorio meseteño en dos unidades geomorfológicas bien diferenciadas, las Submeseta Norte y la Sur, que a su vez constituyen dos grandes cuencas o depresiones hidrográficas: la del Duero y Tajo respectivamente. El Sistema Central ocupa cerca del 80% de la superficie de la provincia de Ávila, cuya disposición del relieve está en función de las líneas de fractura (fallas) que han originado las sierras (*horst*) y las fosas (*graben*), siendo estas últimas aprovechadas por la red fluvial (Brandis y Troitiño, 1977; Acaso Deltell, 1983). Forma parte del Arco Hercínico, modelado posteriormente al reactivarse el relieve durante la Orogenia Alpina, dominando en él los materiales silíceos, aflorando rocas de tipo granítico y metamórfico como gneis, pizarras, esquistos o cuarcitas, aunque en el límite nororiental hay importantes recubrimientos sedimentarios periféricos de calizas, arenas, limos y margas.

De norte a sur, y de este a oeste, el Sistema Central se articula en una serie de alineaciones claramente individualizadas, cuya altitud disminuye de sur a norte, con una diferente evolución morfológica en relación a la pendiente, altitud y orientación (Delgado Sánchez, 1996). El clima ha sido el principal factor discriminante entre los diversos macizos que constituyen el Sistema Central, debido a lo cual –y a pesar de su homogeneidad geomorfológica– en cada sierra se han desarrollado rasgos peculiares que hasta cierto punto las individualizan y definen (Rivas Martínez et ál., 1987). De este a oeste, el Sistema Central se subdivide en los siguientes sistemas montañosos: Sierra de Pela y Macizo de Ayllón, Sierra de Guadarrama, sierras de Gredos, Sierra de Béjar-Candelario, Peña de Francia-Las Batuecas, Sierra de Gata, Serra da Malcata y Serra da Estrela.

La zona central de la provincia de Ávila, de oriente a occidente, está atravesada por la cadena montañosa del Sistema Central, desde las últimas estribaciones occidentales de la Sierra de Guadarrama al este hasta las primeras más orientales de la Sierra de Béjar al oeste. El grueso, que ocupa gran parte del territorio centro-sur de la provincia, corresponde al conjunto denominado genéricamente sierras de Gredos, las cuales conforman en realidad dos macizos diferenciados que la recorren de una forma más o menos paralela de este a oeste: se trata de la singularmente denominada como Sierra de Gredos y Las Parameras de Ávila. Las montañas abulenses tienen altitudes diferentes

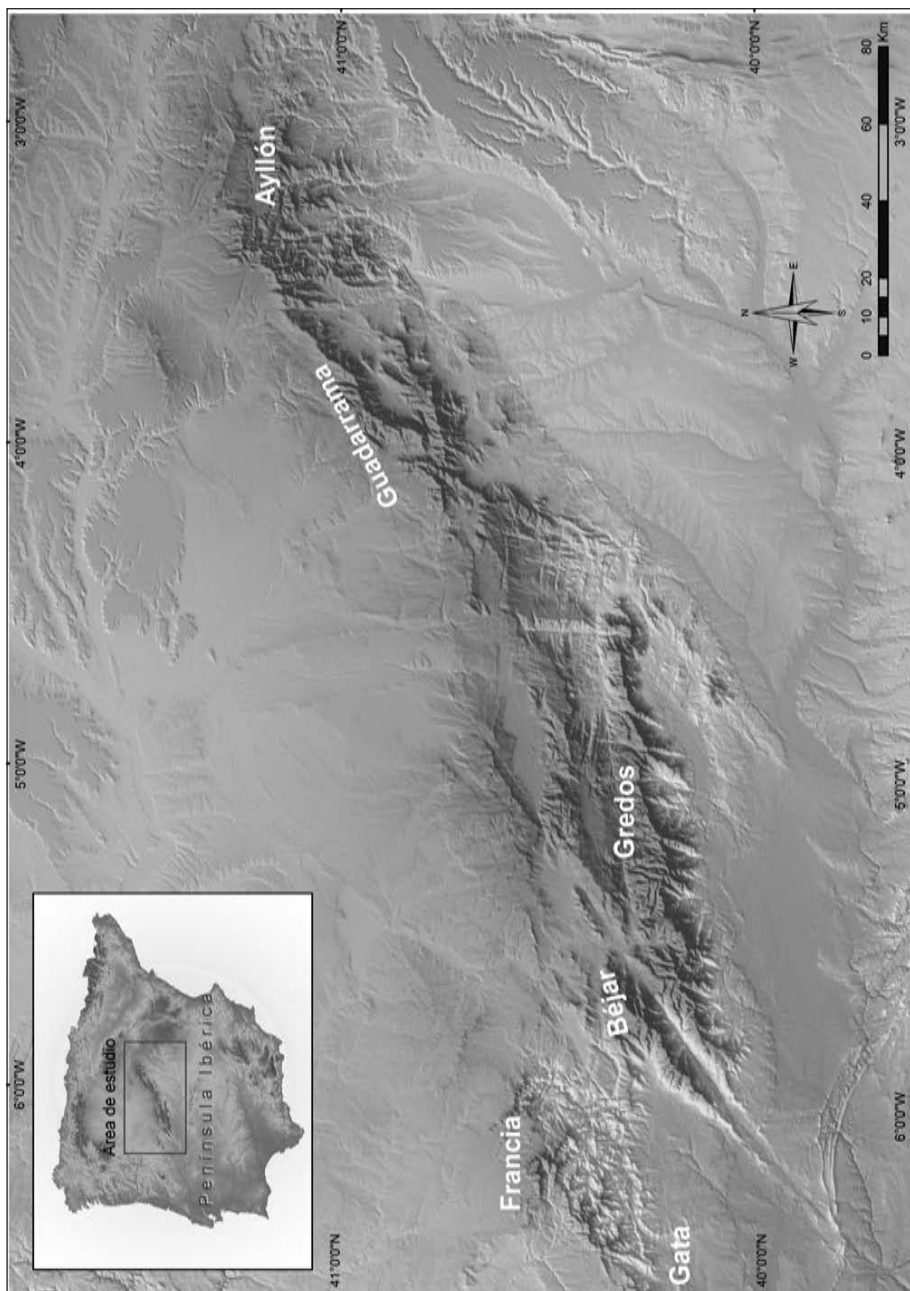


Fig. 1. Geografía del Sistema Central español.

y por ello características ecológicas diversas que han motivado su explotación antrópica desde la Prehistoria (López Sáez et ál., 2014). Todas ellas tienen en común su forma alargada y una orientación precisa en dirección ENE-OSO (Arenillas et ál., 1988).

Las sierras de Gredos tienen vocación ganadera, con abundancia de pastos de aprovechamiento temporal y escaso rendimiento agrícola (Rodríguez Rojo, 2003). Su extensión es de 819 km², con una altitud media de 1524 m (908-2592 m) y una pendiente media del 6% (1-11%). Desde un punto de vista litológico, dominan las rocas ácidas y en menor medida metamórficas. Los granitos son todos adamellíticos de dos micas y algunas granodioritas. Las metamórficas (< 5%) son gneises y esquistos porfiroblásticos y migmatitas; aparte de las escasas filonianas asociadas a algunas líneas de fractura. El clima es extremadamente frío, con nevadas abundantes; la temperatura media anual oscila entre 0-12°C, y la precipitación media anual de 600 a 1000 mm. La época de mayor precipitación va de noviembre a diciembre, y la menor de julio a agosto. Se trata de un clima mediterráneo-continental, dulcificado por la influencia oceánica que penetra desde el oeste. Lo más reseñable es la gran diferencia entre las precipitaciones de la vertiente norte (650-900 mm anuales) y las de la sur (hasta 1500 mm en el valle del Tiétar). El conjunto morfoestructural se compartimenta en (i) grandes bloques o macizos tectónicos (*horst*) delimitados por alineaciones de fallas E-W, N-S y NE-SO, que determinan el trazado orográfico de sus distintas sierras; y, (ii) fosas tectónicas (*graben*), con orientación preferente E-W, que en el sur constituyen el bloque marginal hundido y su piedemonte tanto del valle del Tiétar en Ávila como de La Vera en Cáceres; y al norte las fosas menores de los valles del Tormes y el Alberche entre otros. Las fosas tectónicas constituyen unidades deprimidas en relación a los relieves montañosos que las rodean, variando en la altitud de su fondo y en la anchura. A menudo están recubiertas por sedimentos de alteración de la roca madre o por sedimentarios terciarios o cuaternarios. Por su especial situación, al pie de las montañas, y su dirección a menudo paralela a los relieves montañosos, suelen ser áreas de concentración del drenaje y en ellas nacen y se desarrollan los principales ríos y gargantas de Ávila.

2.1. ZONAS DE MONTAÑA

2.1.1. Sierra de Guadarrama

La Sierra de Guadarrama encuentra el grueso de su macizo dentro de las provincias de Madrid y Segovia; sin embargo, a partir del puerto de los Leones se forma un pequeño núcleo montañoso alrededor de Cueva Valiente (1902 m) que constituyen los montes de Peguerinos y El Espinar, donde, ya dentro de la provincia de Ávila conforman la Sierra de Malagón, la cual constituye la estribación más occidental de esta sierra en territorio abulense, donde en realidad tiene poco territorio. Este mismo cordal, desde un punto de vista geológico, es el que origina hacia el oeste, siempre en Ávila, Las Parameras.

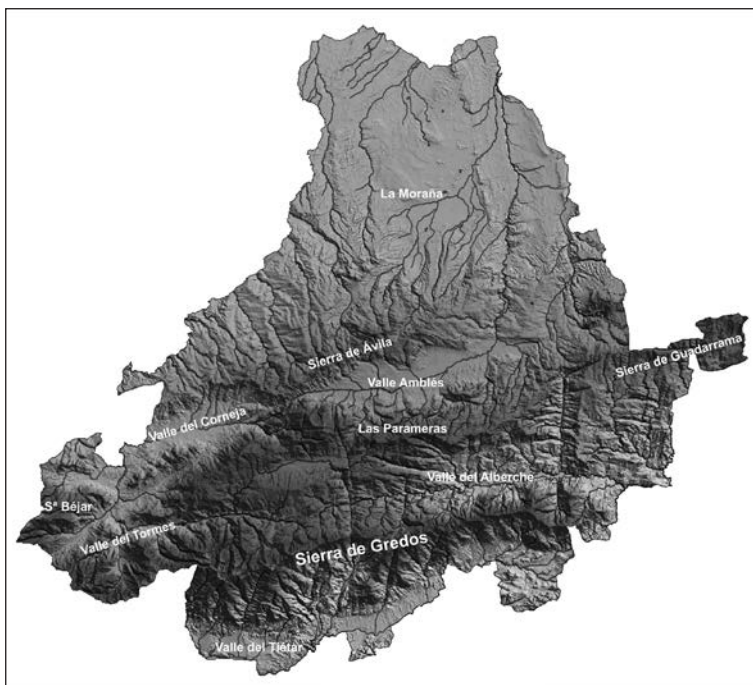


Fig. 2. Marco geográfico de las montañas y valles de la provincia de Ávila.

El relieve de la Sierra de Malagón es escaso y solo la parte más suroccidental cuenta con un relieve suavemente inclinado hacia el OSO, que finaliza en las depresiones tectónicas de Pinares Llanos, Navas del Marqués y La Cañada. Litológicamente la caracterizan granitos y gneises.

2.1.2. Sierra de Gredos

La Sierra de Gredos es una gran mole granítica que forma parte del Sistema Central español y constituye la alineación más meridional de las sierras de Gredos, y la de mayor altitud, pues no en vano alberga el Pico Almanzor (2592 m), la mayor altura de todo el Sistema Central. Se extiende a lo largo de más de 140 km, en un espacio comprendido entre el cerro de Guisando al este (en la frontera con la provincia de Madrid) y el corredor de Béjar al oeste limitando con Salamanca. Longitudinalmente, la Sierra de Gredos aparece delimitada al sur por la fosa del Tiétar, al norte por las fosas del Tormes y el Alberche, al oeste por la fosa del Aravalle que la separa de la Sierra de Béjar, y al este por la fosa transversal del Alberche que sirve de frontera con la Sierra de Guadarrama. Cerrando el valle del Tiétar, por el sur, debe destacarse también el *horst* de la Sierra de San Vicente, en gran parte en la provincia de Toledo.

Su origen geológico se remonta 350-300 Ma, durante la Orogenia Hercínica. Conserva muestras manifiestas del glacialismo que se experimentó entre 100 y 12 mil años en las cabeceras de diversas gargantas y, sobre todo, en sus circos, donde se alojan lagunas permanentes abastecidas por el deshielo (Palacios et ál., 2011, 2012). La progresiva retirada glacial (deglaciación), según dataciones por Cl^{36} obtenidas por los autores anteriores, comenzó hace 17-16 mil años y terminó hará 10 mil años. En la Sierra de Gredos se han descrito más de 40 aparatos glaciares de variado tamaño y configuración de valle, de circo y de ladera, con espesores de hielo de 80 a 250 m, circos situados en torno a 1800 m y lenguas cuyos recorridos alcanzan en ocasiones unos 6 km de longitud (Arenillas et ál., 1988; Delgado Sánchez, 1996). Es, sin lugar a dudas, el conjunto de modelado glaciar mejor conservado del sur de Europa.

La Sierra de Gredos presenta una gran disimetría entre sus dos vertientes debida a la gran diferencia de desnivel existente entre las fosas que la limitan, la del Tiétar a 300-500 m y la del Tormes-Alberche entre 1000-1300 m; y a su orientación. Esta provoca que la vertiente meridional, el valle del Tiétar, aparezca afectada por una intensa acción erosiva de marcado carácter torrencial, con arroyos y gargantas que descienden encajados favorecidos por el fuerte desnivel existente entre las cumbres y el valle (López Sáez, 1991, 1993a). Es precisamente en el fondo de valle donde transcurre el río Tiétar, en su mayor parte siempre encajado, salvo en el sector central donde da lugar a terrazas. En cambio, la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos ha sufrido una evolución morfológica diferente debido a su orientación y menor desnivel, con lo que su topografía es más suave y los fenómenos erosivos acaecidos son fundamentalmente de naturaleza glaciar, remodelando formas preexistentes. Tanto el Tormes, al noroeste, como el Alberche, al noreste, han aprovechado la fosa que limita a septentrión esta sierra y aparecen encajonados en los materiales paleozoicos sin presentar valles de fondo plano, de ahí que no den lugar a una unidad independiente pues la Sierra de Gredos y Las Parameras llegan prácticamente hasta el propio río (Brandis y Troitiño, 1977).

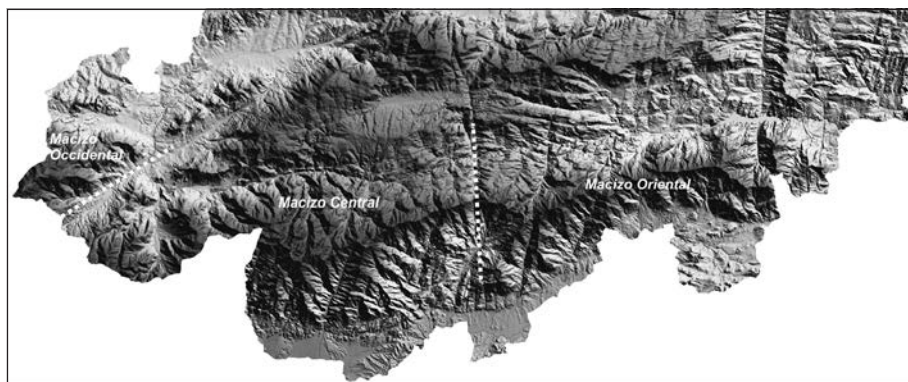


Fig. 3. Sectorización geográfica de la Sierra de Gredos en la provincia de Ávila.

Aún siendo predominantemente una cadena montañosa cuya superficie mayoritaria se localiza en la provincia de Ávila (3500 km²), también una pequeña parte de este macizo montañoso se encuadra, en su zona occidental, en la provincia de Cáceres (La Vera). Se trata, en sí, de un enclave de inusitada y extraordinaria belleza y riqueza, tanto faunística como florística, que actualmente forma parte de la Red de Espacios Naturales de Castilla y León con la figura de Parque Regional.

Desde un punto de vista geográfico, la Sierra de Gredos se divide en tres macizos: i) el oriental hasta la falla del puerto del Pico; ii) el central hasta la falla de Plasencia (puerto de Tornavacas y valles del Jerte y Aravalle); iii) el occidental, conocido como Sierra de Béjar o Candelario (Sanz Donaire, 1979; Enríquez de Salamanca, 1985), que se continua en las provincias de Cáceres y Salamanca.

El Macizo Oriental, con casi 60 km de longitud, se extiende entre el cerro de Guisando (1303 m) al este –en cuya base se encuentran los afamados Toros de Guisando de cronología prerromana– y el puerto del Pico al oeste. Por el norte queda enmarcado por la fosa del Alberche medio, y al sur se extiende la vega oriental del río Tiétar. Las cotas altitudinales de este macizo son sensiblemente inferiores a las del Macizo Central, siendo el Cabezo de Mijares (2188 m) su pico culminante. Al igual que ocurre en toda la Sierra de Gredos, la vertiente norte del Macizo Oriental presenta pendientes menos acusadas que la vertiente sur, aunque la disimetría en este caso no es tan manifiesta como en los otros dos macizos. Son de reseñar en este sector los puertos de Casillas, Navaluenga, Mijares, Lagarejo y Serranillos, entre otros, que han sido vías de comunicación, más o menos continuadas, entre los pueblos situados a ambas vertientes de la zona oriental de la Sierra de Gredos, en particular entre los valles del Alberche e Iruelas al norte y el del Tiétar al sur. La litología es mayoritariamente granítica y la tectónica muy compleja, con numerosas fallas transversales que han dado lugar a los mencionados puertos. La morfología dominante es la periglaciaria, especialmente en la ladera norte. De este a oeste, este macizo se individualiza en distintas unidades: cerro de Guisando (1303 m), cerro de Casillas o Alto del Mirlo (1736 m), Sierra del Valle (Lanchamala 2003 m, Lanchalisa 1984 m, Escusa 1959 m, Gamonosa 1924 m,



Fig. 4. Cerro de Guisando en el extremo oriental de Gredos.



Fig. 5. El Toro y sus 2024 m de altitud vistos desde el sur.

Mojón Cimero 1914 m), Sierra del Artuñero (Cerro Peluca 2053 m), Sierra de la Centenera, Sierra del Cabezo (Cabezo de Mijares), Sierra de Cabeza Aguda (1842 m), La Abantera (1524 m) y Sierra del Colmenar o Villarejo (Toro 2024 m).

El Macizo Central constituye la zona más imponente y de mayor altitud de toda la Sierra de Gredos, extendiéndose a lo largo de unos 50 km entre el puerto del Pico al este y el de Tornavacas (1277 m) y la Sierra del Barco al oeste. También se le conoce como Alto Gredos, por constituir el espinazo o corazón de piedra de la unidad montañosa del Sistema Central (Cuerda, 1993). El pico Almanzor, con 2592 m, encuentra aquí no solo la mayor altitud de la Sierra de Gredos sino también de todo el Sistema Central, seguido por La Galana con 2568 m. Al norte, el Macizo Central queda encuadrado por la cuenca del río Tormes, y al sur encontramos siempre el valle del río Tiétar.

El Macizo Central de Gredos se caracteriza, igualmente, por albergar numerosas gargantas de origen glaciar, algunas de ellas configuradas en profundas cubetas donde aún persisten lagunas y grandes pozas. En la base del pico Almanzor, en su cara norte, y franqueada por el semicírculo formado por las cumbres del Morezón, los Tres Hermanitos, el Casquerazo y Risco Moreno, se encuentra la Laguna Grande de Gredos, sin duda el enclave más conocido. Cercanas a ella se encuentra el conjunto denominado Cinco Lagunas, alimentadas por la garganta del Pinar; mientras que al oeste se localizan otras tres lagunas en la Sierra de la Nava: las lagunas de los Caballeros, de la Nava y del Barco, todas ellas en la vertiente norte de Gredos. En la vertiente sur o valle del Tiétar no existe ninguna laguna natural. La morfología glaciar, de origen cuaternario, seguida de procesos periglaciares posteriores, es el elemento morfoclimático que mejor caracteriza este espacio de alta montaña, con aparatos glaciares de gran dimensión y longitud orientados casi siempre al norte (Martínez de Pisón y Muñoz Jiménez, 1972; Acaso Deltell y Ruiz Zapata, 1985; Arenillas et ál., 1988). El glaciario en la cara sur es algo más testimonial, va de más a menos de oeste a este, representado por

los altos valles en La Vera cacereña (hasta 2 km) o hacia el este por el Espaldar de los Galayos (1.5 km) (Marcos y Palacios, 1995).

El Macizo Central de Gredos sube desde el puerto del Pico (1395 m) hasta alcanzar al oeste las cumbres de La Mira (2343 m), en un tramo donde abundan puertos de montaña de altitud que también fueron utilizados por los ganados en el pasado (puertos del Arenal, la Cabrilla y el Peón) en la Sierra del Arenal. Desde aquí la línea de cumbres sigue hasta el puerto de Candeleda (2018 m) y algo más al oeste alcanza las mayores alturas en las cumbres que rodean el circo de Gredos y sus citadas lagunas (Almanzor, La Galana). Continúa luego en Sierra Llana (El Asperón 2214 m, El Butraco 2191 m, El Mojón 2138 m, Loma de las Batallas 2252 m, Loma de las Becedillas 2250 m, Casquero de Peones 2271 m, Casquero de Pelillos 2254 m), Sierra del Barco (2274 m), Sierra de la Nava (Covacha 2399 m), para finalizar en la Sierra de Tormantos que llega hasta el puerto de Tornavacas ya en la provincia de Cáceres.

El roquedo del Alto Gredos está constituido por granitos biotípicos de grano medio, a veces porfiroide. En razón de su especial resistencia y su alto grado de diaclasamiento o fracturación, son frecuentes los cuchillares o galayares, zonas escarpadas de puro roquedo en vertical, como los del área próxima al Almanzor o La Mira. A diferencia del Macizo Oriental, la zona central de la Sierra de Gredos se caracteriza por una disimetría muy acusada entre sus dos vertientes. Mientras que la cara septentrional tiene pendientes suaves (que de hecho han favorecido una ocupación humana continuada desde la Prehistoria), la cara meridional ofrece pendientes muy acusadas, con accidentes topográficos notables. Ello da lugar a que el valle del Tiétar, en esa cara sur, a poco más de 500 m de altitud media, resulte una tierra de gran fertilidad agrícola, de clima benigno, gracias al abrigo facilitado por la sierra y a las influencias oceánicas que provienen del oeste



Fig. 6. Puerto del Pico.

(López Sáez, 1991, 1995a). El valle del Tormes, al norte, en cambio, a unos 1000 m de altitud media, cuenta con tierras menos fértiles y, sobre todo, con un clima bastante riguroso y frío incluso en verano.

El Macizo Occidental resulta mucho menos extenso que los otros dos y discurre básicamente por tierras salmantinas, desde el puerto de Tornavacas al este hasta el denominado Corredor de Béjar al oeste, comprendiendo las sierras del Tremedal, Béjar, Candelario o del Trampal, la Alberca y Hervás (Tras la Sierra). De hecho, este sector del macizo es conocido mayormente como Sierra de Béjar y para algunos autores no forma parte del conjunto de la Sierra de Gredos. La mayor cota de este macizo se encuentra en la Ceja (2425 m), seguido del Calvitero (2401 m) y El Torreón (2347 m). Presenta un panorama muy complicado de entramado de cumbreres y divisorias de aguas que vierten hacia los cuatro puntos cardinales. Cuenta con focos glaciares orientados hacia el este, de unos 7-8 km de longitud, mayores que los orientados al oeste que no sobrepasan los 4 km (Arenillas et ál., 1988), así como con lagunas de origen glaciar como las del Trampal, el Duque o la Solana.

2.1.3. Las Parameras

Las Parameras de Ávila constituyen la alineación septentrional de las sierras de Gredos, quedando delimitadas al sur por la fosa Tormes-Alberche y al norte por la fosa del Adaja o Valle Amblés. Geográficamente se extienden desde el contacto que se establece al este con la Sierra de Guadarrama hasta el codo que describe el Tormes a la altura de El Barco de Ávila por el oeste. El conjunto de Las Parameras engloba fallas transversales que individualizan distintos bloques dentro del panorama genérico de esta alineación montañosa, que a su vez han sufrido una evolución morfológica singular de acuerdo a su orientación y altitud propias. Se trata de un conjunto montañoso paralelo, en gran medida, a la gran barrera de la Sierra de Gredos, aunque de menor altitud y masividad (Arenillas et ál., 1988), pero como en esta la altitud aumenta de este a oeste. Gracias a su particular evolución morfoestructural, estas montañas constituyen la divisoria de aguas entre las cuencas del Duero y del Tajo, pues el Alberche, que es afluente del Tajo, discurre al norte de la Sierra de Gredos.

De este a oeste, en el conjunto de Las Parameras de Ávila se individualizan los siguientes bloques montañosos: Cuerda de los Polvisos (1428 m), Sierra de la Paramera (Pico Zapatero 2146 m, La Joya 2137 m, Los Cimarrales 1935 m, Majalespino 1913 m), Sierra de los Baldíos, Sierra de Yemas, La Serrota (Serrota 2294 m), Sierra de Villafranca o Piedrahíta (cerro de Moros 2059 m) y Sierra de los Castillejos. La evolución morfológica ha diferenciado claramente ambas vertientes de Las Parameras, especialmente en su sector oriental, donde la erosión remontante del río Alberche es manifiesta, dando lugar a paisajes agrestes de pendiente contrastada, mientras que en la vertiente septentrional el descenso de nivel es más suave hacia el Adaja.

Aunque con menor importancia que en la Sierra de Gredos, en La Serrota también se ha reconocido el desarrollo de fenómenos glaciares (Hernández Pacheco,

1934; Arenillas y Martínez de Pisón, 1976). Las fracturas más frecuentes en Las Parameras son las paralelas a la dirección de la alineación Serrota-Pico Zapatero, ONO-ESE, que se unen a las NE-SO del borde más oriental que controlan la dirección de la Sierra de Villafranca. También tienen interés las fracturas de componentes N y NNE, responsables de la apertura del puerto de Menga (1566 m) que separa la Sierra de la Paramera de La Serrota (Arenillas et ál., 1988).

2.1.4. Sierra de Ávila

La Sierra de Ávila se sitúa al norte Las Parameras, quedando separada de estas por la fosa del Adaja (Valle Amblés), constituyendo el eslabón más septentrional y el de menor altitud del Sistema Central en la provincia de Ávila. Se trata de una sierra de culminaciones planas, en la que incluso se detecta la existencia de lagunas endorreicas como la de Taeña. La morfología que caracteriza esta sierra es la propia de una montaña de elevación media, con pendientes variadas y cumbres estrechas en las que abundan berrocales de grandes bolos dispersos (Herrero Matías, 1996).

De este a oeste, esta sierra se subdivide en tres bloques claramente diferenciados: la Sierra de Ojos Albos (1657 m), que constituye un *horst* satélite que marca el límite oriental; la propiamente dicha Sierra de Ávila, con las mayores altitudes del macizo que culminan en el cerro de Gorría (1727 m); y la Sierra de Villanueva (1635 m), que desde la cota anterior va descendiendo hasta enlazar con la penillanura abulense y salmantina. Hacia el norte, la Sierra de Ávila entra en contacto con la cuenca sedimentaria del Duero mediante un glacis suavemente inclinado (Brandis y Troitiño, 1977). Entre sus sierras es de destacar la de Ojos Albos, por su litología de pizarras, esquistos y cuarcitas; por su reseñable morfología de plegamientos y fracturas que han conducido a un relieve suave en las laderas y más accidentado hacia las cotas elevadas.

2.2. LOS VALLES

2.2.1. Valle Amblés

El Valle Amblés comprende una extensa nava de 750 km², de unos 45 km de longitud por 15 km de anchura, que se extiende a lo largo del valle alto y medio de río Adaja, siendo su núcleo urbano más importante la capital provincial, Ávila de los Caballeros, su altitud mínima 1060 m, y su cumbre más alta alcanza los 2292 m en el Pico de la Serrota (Gutiérrez et ál., 1994). Se trata de un valle amplio, situado por lo general por encima de los 1000 m, que ocupa la vertiente meridional de la Sierra de Ávila (incluyendo la de Villanueva) y las septentrionales de La Serrota y Las Parameras, sumando en su conjunto las tierras llanas que se extienden desde el puerto de Villatoro, al oeste, hasta la capital Ávila. Aunque bien delimitado al norte y sur por las dos cadenas montañosas citadas, hacia el noreste y este la frontera

con el piedemonte septentrional abulense se establece en base a la cuenca de recepción de los diversos arroyos que fluyen al Adaja. Mientras que las cumbres que lo circundan (Las Parameras, Sierra de Ávila) están formadas por grandes bloques graníticos, la zona propia de valle está constituida por suelos arenosos e, incluso, por intrusiones puntuales de áreas cementadas arcósicas, las cuales dan lugar en las zonas más llanas a suelos con elevada salinidad y una vegetación peculiar, como ocurre en Niharra y Salobral (Fuentes y Ladero, 1978).

Realmente, el elemento que configura toda esta comarca es el río Adaja, que nace a septentrión de La Serrota en el puerto de Villatoro, recorre el Valle Amblés y pasa por la capital, donde gira bruscamente hacia el norte para dirigirse a la Moraña en su búsqueda del Duero, donde afluye.

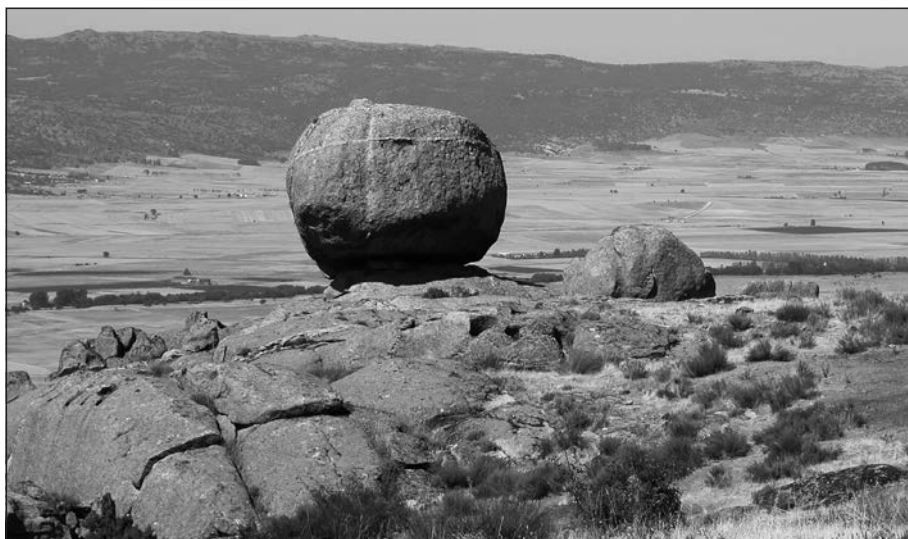


Fig. 7. El Valle Amblés y la Sierra de Ávila desde Las Parameras.

2.2.2. Valle del Corneja

En torno al municipio de Piedrahíta se extiende el valle del Corneja, río que nace en la confluencia de aguas procedentes del sur de La Serrota y el norte de la Sierra de Villafranca, y que recorre a lo largo de 40 km las tierras situadas al norte de Piedrahíta hasta desembocar en el Tormes justo en la frontera con la provincia de Salamanca. Geográficamente, el valle del Corneja se extiende desde el puerto de Villatoro –que le sirve de frontera con el Valle Amblés– hasta el municipio de La Horcajada en el límite provincial con Salamanca al oeste. Al norte limita con las penillanuras del piedemonte septentrional abulense y las estribaciones más meridionales de la Sierra de Ávila y Villanueva; al este con La Serrota, y las sierras de Villafranca, Piedrahíta y los Castillejos; y al sur con la zona de influencia de El Barco de Ávila y el valle del Tormes.

Se trata de una tierra eminentemente ganadera (vacuno), con amplios pastizales en las zonas más onduladas, de vocación frutícola, donde se cultiva el cereal de secano en las zonas más llanas, y donde aún persisten buenos ejemplos del encinar climácico. El valle del Corneja, además, se sitúa en una región estratégica para los movimientos ganaderos, ya que a través del puerto de Villatoro (entre la Sierra de Villanueva y La Serrota) contacta con el Valle Amblés al este; a través del puerto de Chía (entre La Serrota y la Sierra de Villafranca) transcurre la vía que une este valle con el valle alto del Alberche; y a través de los puertos de la Peña Negra (Sierra de Piedrahíta) y La Lastra (Sierra de los Castillejos) lo hace con el valle del Tormes.

La altitud media es relativamente elevada de 1101 m (989-2294 m). La pendiente media también, en torno al 7%, con una pendiente máxima del 14% y una mínima del 1%. El clima se caracteriza por lo extremado de sus inviernos y sus cortos periodos estivales. La temperatura media anual oscila entre 0 y 12.5°C, con una precipitación media anual en torno a 600-1000 mm, siendo los meses de mayor precipitación noviembre y diciembre, y los de menor julio y agosto. Desde un punto de vista litológico abundan rocas ácidas (granito adamellítico de dos micas) y metamórficas (esquistos cristalinos indiferenciados), así como elementos cuaternarios indiferenciados.

2.2.3. Valle del Tormes y Aravalle

El valle del Tormes se extiende al sur del valle del Corneja y en torno al municipio principal de El Barco de Ávila. Al igual que el valle vecino del Corneja se trata de una comarca eminentemente ganadera (vacuno), aunque a nivel de su agricultura predominan los cultivos de patata y judía, así como los frutícolas y hortícolas de regadío. El río Tormes nace en la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos (puerto de la Cabrilla), y en su valle alto transcurre a través de una zona de poca extensión (no más de 4 km de anchura en San Bartolomé de Tormes), semiencajonado entre la Sierra de Gredos al sur y la de los Castillejos al norte. A partir de Bohoyo el valle se extiende, alcanzando su plenitud en El Barco de Ávila, donde el río Tormes gira bruscamente hacia el norte para buscar la provincia de Salamanca. A nivel geográfico, los límites de este valle son bastante claros: al norte, queda separado del valle del Corneja por la línea divisoria de aguas; al este y sur, los límites del valle corresponden a las tierras bajas delimitadas por la Sierra de Gredos y las estribaciones occidentales de Las Parameras; al oeste, comparte valle con los territorios fronterizos de la provincia de Salamanca en la zona noroccidental, mientras que al suroeste queda delimitado por las estribaciones montañosas de la Sierra de Béjar, donde esta fosa tectónica se une a otra, la del Aravalle, que con dirección NE nace en el puerto de Tornavacas para acabar en El Barco de Ávila.

Al igual que el valle del Corneja, el del Tormes tiene una situación estratégica desde un punto de vista económico, pues entra en contacto directo con las tierras llanas salmantinas y con las estribaciones montañosas de la Sierra de Béjar: por el puerto de Tornavacas, al suroeste, se establece la vía de paso hacia el cacereño

valle del Jerte; contacta con el valle del Corneja a través de los puertos de La Lastra y la Peña Negra en su zona septentrional; mientras que al sur está en permanente contacto con los pastizales de las zonas de alta montaña y con el valle del Tiétar a partir de diversos caminos ganaderos poco evidentes que atraviesan la sierra. Aravalle y valle del Tormes forman una región natural homogénea, compartiendo con el vecino valle del Corneja una altitud media elevada (1101 m) y una pendiente media alta, en torno al 7%, con una pendiente máxima del 14% y una mínima del 1%. Su clima es del todo comparable a la zona del Corneja, caracterizándose por igual por lo extremado de sus inviernos y sus cortos periodos estivales. La temperatura media anual oscila también entre 0 y 12.5°C, con una precipitación media anual en torno a 780 mm (600-1000 mm), siendo los meses de mayor precipitación noviembre y diciembre, y los de menor julio y agosto. En esta comarca dominan las rocas ácidas (granito de dos micas) y metamórficas (esquistos cristalinos), así como otros elementos cuaternarios indiferenciados.

2.2.4. Valle del Alberche

El valle del Alberche, cuyo nombre lo recibe del río del mismo nombre que nace en la vertiente meridional de la Sierra de Villafranca, conforma en su curso alto un valle estrecho (una fosa tectónica situada a gran altitud rellena de materiales sedimentarios terciarios), que se extiende al sur de la Sierra de la Paramera y la Cuerda de los Polvisos y al norte de la de Gredos. En este curso alto el río sigue el trascurso de las fallas que han originado su hundimiento, un fondo plano con problemas de drenaje, lo que genera fenómenos de encharcamiento, la formación de depósitos higroturbosos y meandros, como ocurre a la altura de San Martín de la Vega del Alberche. A partir de Garganta del Villar el río Alberche gira 90° al sur, transcurriendo unos pocos kilómetros en este sentido hasta chocar con la Sierra del Colmenar, para girar bruscamente en ángulo recto hacia el este y alcanzar Burgohondo. Hacia Navalunga el valle se abre, recogiendo sus aguas en el embalse del Burgillo en la fosa del Tiemblo, antes de entrar en la provincia de Madrid en el pantano de San Juan. Este tramo medio del Alberche se caracteriza por un conjunto de fosas con escalones tectónicos y peculiares relieves internos, de orientación ENE (Arenillas et ál., 1988). Desde un punto de vista agrícola, una de sus principales riquezas es la explotación vitivinícola, junto a cultivos frutales (melocotones) y horticolas, así como la ganadería en régimen semiextensivo.

Se trata de una zona atractiva gracias a su particular naturaleza y monumentalidad, con una altitud media de 1008 m (698-1664 m) y una pendiente media del 4%. El clima es relativamente suave y no demasiado contrastado, con pluviosidad escasa. La temperatura media anual es del orden de 10-15°C, y la precipitación media anual oscila entre 400-800 mm, siendo noviembre y diciembre los meses más lluviosos, y julio y agosto los menos. El número de días con temperaturas inferiores a 0°C se reduce a 40-90 por año. Desde un punto de vista litológico dominan las rocas ácidas (granito de dos micas) y metamórficas (gneises, esquistos cristalinos y micáceos).

2.2.5. Comarca de Pinares

La comarca conocida como de Pinares se sitúa al noreste del valle del Alberche y conforma la cuenca de recepción de los arroyos que vierten al río Becedas, su principal vía fluvial, por ende afluente del río Cofio, quien a su vez fluye en el Alberche en la unión de aguas del pantano de San Juan. Se trata de una comarca delimitada por las cumbres de la Sierra de Malagón al norte, la Cuerda de los Polvisos al noroeste, y las estribaciones orientales de la Sierra de Gredos al sur; un espacio accidentado, de altitudes que no suelen superar los 1100 m, surcado por gargantas tributarias del Alberche que alcanzan bastante longitud y que describen acusados meandros.

Como su comarca vecina, el valle del Alberche, se trata de una zona con un atractivo natural muy alto, donde la altitud media es del orden de los 1000 m y la pendiente media no demasiado alta (4%). Su clima es suave, sin fuertes contrastes, y la pluviosidad escasa. La temperatura media anual es del orden de 10-15°C, y la precipitación media anual oscila entre 400-800 mm, siendo noviembre y diciembre los meses más lluviosos, y julio y agosto los menos. El número de días con temperaturas inferiores a 0°C se reduce a 40-90 por año. Desde un punto de vista geológico dominan las rocas ácidas (granito de dos micas) y metamórficas (gneises, esquistos cristalinos y micáceos). Desde un punto de vista agrícola, la principal riqueza de esta comarca es la explotación vitivinícola, gozando también de abundantes explotaciones forestales (madera, piñas, piñones).

2.2.6. Valle del Tiétar

La zona más meridional de la provincia de Ávila la conforma el valle del Tiétar, la fosa tectónica de mayor dimensión de todo el Sistema Central, que se extiende a lo largo de 1159 km² desde el Alto del Mirlo y Puerto Real al este en la frontera con Madrid, hasta la garganta de Alardos al oeste que sirve de frontera natural con Cáceres. Al norte, el valle queda delimitado por las estribaciones meridionales de la Sierra de Gredos y al sur por el curso del río Tiétar, el cual a lo largo de sus poco más de 100 km de recorrido abulense sirve de límite fronterizo natural con Toledo, constituyendo un valle relativamente ancho (15 km) y rico desde un punto de vista agrícola y forestal.

La comarca más meridional de la provincia de Ávila es la que presenta una altitud media más baja, del orden de 735 m (354-2188 m), aunque su intervalo de pendientes alcanza los valores más elevados de toda la provincia con un máximo de hasta un 22% y un mínimo del 1%, para una pendiente media en torno al 8%. El clima del valle del Tiétar es suave y cálido, gracias a la protección que representan las estribaciones montañosas de la Sierra de Gredos al norte, con una temperatura media de 10-15°C. El número de días con temperaturas inferiores a 0°C se reduce sensiblemente al intervalo de 40-60 días. Las precipitaciones son abundantes, sobre todo en noviembre y diciembre, siendo los meses de julio y agosto los más escasos. Una precipitación media de

800-1200 mm y la suavidad climática convierten a esta comarca en una zona altamente productiva desde un punto de vista agrícola y forestal, siendo abundantes los regadíos y frutales en la zona propia de valle, y los viñedos y olivares en las terrazas del piedemonte. La gran masa forestal de esta comarca, además, le otorga una alta riqueza ganadera.



Fig. 8. Dehesa de encinas en el valle del Tiétar.

Los materiales litológicos dominantes son básicamente las rocas ácidas (granito adamellítico de dos micas) y en menor medida las metamórficas (esquistos cristalinos indiferenciados), con presencia residual de materiales cuaternarios indiferenciados en el fondo de valle, así como de materiales calizos cámbricos (cuevas kársticas del Águila, Ramacastañas-Arenas de San Pedro).

Aunque la vertiente meridional de Gredos ha tenido un interés residual en cuanto a estudios geomorfológicos se refiere (Acaso Deltell, 1991), debemos citar que en la cabecera de algunas de las gargantas que vierten al río Tiétar, como en el caso de la garganta Blanca, se detectan fenómenos de glaciario desarrollados desde el Pleistoceno (Marcos y Palacios, 1995).

Hacia el sur, el valle del Tiétar está delimitado también por sierras de baja altitud, con dirección general NE, destacando las de Sierra de San Vicente (1373 m) en Toledo; la Sierra de la Higuera, Hombre Bueno (1028 m) y la peña de Cenicientos (1253 m, Lancharrasa 1207 m) en Madrid. Este conjunto de sierras pueden considerarse *horst* satélites de la Sierra de Gredos hacia el sur.

2.3. VEGETACIÓN Y BIOGEOGRAFÍA

La diversidad climática de las sierras de Gredos ha motivado una gran riqueza florística en su conjunto, con una flora vascular de más de 1400 especies, de las cuales 200 son endémicas de la península ibérica y doce de estas montañas (Luceño y Vargas, 1991). No obstante, la riqueza en endemismos de Gredos es más baja de lo esperado, lo cual puede explicarse por los grandes periodos fríos del Cuaternario que fueron los responsables de la extinción de numerosas especies (Vargas y García, 2008). De momento no se conoce ningún catálogo florístico detallado de la Sierra de Gredos, aunque sí se han realizado estudios florísticos y de vegetación extensos tanto en el Macizo Oriental (Sánchez Mata, 1989) como en el Occidental (Sardinero, 2004).

Las doce especies de flora endémicas de la Sierra de Gredos son: *Androsace vitaliana* subsp. *aurelii*, *Antirrhinum grosii*, *Armeria bigerrensis* subsp. *bigerrensis*, *Astragalus devesae*, *Centaurea avilae*, *Dianthus gredensis*, *Echinopartum barnadesii* subsp. *barnadesii*, *Pseudomisopates rivas-martinezii*, *Santolina oblongifolia*, *Saxifraga pentadactylis* subsp. *almanzorii*, *Sedum lagascae* y *Teucrium oxylepis* subsp. *gredense* (Vargas y García, 2008).

Observando el espectro florístico de la Sierra de Gredos, llama poderosamente la atención que los elementos eurosiberianos y mediterráneos estén prácticamente igualados. Los elementos endémicos, como se dijo, son importantes pues representan hasta un 15% de las plantas gredenses, aunque solo un 1% lo es estrictamente de estas montañas y el 14% restante son endemismos peninsulares.

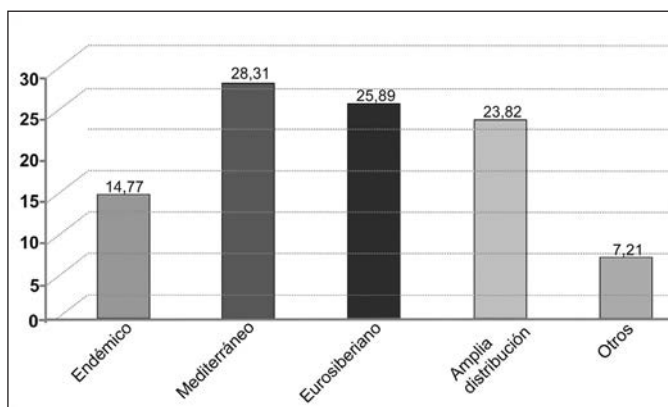


Fig. 9. Espectro florístico de la Sierra de Gredos.

Desde un punto de vista biogeográfico (Rivas Martínez et ál., 1987, 2002; Rivas Martínez 1987, 2007), las sierras de Gredos están incluidas en el Reino Holártico, Región Mediterránea, Subregión Mediterránea Occidental, Provincia Mediterránea Ibérica Occidental. Esta última, en este territorio, comprende dos Subprovincias y sus respectivos sectores, subsectores y distritos:

- Subprovincia Carpetano-Leonesa
 - Sector Salmantino
 - Subsector Norsalmantino
 - Distrito Tormesino (cuenca media del Tormes a comarca de Barco de Ávila).
 - Sector Guadarrámico
 - Subsector Pinariego-Avilés
 - Distrito Abulense (Ávila, Campo Azálvaro, Sierra de Ojos Albos).
 - Distrito Cornejano-Amblense (valles del Corneja, Amblés y Sierra de Ávila).
 - Subsector Guadarramense
 - Distrito Serrano-Guadarrámico (Sierra de Guadarrama, Peguerinos).
 - Distrito Alberchense (cuenca del Alberche, Almorox a Burgohondo, S^a Higuera).
 - Sector Bejarano-Gredense
 - Subsector Paramero-Serrotense
 - Distrito Paramero Abulense (Parameras de Ávila, de Navalморal a Menga).
 - Distrito Serrotense (La Serrota: S^a Villafranca, cuenca alta Alberche y Corneja).
 - Subsector Gredense
 - Distrito Gredense Oriental (S^a Gredos oriental: puerto del Arenal a Alto del Mirlo).
 - Distrito Altogredense (Alto Gredos: puerto del Arenal a la cumbre de S^a Llana).
 - Subsector Bejarano-Tormantino
 - Distrito Tormantino (Sierra de Tormantos y Barco de Ávila al oeste de Sierra Llana).
 - Distrito Bejarano (Sierra de Béjar, desde Tornavacas a Candelario).
- Subprovincia Luso-Extremadurense
 - Sector Toledano-Tagano
 - Subsector Talaverano-Placentino
 - Distrito Talaverano (Sierra de San Vicente, Alto Tiétar).
 - Distrito Vereño (La Vera, Bajo Tiétar, Cinco Villas).

El piso basal o mesomediterráneo se sitúa en las cotas más bajas de Gredos, entre 300 y 800(850) m de altitud. Es el piso del encinar (*Quercus rotundifolia*), que en determinados puntos viene enriquecido con alcornoques (*Q. suber*) en

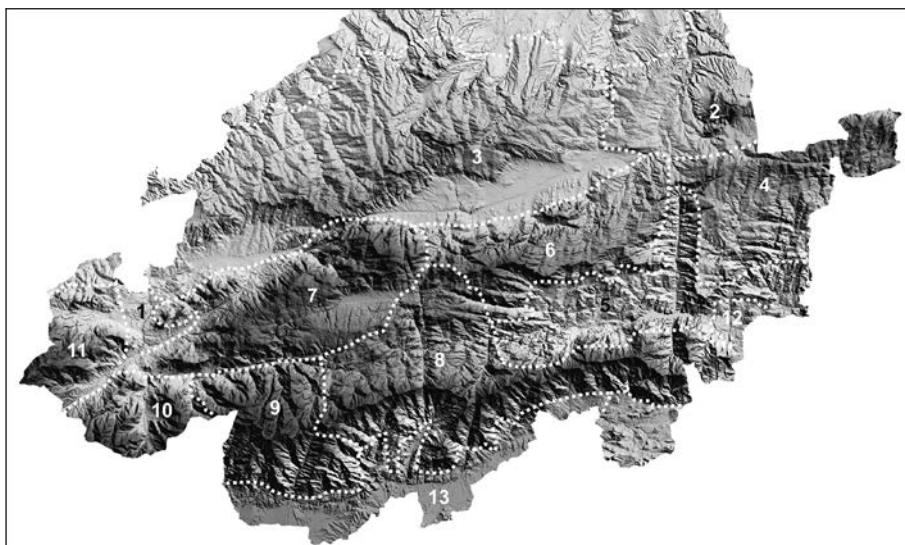


Fig. 10. Sectorización corológica de la Sierra de Gredos por distritos biogeográficos:
1, Tormesino; 2, Abulense; 3, Cornejano-Amblense; 4, Serrano-Guadarrámico;
5, Alberchense; 6, Paramero Abulense; 7, Serrotense; 8, Gredense Oriental;
9, Altogredense; 10, Tormantino; 11, Bejarano; 12, Talaverano; 13, Vereño.

suelos más profundos, quejigos (*Q. faginea*) en ambientes más frescos, y en otros es sustituido por pinares de pino piñonero.

El encinar ha sido sumamente alterado por las actividades antrópicas, de ahí que actualmente encontremos mayoritariamente formaciones adehesadas que pueblan el fondo del valle del río Tiétar, donde a menudo han sido sustituidas por pastizales ganaderos y amplios cultivos hortícolas u olivares. Al encuadrarse biogeográficamente en la Subprovincia Luso-Extremadurese, los encinares del Bajo Tiétar cuentan con numerosos elementos termófilos y mesófilos, entre ellos el peral silvestre (*Pyrus bourgaeana*). En la vertiente norte también hay encinares, aunque en el piso supramediterráneo, sustituyendo a los robledales en exposiciones de solana. Elementos frecuentes en el encinar son la cornicabra (*Pistacia terebinthus*), las jaras (*Cistus ladanifer* es la más abundante pero también *C. psilosepalus* y *C. populifolius*), enebros (*Juniperus oxycedrus*), escobas (*Retama sphaerocarpa*, *Cytisus multiflorus*), cantuesos o flores del señor (*Lavandula stoechas*), y hacia el oeste brezos (*Erica australis*, *E. arborea*). Es frecuente que el encinar trepe por las laderas buscando situaciones más térmicas, a menudo en zonas rocosas, llegando a superar los 1500 m de cota; estos encinares relictos se enriquecen en enebros o a veces incluso son enebrales casi puros.

Al estar comprendida la mayor parte del sur de Gredos en la Subprovincia Luso-Extremadurese, la influencia húmeda proveniente del Atlántico se siente notablemente en su flora. Ello permite que en el piso mesomediterráneo exista un tipo de vegetación forestal potencial y característica que no es el encinar, sino el melojar o robledal de *Quercus pyrenaica* en aquellas áreas de ombroclima

húmedo. Aunque muy alterados, estos bosques aún persisten en ciertos puntos del valle del Tiétar, particularmente en el Barranco de las Cinco Villas y entre Piedralaves y La Adrada. Su composición florística es característica: madroño (*Arbutus unedo*), *Asparagus acutifolius*, *Asplenium onopteris*, torvisco (*Daphne gnidium*), madreselva (*Lonicera implexa*), *Osyris alba*, *Paeonia broteroi*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia terebinthus*, *Quercus faginea*, *Ruscus aculeatus* o durillo (*Viburnum tinus*). Estos melojares mesomediterráneos han sido severamente explotados por la mano del hombre, pues en su lugar se han plantado cerezos y otros frutales, o pinos resineros. Entre Arenas de San Pedro y Poyales del Hoyo aún se reconocen elementos de este bosque.

Los bosques de ribera o ripisilva de este piso mesomediterráneo son alisedas de *Alnus glutinosa*, fresnedas de *Fraxinus angustifolia*, y en el borde mismo del cauce saucedas de sauces salvifolio y atrocinereo (*Salix salvifolia*, *S. atrocinerea*), ricas en juncos, comunidades de grandes cárices y otras de acuáticas permanentes. Estos ambientes son muy visitados por el turismo y a menudo están bastante degradados. En el valle del Tiétar se encuentran los mejores exponentes de estos bosques, en los que abundan helechos (*Athyrium filix-foemina*, *Dryopteris borrieri*, *D. filix-mas*, *Osmunda regalis*) y a veces se localizan algunos acebos (*Ilex aquifolium*) y loros (*Prunus lusitanica*).

El piso supramediterráneo ocupa en Gredos lo que podríamos denominar zonas de media montaña, entre (850)900 y 1500(1800) m, sirviendo de frontera entre las Subprovincias Luso-Extremadurensis y Carpetano-Leonesa. Su vegetación más característica son los robledales o melojares de *Quercus pyrenaica* y los extensos pinares de pino resinero (*Pinus pinaster*). Al aumentar la humedad ambiental y edáfica, robles y resineros tienden a sustituir a encinas y piñoneros. A la vez, la cobertura arbustiva también cambia: las escobas antes citadas son sustituidas por otras (*Cytisus scoparius*, *C. striatus*), y la jara estepa (*Cistus laurifolius*) ocupa el lugar dejado por la jara pringosa en las comarcas más orientales. Dos especies que caracterizan maravillosamente bien los melojares gredenses supramediterráneos son el cerrillo (*Festuca merinoi*) y *Genista cinerascens*. La dominancia de esta zona de media montaña corresponde al melojo en suelos desarrollados y al pino resinero en los más pobres, secos y de mayor pendiente.

Hoy en día dichos melojares son muy escasos en el conjunto de Gredos, aunque aún perduran algunas masas bien conservadas en Candeleda, el Alto Alberche, Aravalle, comarca del Tormes, Jerte y Sierra del Valle. Es poco frecuente, pero junto a los robles a veces aparecen tejos (*Taxus baccata*), acebos (*Ilex aquifolium*) y avellanos (*Corylus avellana*), e incluso serbales (*Sorbus aucuparia*) en algunos puntos situados al norte de la cadena. En la vertiente meridional de Gredos, el valle del Tiétar, la vegetación dominante corresponde a amplios y extensos bosques de *Pinus pinaster*, aunque en algunos puntos, fundamentalmente hacia el oeste, aún se conservan rebollares de *Quercus pyrenaica*. También en la Sierra del Valle, en el paraje de Los Manaderos, un robledal centenario aún persiste, como en Iruelas. Ambos bosques aparecen entremezclados, como ocurre en el Barranco de las Cinco Villas o en el valle del río Arenal, con castaños, frutales,

higueras, olivares e incluso viñedos. Es en este piso, también, donde encontramos los castaños, tanto los cultivados como los que a todas luces tienen carácter natural, caso de los de El Tiemblo.

En la Sierra de Malagón, la estribación más occidental de la Sierra de Guadarrama presente en la provincia de Ávila, los bosques dominantes corresponden a extensos pinares de *Pinus sylvestris*, algunos repoblados y que han estado sometidos a numerosos cuidados, explotaciones forestales y ganaderas, lo que ha conllevado que estas formaciones forestales apenas cuenten con un estrato arbustivo bien desarrollado y otro herbáceo de vocación pascícola. En las áreas menos alteradas aún persisten retazos de vegetación arbustiva con piornales y brezales con gayuba, matorrales típicos del melojar supramediterráneo al que estos pinares parecen haber sustituido en ciertos enclaves.

Los bosques riparios del piso supramediterráneo también son alisedas, fresnedas y saucedas, aunque algo distintas a las del piso inferior. En las alisedas desaparece el helecho real (*Osmunda regalis*) y pueden aparecer abedules (*Betula pendula*), como ocurre tanto en el Tiétar como en el Alberche. Las fresnedas suelen enriquecerse en melojos y arbustos espinosos. Finalmente, las saucedas se constituyen fundamentalmente de sauces negros (*Salix atrocinerea*).

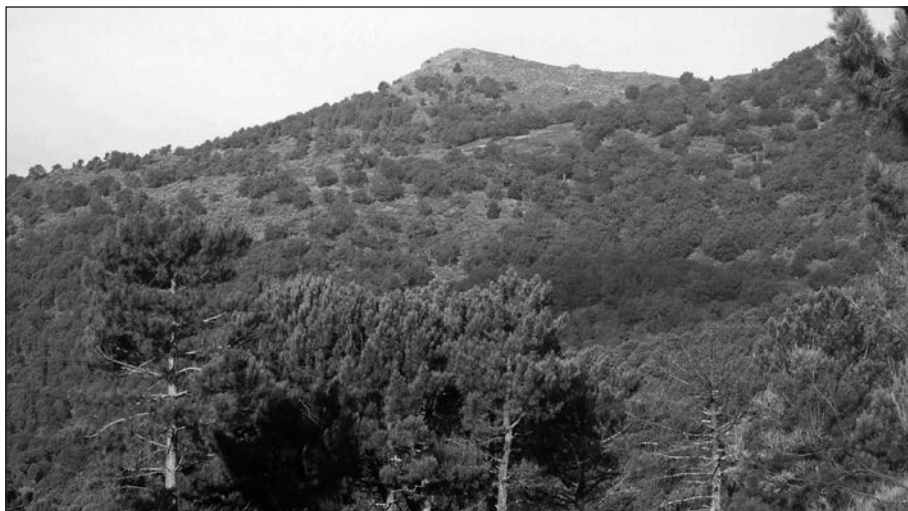


Fig. 11. Bosques de robles centenarios en la Sierra del Valle.

En la alta montaña de la Sierra de Gredos, en el piso oromediterráneo –(1400)1750/1800-2000(2300) m–, la vegetación dominante corresponde hoy a amplios piornales, matorrales de leguminosas arbustivas (*Cytisus*, *Genista*, *Echinopartum*), a los que pueden añadirse otras especies típicas de estos ambientes altomontanos oromediterráneos, caso de enebros rastreros (*Juniperus*). A cotas aún más altas (entre los 2300 m y las altas cumbres del Almanzor), en el

piso crioromediterráneo, la vegetación gredense queda limitada a los numerosos líquenes que colonizan las zonas de roquedo así como a pastizales xerófilos de *Festuca gredensis* y cervunales de *Nardus stricta* en zonas más húmedas, que se transforman en turberas cuando la humedad edáfica es elevada, y que también están presentes en el piso oromediterráneo. En enclaves extraordinarios, tanto de la cara sur como de la norte de la Sierra de Gredos, aún persisten pinares de *Pinus sylvestris* y *P. nigra*, que serán tratados en profundidad en capítulos posteriores, en los pisos oromediterráneo y supramediterráneo.

En definitiva, piornales y enebrales, a veces con pinos, constituyen la vegetación más característica del piso oromediterráneo en la Sierra de Gredos, aunque con ciertas diferencias. Si bien en los distritos Bejarano, Tormantino, Alto Gredense y Gredense Oriental los piornales de *Cytisus oromediterraneus* se acompañan a menudo de cambrión (*Echinopartum barnadesii*), no ocurre lo mismo en los distritos Serrotense y Paramero Abulense ni en el Sector Guadarrámico. Por ello, es probable que deba revisarse la ubicación biogeográfica de estos dos distritos, toda vez que se asemejan más en su composición florística a los respectivos del Sector Guadarrámico que a los del Sector Bejarano-Gredense al que actualmente pertenecen.

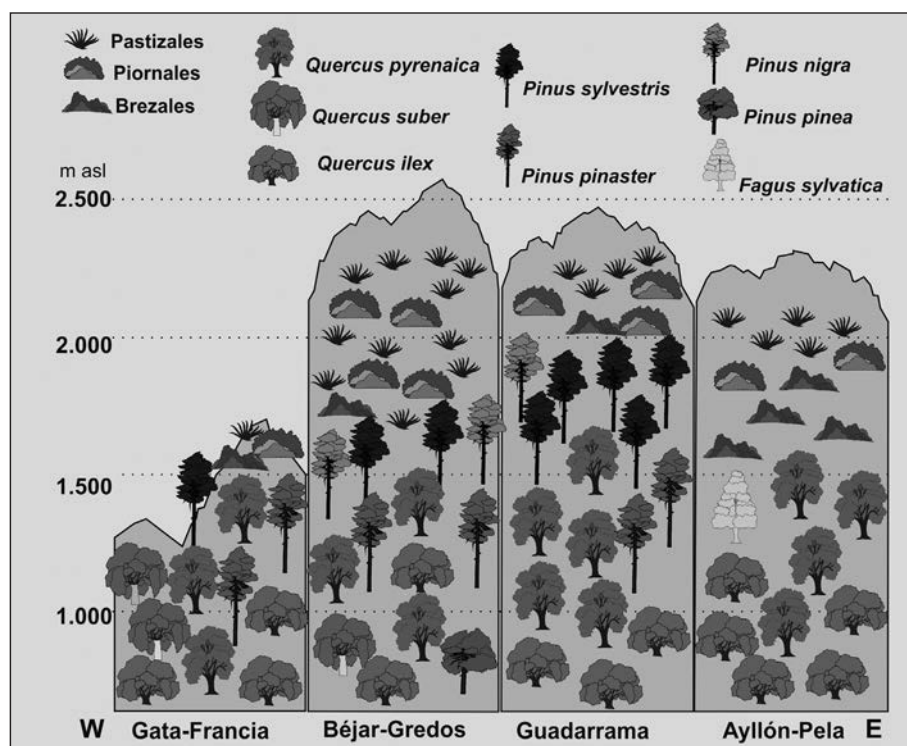


Fig. 12. Esquema de la vegetación del Sistema Central (modificado de López Sáez et ál., 2014).

3. EL GÉNERO *PINUS*

Pinus L. es el género de árboles más importante del mundo. Extensísimas áreas del hemisferio norte están dominadas por pinos, desde latitudes subtropicales (Nicaragua) a subárticas (límite con la tundra), de llanuras costeras a sistemas montañosos y mesetas (Richardson et ál., 2007). México es el país que atesora mayor riqueza, ya que se han reconocido hasta 100 especies, de las cuales al menos la mitad son nativas (Styles, 1992). Otros centros de diversidad son California y el sureste de Estados Unidos (Nobis et ál., 2012). Los pinares cubren el 37% de las áreas terrestres del planeta y el 70% de los bosques del hemisferio norte (Critchfield y Little, 1966; Mirov, 1967).

Los pinos pertenecen a la familia Pinaceae, la más importante de las ocho que se incluyen en el orden Coniferales o Pinales (coníferas), que a su vez se engloba dentro de la clase Coniferopsida de la división Spermatophyta del reino Plantae (López González, 1996; Christenhusz et ál., 2011). En esta familia se han reconocido 11 géneros y unas 232 especies (Farjon 2001), que se distribuyen por todo el mundo aunque principalmente en regiones templadas del hemisferio norte.

Los miembros de la familia Pinaceae (pinos, abetos, cedros, alerces) tienen gran importancia económica como fuente de maderas, pulpa para la producción de papel y resinas; jugando también un papel ecológico significativo al formar grandes biomas y crear hábitats para numerosos organismos. La familia se caracteriza por la presencia de hojas lineales (acículas), conos ovulados con escamas de las piñas independientes (cada uno de los cuales tiene dos ovarios), polen bisacado, una especializada proembriogenia y la ausencia de biflavonoides (Farjon, 1990).

La familia Pinaceae fue dividida inicialmente (Frankis, 1989; Farjon, 1990) en cuatro subfamilias en función de caracteres de conos, hojas y semillas: a) Pinoideae (engloba el género *Pinus*), b) Piceoideae (únicamente *Picea*), c) Laricoideae (*Cathaya*, *Larix* y *Pseudotsuga*), y, d) Abietoideae (*Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Pseudolarix* y *Tsuga*). Posteriormente, Price et ál. (1998), basándose en el dimorfismo de los vástagos, consideraron únicamente dos subfamilias: a) Abietoideae (los mismos 6 géneros de antes), b) Pinoideae (*Pinus*, *Picea*, *Cathaya*, *Larix* y *Pseudotsuga*). Estudios filogenéticos han corroborado esta división de Pinaceae en dos únicas subfamilias: Abietoideae y Pinoideae (Price et ál., 1987; Wang et ál., 2000; Gernandt et ál., 2008).

La familia Pinaceae engloba principalmente especies diploides ($2n = 24$) y sus cromosomas son de tamaño grande ($\geq 10 \mu\text{m}$). Algunas especies, sin embargo, no

exhiben el número diploide característico: *Pseudotsuga menziesii* tiene $2n = 26$ (con dos pares de cromosomas muy pequeños y telocéntricos); y *Pseudolarix amabilis* es un género monotípico con $2n = 44$. El análisis de cariotipos (patrón cromosómico) ha revelado que procesos de poliploidía no han intervenido en el aumento de cromosomas de estas especies (Mergen, 1961; Ching y Doerksen, 1971). Los cariotipos de *Pseudotsuga* y *Pseudolarix* son los más derivados o avanzados así como asimétricos de la familia Pinaceae, seguidos de los de *Larix*, *Picea*, *Abies* y *Cedrus*.

El género *Pinus* es, en cambio, el que ostenta el cariotipo menos derivado o más ancestral (Nkongolo y Mehes-Smith, 2012). A día de hoy, las evidencias morfológicas y moleculares apoyan con consistencia la monofilia de la familia Pinaceae, aunque siguen existiendo divergencias respecto a sus subfamilias. Chase et ál. (1993), usando técnicas moleculares, reportaron que la subfamilia Pinoideae constituía un grupo monofilético (todos los géneros han evolucionado a partir de un ancestro común), mientras que Abietoideae era parafilético del anterior (solo algunos géneros, que no todos, descienden del ancestro común). Años más tarde, Wang et ál. (1998) consideraban justo lo contrario.

3.1. SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA

Las clasificaciones más actuales del género *Pinus*, basadas en la anatomía de la madera, en la identificación de metabolitos secundarios y en investigaciones filogenéticas moleculares, reconocen dos linajes muy bien definidos, los subgéneros *Pinus* y *Strobus*, que se diferencian porque:

1. El primero cuenta dos haces fibrovasculares en las acículas y el segundo solo uno.
2. *Pinus* consta de un umbo dorsal mientras que *Strobus* tiene umbo terminal.
3. Las alas seminales son articuladas en *Pinus* y adnatas en *Strobus*.

Ambos subgéneros son, de acuerdo a estudios moleculares y filogenéticos, monofiléticos (Ortíz-García et ál., 1997; Liston et ál., 1999, 2003; Willyard et ál., 2007).

Gernandt et ál. (2005), a partir de datos moleculares, han establecido la clasificación infragenérica del género *Pinus* más consensuada hoy, seguida por Grotkopp et ál. (2004), Parks et ál. (2012) y otros muchos autores:

- subgénero *Pinus* (*diploxylon*, pinos duros)
 - sección *Pinus*
 - subsección *Pinus*
 - subsección *Pinaster*
 - sección *Trifoliae*
 - subsección *Contortae*
 - subsección *Australes*
 - subsección *Ponderosae*

- subgénero *Strobus* (*haploxylon*, pinos blandos)
 - sección *Parrya*
 - subsección *Balfourianae*
 - subsección *Cembroides*
 - subsección *Nelsoniae*
 - sección *Quinquefoliae*
 - subsección *Gerardianae*
 - subsección *Krempfianae*
 - subsección *Strobus*

La separación en tales subgéneros y secciones en *Pinus* es relativamente aceptada, aunque las mayores discrepancias se encuentran en la definición taxonómica de sus respectivas subsecciones y en las relaciones de parentesco entre sus especies. Little y Crithfield (1969), por ejemplo, elevan a la categoría de sección muchas de las subsecciones descritas en el subgénero *Pinus*; a la vez que sitúan las subsecciones del subgénero *Strobus* en secciones diferentes. Price et ál. (1998), por su parte, citan hasta seis subsecciones en la sección *Trifoliae* y cinco en la sección *Parrya*. Según Gernandt et ál. (2005), la sección *Pinus* del subgénero *Pinus* engloba mayoritariamente especies mediterráneas y euroasiáticas, mientras que la sección *Trifoliae* incluye únicamente especies americanas. El subgénero *Strobus* se divide en la estrictamente norteamericana sección *Parrya*, y la norteamericana y euroasiática sección *Quinquefoliae* (Nobis et ál., 2012).

La subsección *Pinus*, sección *Pinus*, del subgénero *Pinus*, incluye muchos pinos de montaña tanto de Europa, Asia como Norteamérica, caso de *Pinus mugo* (desde los Pirineos a los Balcanes), *P. hwangshanensis* (endémico del este de China), *P. tabuliformis* (pino de Manchuria; norte de China y Corea, oeste de Mongolia), *P. thunbergii* (costas de Japón y Corea del Sur), *P. densiflora* (pino rojo japonés; Japón, Corea, NE China, SE Rusia), *P. kesiya* (Indostán), *P. yunnanensis* (pino de Yunnan, China), *P. resinosa* (NE Estados Unidos), etc. Esta sección incluye también a *Pinus tropicalis*, especie endémica de Cuba que algunos autores sitúan aquí (Price et ál., 1998) y otros en la subsección *Austerales* de la sección *Trifoliae* (Farjon, 1990). La subsección *Pinus* engloba tres especies presentes en la península ibérica (*Pinus nigra*, *P. sylvestris* y *P. uncinata*), las dos primeras en la Sierra de Gredos (Amaral Franco, 1986).

La subsección *Pinaster*, sección *Pinus*, del subgénero *Pinus*, incluye la mayoría de pinos mediterráneos (*Pinus brutia*, *P. canariensis*, *P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*), los cuales constituyen un interesante grupo filogenético relativamente bien definido (Klaus, 1989; Geada López et ál., 2002), aunque exhiben marcadas diferencias en su historia biológica (Tapias et ál., 2004), habiendo seguido caminos evolutivos diferentes y ocupando en la actualidad nichos ecológicos igualmente dispares (Barbero et ál., 1998). De ellos, cuatro están presentes de manera natural en España (*Pinus canariensis*, *P. halepensis*, *P. pinaster* y *P. pinea*), encontrando poblaciones de los dos últimos en la Sierra de Gredos (Amaral Franco, 1986). *Pinus*

brutia es exclusivo del Mediterráneo Oriental; *P. halepensis* (pino carrasco o de Alepo) ocupa una ancha franja costera a lo largo de todo el Mediterráneo, desde las costas del SE de la península ibérica a las de Asia Occidental, incluyendo el norte de África e incluso algunas poblaciones cerca del Atlas marroquí; *P. canariensis* (pino canario) es la principal especie forestal de las Islas Canarias y uno de sus endemismos botánicos más notables (Climent et ál., 2007). *Pinus roxburghii* es nativo del Himalaya, pero morfológicamente se asemeja mucho a algunos pinos de la subsección; incluso algunos autores situaron esta especie junto a *P. pinea* y *P. canariensis* en una sección propia denominada *Pinea*, aunque dada su similitud con *P. canariensis* la agrupaban con esta especie en la subsección *Canarienses* (Little y Crithfield, 1969). Price et ál. (1998), en cambio, incluyen a *Pinus roxburghii* en esta subsección *Pinaster* pero separan *P. pinea* en la subsección *Pineae*.

Algunos pinos de la sección *Pinus* son conflictivos a la hora de situarlos en una subsección u otra (Krupkin et ál., 1996; Wang et ál., 1999; Parks et ál., 2012). Este es el caso de *Pinus heldreichii* que vive en los Balcanes; del pino de Sumatra (*P. merkusii*), nativo de la región malaya al SO de Asia, entre Indonesia y Filipinas; o de *P. latteri*, del Sureste asiático. Como curiosidad, decir que algunas poblaciones de *Pinus merkussi* (normalmente incluida en la subsección *Pinaster*), las que se encuentran en Sumatra central, constituyen las únicas poblaciones conocidas de toda la familia Pinaceae al sur del Ecuador (1°40' latitud sur), es decir en el hemisferio sur.

La sección *Trifoliae* del subgénero *Pinus* es conflictiva y las relaciones entre subsecciones, así como su monofilia o parafilia, siguen sin estar resueltas (Adams y Jackson, 1997; Liston et ál., 1999; Geda López et ál., 2002; Syring et ál., 2005; Eckert y Hall, 2006; Gernandt et ál., 2009; Parks et ál., 2012; Hernández-León et ál., 2013). Esta sección incluye especies como *Pinus banksiana* y *P. contorta* (Montañas Rocosas norteamericanas), *P. clausa* (un pino arbustivo típico de Florida, conocido como pino de la arena) y *P. virginiana* (este de los Estados Unidos) en la subsección *Contortae*; *P. caribaea* y *P. oocarpa* (gran parte de Centroamérica), *P. palustris*, *P. elliotii*, *P. serotina* y *P. taeda* (SE Estados Unidos), *P. occidentalis* (endémico de la isla de La Española), *P. rigida* (pino bronco del noreste norteamericano), *P. attenuata* y *P. muricata* (oeste Estados Unidos), *P. greggii* (endémico de dos pequeñas áreas del oriente de México), *P. lumholtzii* (pino triste, endémico del noroeste de México), *P. herrerae*, *P. pringlei* y *P. lawsonii* (Sierra Madre Occidental), *P. patula* (Sierra Madre Oriental), *P. teocote* (zonas montañosas de todo México), *P. leiophylla* (tiene una gran distribución por todo el oeste mexicano a través de la Sierra Madre Occidental, penetrando en el SO de Estados Unidos), *P. praetermissa* (especie descubierta recientemente, endémica del valle meridional de Ameca en Jalisco), *P. radiata* (pino de Monterrey, originario de California aunque usado en repoblaciones en el noroeste de la península ibérica) y *P. cubensis* (pino cubano) en la subsección *Austerales*; y, finalmente, *P. ponderosa*, *P. devoniana*, *P. coulteri*, *P. sabiniana* y *P. jeffreyi* (O Estados Unidos), *P. montezumae*, *P. maximinoi*, *P. pseudostrobus* y *P. hartwegii* (montañas de México y Centroamérica), *P. durangensis*, *P. douglasiana* y *P. engelmannii* (Sierra Madre Occidental) y *P. torreyana* (el pino

más raro y escaso de Estados Unidos, cuyas poblaciones se restringen a una estrecha franja en la costa californiana de San Diego) en la subsección *Ponderosae*. Algunas especies de la subsección *Austerales* fueron incluidas en subsecciones particulares (*Attenuatae*, *Oocarpae*, *Leiophyllae*) por Price et ál. (1998).

El subgénero *Strobus* del género *Pinus* tiene una larga historia de investigación sistemática y ha sufrido numerosas revisiones (Price et ál., 1998; Wang et ál., 1999; Zhang y Li, 2004; Gernandt et ál., 2005; Syring et ál., 2005). Sin embargo, a día de hoy, muchas de las relaciones filogenéticas en el seno de este subgénero siguen sin resolverse, muy a pesar de los numerosos esfuerzos realizados a partir de estudios moleculares. Los principales problemas implican, fundamentalmente, aquellas especies consideradas ‘terminales’ en el seno de los árboles filogenéticos (Syring et ál., 2007). Las recientes clasificaciones de este subgénero reconocen unas 36 a 40 especies (Gernandt et ál., 2005; Farjon, 2010), aunque los límites taxonómicos son difusos para ciertas regiones que cuentan con una elevada tasa de endemismos para el género *Pinus*, caso de México o el este de Asia. A pesar de la gran antigüedad que se le supone a este subgénero (Cretácico Inferior o Eoceno), las evidencias moleculares sugieren que las actuales especies de sus seis subsecciones tienen un alto grado de similitud genética; a pesar de que el carácter no monofilético de estas complica sobremanera cualquier interpretación filogenética (Syring et ál., 2007).

La subsección *Gerardianae*, sección *Quinquifoliae*, del subgénero *Strobus*, incluye tres especies asiáticas: *Pinus bungeana* (China), *P. gerardiana* (noroeste del Himalaya) y *P. squamata* (especie en peligro crítico de extinción de la que apenas persisten tres de decenas de ejemplares al noreste de Yunnan, en China, a unos 2200 m). Esta última, conocida vernáculamente como pino qiaojia, apenas fue descubierta en 1991 y ningún árbol de los hoy vivos es maduro, por lo que se desconoce la altura que puede llegar a alcanzar. Es, junto con el pino de Torrey (*Pinus torreyana*), la especie de pino más rara y escasa.

La subsección *Krempfianae*, sección *Quinquifoliae*, del subgénero *Strobus*, incluye una única especie, *Pinus krempfii* (pino de Krempf). Se trata de un raro pino, endémico de las tierras altas del centro-sur de Vietnam (Meseta de Da Lat-Nha Trang), que se caracteriza por sus acículas planas y acanaladas, con un único haz vascular como todo el subgénero. De hecho, Chevalier (1944) elevó esta especie a la categoría de un género monoespecífico en el seno de Pinaceae, al que llamó *Ducampopinus krempfii*. Algunos autores (De Ferré, 1953; Gaussen, 1960; Little y Crithfield, 1969), años más tarde, la incluyeron de nuevo en el género *Pinus* pero creando un subgénero propio y exclusivo, el subgénero *Ducampopinus*. No obstante, los estudios moleculares de estas últimas décadas han mostrado su cercanía filogenética con la subsección *Gerardianae* (Wang et ál., 2000; Zhang y Li, 2004) y la pertinencia de mantener la especie en una subsección propia.

La subsección *Strobus*, sección *Quinquifoliae*, del subgénero *Strobus*, es la más numerosa de todas las subsecciones del subgénero pues cuenta con unas 20 especies. Dos son endémicas del sur de México y Centroamérica (*Pinus ayacahuite*, *P. chiapensis*); otras se distribuyen solo por Norteamérica desde México a Canadá

(*P. albicaulis*, *P. flexilis*, *P. lambertiana*, *P. monticola*, *P. strobiformis*, *P. strobus*); dos más viven en la península del Indostán e Himalaya (*P. bhutanica*, *P. wallichiana*); cuatro en la de Indochina y China (*P. armandii*, *P. dalatensis*, *P. kwagtungensis*, *P. morrisonicola*); una lo hace exclusivamente en el archipiélago de Japón (*P. parviflora*); tres más son oriundas de las regiones subalpinas del noreste de Asia, incluyendo el oeste de Rusia y Siberia, el noreste de China, la península de Corea y Japón (*P. pumila*, *P. sibirica*, *P. koraiensis*); y, finalmente, dos son exclusivas de montañas europeas, *P. cembra* (desde los Alpes a los Cárpatos) y *P. peuce* (península balcánica).

Para terminar, la sección *Parrya* del subgénero *Strobus* incluye unas 15 especies. Tres pertenecen a la subsección *Balfourianae* (*Pinus aristata*, *P. balfouriana* y *P. longaeva*), distribuyéndose todas ellas por el oeste de los Estados Unidos. *Pinus longaeva* es, al parecer, uno de los organismos vivos no clonados más ancianos del planeta, pues algunos ejemplares han llegado a tener más de 5 mil años de antigüedad. Once especies más se incluyen en la problemática subsección *Cembroides* (*Pinus cembroides*, *P. culminicola*, *P. discolor*, *P. edulis*, *P. johannis*, *P. maximartinezii*, *P. monophylla*, *P. pinceana*, *P. quadrifolia*, *P. remota*, *P. rzedowskii*), con una distribución general situada en el sur de los Estados Unidos y el norte de México. Algunas especies de esta última subsección son endemismos en peligro de extinción por lo exiguo de sus poblaciones, caso de *Pinus maximartinezii* o *P. rzedowskii* (apenas descubierto en el año 1969). Finalmente, la subsección *Nelsoniae* incluye una única especie, *Pinus nelsonii*, endémica de las montañas del noreste de México, donde sus escasas poblaciones también están amenazadas.

En definitiva, el género *Pinus* es uno de los más importantes de la flora forestal mundial, con más de un centenar de especies que se distribuyen por bosques muy diversos a lo largo y ancho de Asia, América del Norte, América Central, África del Norte y Europa. Los pinos son árboles (a veces arbustos) esclerófilos y de hoja perennifolia, restringidos a latitudes medias y templadas, o a zonas elevadas bajo condiciones templadas en latitudes más bajas, características estas que comparten con *Quercus* en el hemisferio norte y con *Eucalyptus* en el hemisferio sur.

3.2. EVOLUCIÓN DESDE EL MESOZOICO

Hablando en términos generales, la evolución de los pinos puede dividirse en tres etapas (Keeley, 2012): (i) origen y diversificación durante el Mesozoico, (ii) la primera fragmentación durante el Cenozoico debido al dominio de las angiospermas bajo las condiciones benignas del Eoceno, y (iii) su diversificación posterior durante el Oligoceno y el Mioceno debido a la expansión de hábitats propensos a los incendios y abióticamente estresantes.

El origen del género *Pinus* parece encontrarse en el Mesozoico, pues sus restos fósiles más antiguos proceden del Cretácico Inferior (Florin, 1963; Millar, 1998; Ryberg et ál., 2012), aunque coníferas como tales se documentaron antes durante el Jurásico (Miller, 1976; LePage, 2003). La primera especie conocida del género *Pinus* fue *P. belgica*, cuyos restos fósiles (un cono monovulado) fueron

descubiertos en depósitos cretácicos de la facies Wealden de Bélgica con unos 130 Ma (Alvin, 1960), aunque su procedencia no está del todo confirmada. De la misma facies, en Yorkshire (Gran Bretaña), data una piña de 131-129 Ma asignada a *Pinus yorkshirensis* (Ryberg et ál., 2012).

El Mesozoico comenzó hace 251 Ma (millones de años), y, a diferencia del Paleozoico, no se conoce en su transcurso restos de alguna glaciación importante. Durante el Triásico (251-199.6 Ma), primer periodo del Mesozoico, la existencia de un único supercontinente, Pangea, dio lugar a un clima árido en amplias zonas del interior de los continentes. La continentalidad condujo a condiciones de extrema aridez con oscilaciones térmicas muy fuertes. Probablemente, algunas cuencas endorreicas con lagos aislados amortiguaron la aridez y las temperaturas extremas propias de los climas continentales. Por el contrario, zonas tropicales y de latitudes medias, más próximas al mar, estuvieron sometidas a un clima monzónico con lluvias estivales.

A inicios del Jurásico, Pangea comienza a fracturarse a lo largo de un *rift* que inicia la separación de Gondwana (América del Sur y África) del resto del continente Laurasia (hemisferio norte). La progresiva ruptura de Pangea dio lugar a un clima más húmedo durante el Jurásico (199.6-145.5 Ma). El nivel del mar ascendió, inundándose regiones continentales, creándose mares y una mayor extensión de regiones con clima oceánico. El Mesozoico fue un periodo de predominio de las gimnospermas, entre las que tuvieron un gran desarrollo las coníferas que formaban inmensos bosques por todo el planeta.

El reloj molecular de Pinaceae demuestra que fueron los géneros *Pinus*, *Picea*, *Cathaya* y *Pseudolarix* los que antes divergieron durante el Cretácico Inferior y Medio hace 102-90 Ma (Wang et ál., 2000; Eckert y Hall, 2006; Willyard et ál., 2007), e incluso antes entre 155 y 123 Ma (Gernandt et ál., 2008), lo que está de acuerdo con su registro fósil, salvo en el caso de *Cathaya*, género endémico de China con fósiles únicamente datados a partir del Mioceno. El registro fósil sugiere que algunos géneros extintos (*Pseudoaraucaria* y *Pityostrobus*), estrechamente relacionados con los pinos, pudieron aportar los recursos genéticos ancestrales de *Pinus* (Alvin, 1957; Gernandt et ál., 2008). En el caso de *Cedrus* el momento de divergencia es más difícil de estimar, pero probablemente no estaría lejos de los géneros anteriores pues su registro fósil más antiguo procede del Cretácico Inferior (Arnold, 1953).

La evolución más temprana de los pinos se concentró entre 31º y 50º en el hemisferio norte en el supercontinente Laurasia. Durante este periodo, los pinos sufrieron una amplia radiación y al final del Cretácico ya estaban distribuidos desde el oeste (la actual Norteamérica) hasta el este (la actual Asia). Ya por entonces existían los dos linajes hoy conocidos, sus subgéneros, pues la divergencia entre estos se estima que ocurrió en el Cretácico Inferior-Medio (Millar, 1998; Eckert y Hall, 2006; Willyard et ál., 2007), aunque otros autores opinan que fue en el Eoceno Medio (Miller, 1976; Willyard et ál., 2007). Durante el Cretácico (145.5-65.5 Ma), el clima en su mayor parte fue cálido y húmedo, con poca estacionalidad en las latitudes de Laurasia, y el éxito que alcanzaron los pinos estuvo mediatizado por el

limitado dominio entonces de las angiospermas (Millar, 1998). En el Cretácico, no obstante, aparecieron las primeras angiospermas, que acabaron por dominar sobre las plantas sin flores, las gimnospermas, a finales del Mesozoico.

El origen y diversificación de los pinos se superpone considerablemente con la evolución de las angiospermas. De alguna manera, la competición entre pinos y plantas con flores jugó un papel indispensable en las respectivas trayectorias de los dos linajes del género (Keeley, 2012). La mayoría de especies del subgénero *Strobis* han radiado hacia ambientes alpinos o desérticos, donde la estación de crecimiento es corta y su persistencia sufre el desafío de un calor o un frío extremo. La productividad primaria en estos ambientes es en general insuficiente para crear una carga de combustible en forma de biomasa capaz de propagar los incendios todos los años. Sin embargo, la mayoría de especies del subgénero *Pinus* tienen una más amplia distribución en áreas productivas y propensas a incendios, aquellas con denso sotobosque o sometidas a incendios recurrentes, u otras donde estos son menos frecuentes pero existe una alta intensidad de incendios de copa.

A finales del Eoceno, una rápida bajada de las temperaturas, del orden de 10-14°C, con un aumento de la aridez muy marcada durante el Oligoceno, provocó la desaparición de los bosques tropicales de angiospermas de latitudes medias, y la colonización de los pinos en estas mismas latitudes en las que antes dominaron (Axelrod, 1986; Millar, 1998). Estos hechos tuvieron un impacto desmesurado en los procesos de radación de dichos pinos, adaptados no solo a las condiciones frías y áridas que se impusieron en el Oligoceno, sino también a una marcada estacionalidad y a un régimen de incendios constante. Durante el Mioceno

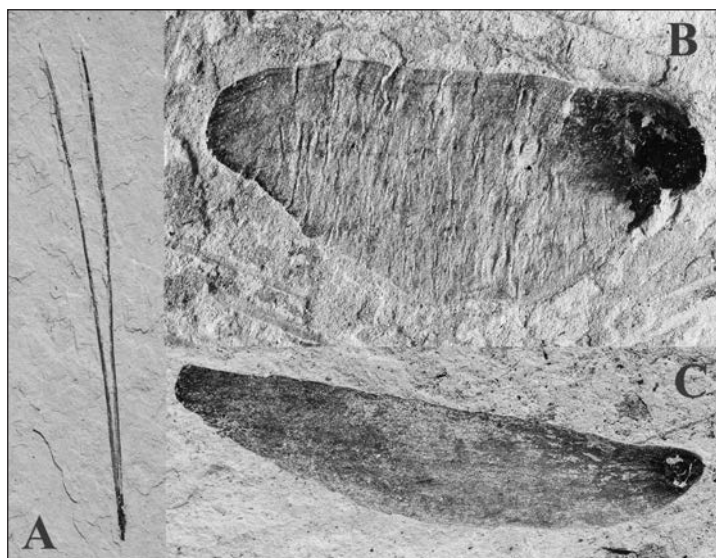


Fig. 13. Restos fósiles de *Pinus hepios* (sección *Pinus*) del Mioceno Inferior de la mina La Rinconada, Ribesalbes (Castellón): A, fascículo de dos acículas; B y C, semillas (Postigo Migarra y Barrón, 2013).

(23.03-7.24 Ma) aumentó la estacionalidad y con ello se crearon nuevas oportunidades a los pinos para explorar nuevos regímenes de fuego, factores conductores de la elevada especiación que por entonces sufrieron (Willyard et ál., 2007).

3.3. PINOS Y REGÍMENES DE INCENDIO

Las especies de la familia Pinaceae se distribuyen a través de un amplio abanico de hábitats en zonas templadas, mediterráneas, subtropicales, boreales, montanas y subalpinas en bosques de América del Norte y Central, Asia y Europa. Muchos de estos ecosistemas están bajo la influencia directa del fuego, y las especies de Pinaceae que viven en ellos han desarrollado rasgos funcionales vinculados a su dependencia de los incendios (Keeley y Zedler, 1998). Algunos de dichos rasgos han quedado impresos en el mapa filogenético de los pinos mostrando estar correlacionados (Schwilk y Ackerly, 2001), a pesar de no contar aún con un 'tiempo' definido (Pausas y Schwilk, 2012). Pinaceae es, también, como ya se vio, una familia botánica relativamente antigua cuyo registro fósil y reloj molecular señalan un origen en el Triásico Inferior, aunque el origen de *Pinus* sea posterior. El abundante registro fósil evidencia que los bosques de coníferas se quemaron frecuentemente durante el Cretácico; de ahí que conocer la paleohistoria de la familia Pinaceae provee una oportunidad única para investigar el impacto del fuego en la evolución vegetal desde los tiempos más remotos a la actualidad (Bond y Scott, 2010; Grivet et ál., 2013).

A pesar de que la familia Pinaceae tiene una historia evolutiva de casi 237 Ma, los rasgos asociados de su adaptación a los incendios solo aparecieron hará unos 126 Ma (He et ál., 2012). El desarrollo de una corteza gruesa coincidió con un incremento de oxígeno en la atmósfera y con mayor probabilidad de ocurrencia de incendios. Al principio, ocurrieron fuegos de superficie de baja intensidad, es decir incendios a nivel del suelo sin afectar la zona alta de los árboles; estos apenas tuvieron un efecto menor en los rasgos vegetales. Cuando estos fueron reemplazados por incendios de copa de gran intensidad, hace 96-89 Ma, el resultado fue el desarrollo de dos estrategias de adaptación al fuego que tuvieron gran éxito: i) una corteza muy gruesa con eliminación de ramas; ii) serotinia (liberación de las semillas en respuesta a un estrés ambiental) con retención de piñas en ramas. Es importante señalar que ambos tipos de incendios (de superficie y de copa) no solo tienen efectos diferentes sobre los ecosistemas, sino que también ejercen presiones selectivas diferentes en la evolución de los rasgos adaptativos a ellos (Keeley y Zedler, 1998; Gill y Allan, 2008). Dentro de estos, los más importantes relacionados con la adaptación al fuego, controlados además genéticamente, son: grosor de la corteza, serotinia, ramas desprendibles, presencia de un estadio herboso y capacidad de rebrote.

La gruesa corteza en *Pinus* se ha demostrado que permitió aislar al cámbium del profundo calor generado por los incendios de superficie, permitiendo a los pinos sobrevivir tras las fuegos (Brando et ál., 2012). También pudo ser una adaptación para proteger a los árboles de los escarabajos perforadores de

la madera, a pesar de que hay constancia de que estos infestan indiscriminadamente muchas coníferas independientemente del grosor de su corteza. La mayoría de pinos actuales vive en lugares áridos (excepto *Pinus krempfii* que crece en la selva). En este sentido, una corteza gruesa pudo suponer igualmente una protección ante fríos extremos; aunque entre las 39 especies de pino que viven en áreas tropicales al menos 30 de ellas tienen cortezas gruesas (Myers y Rodríguez-Trejo, 2009), lo que podría implicar que esta adaptación tuvo otras funciones (Jackson et ál., 1999).

Especies alpinas del subgénero *Strobus*, como *Pinus cembra* en Europa, *P. sibirica* en Asia, y *P. albicaulis* y *P. aristata* en Norteamérica, viven en montañas en las cuales los incendios no son frecuentes, por lo que exhiben pocos rasgos que puedan ser interpretados de adaptación al fuego. En referencia a este, podría decirse que son especies que huyen de él (Keeley, 2012). Algo semejante puede afirmarse de aquellos pinos que viven en zonas desérticas del oeste norteamericano, caso de *Pinus cembroides*, *P. edulis*, *P. monophylla* y *P. quadrifolia*. Pinos de ambos ambientes, alpinos y desérticos, poseen acículas cortas y muy densas, probablemente como respuesta adaptativa a condiciones de extremo frío o calor. Las cortezas de estos pinos son las más delgadas del género *Pinus*, sugiriendo que el aumento de grosor de la corteza no es una respuesta a temperaturas extremas, sino, como ya se ha visto, a un particular régimen de incendios. En ecosistemas alpinos y desérticos estos pinos tienen una limitación clave en su reproducción, relacionada con la habilidad para encontrar lugares seguros donde acometer la regeneración de sus plántulas. Por ello, algunas de dichas especies de pino tienen piñas indehiscentes que necesitan de las aves para abrirse y diseminar las semillas. Se trata pues de un proceso de coevolución, muy desarrollado en estas especies del subgénero *Strobus*, cuyo resultado ha sido la selección de unas características concretas de las piñas para facilitar su dispersión ornitócora (Siepielski y Benkman, 2007).

Las piñas serótinas en los pinos (solo *Picea mariana* y quizá algunas poblaciones de *Larix gmelinii* son serótinas en la familia Pinaceae) suponen la retención de conos maduros en las ramas, los cuales se abren rápidamente solo cuando son expuestos a las altas temperaturas generadas por el fuego. Este mecanismo adaptativo asegura una liberación abundante de semillas después del incendio, cuando las condiciones para el establecimiento de las plántulas son más favorables; es decir, cuando parámetros tales como la luz, la humedad y los nutrientes tienen valores máximos y la competición con ejemplares adultos queda minimizada (Lamont et ál., 1991; Keeley et ál., 2011).

Algunos pinos tienen la habilidad de desprenderse de sus ramas inferiores cuando sus hojas han muerto. Gracias a esta autopoda, crean una biomasa de combustible, inflamable, entre ras del suelo y las copas. Esta limita que el fuego superficial trepe por los árboles y queme el dosel arbóreo. Esta adaptación está relacionada con ecosistemas donde predominan incendios superficiales y las piñas no son serótinas. En cambio, la retención de las ramas es más adecuada en aquellos mediados por incendios de copa y las especies de pino aquí presentes sí tienen piñas serótinas.



Fig. 14. Piña seróтина de *Pinus pinaster*.

En ambientes moderadamente productivos, algunos pinos son capaces de crecer lo suficiente para mantener su dosel arbóreo relativamente alto y minimizar el riesgo de incendios superficiales. Aunque los estudios dendrocronológicos han mostrado que muchos de estos pinos estuvieron sometidos al fuego, estos fueron de baja intensidad como para permitir que dicho pinos sobrevivieran a regímenes de incendio más o menos recurrentes. Algunas especies de pino que se ajustan a este modelo son *Pinus pinea* y *P. pinaster* en Europa, *P. sylvestris* en muchos lugares de Eurasia, *P. ponderosa* en Norteamérica y especies relacionadas de América Central (Keeley, 2012). El tamaño, así como una gruesa corteza que les proteje del enorme calor provocado por el fuego, son rasgos adaptativos de estos pinos. A diferencia de las anteriores, podrían ser catalogadas como especies adaptadas al fuego y tolerantes por tanto a los incendios. Normalmente tienen acículas largas, apenas compactadas. Mayoritariamente pertenecen al subgénero *Pinus*.

Otro curioso rasgo vital del género *Pinus* es la denominada etapa de hierba (*grass stage*), mediante la cual el desarrollo del tronco se retrasa mediante la supresión de la elongación intranudal durante los primeros 5-10 años de vida. El resultado es que los ejemplares juveniles persisten en forma de un manojo de hierbas, con acículas decumbentes que tienden a acumularse como un manto denso sobre el ápice meristemático, protegiendo a la yema de los rigores del calor producido por los incendios superficiales. Pocas especies de pino se han especializado de esta manera, pues en este estado de hierba son muy vulnerables, de ahí que sea un rasgo adaptativo restringido a sustratos oligotróficos, pobres en nutrientes, en los cuales la biomasa inflamable es escasa limitando la intensidad de los incendios (Keeley y Zedler, 1998). Esta estrategia ha sido muy bien estudiada en *Pinus palustris* en las llanuras costeras del sureste norteamericano, aunque también se conoce en otras cuatro especies de América Central y del Norte, y el Sureste asiático (Keeley, 2012).

En ambientes menos productivos, los pinos son incapaces de crecer suficientemente para que exista una distancia prudencial entre los incendios de superficie y las copas de los árboles. En este tipo de bosques, el régimen de fuego natural más

común son los intensos incendios de copa, como los que se observan en ecosistemas dominados por especies de pinos mediterráneos (*Pinus brutia*, *P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*), en altas latitudes de Norteamérica en los bosques de *P. contorta* o en los boreales de *P. banksiana*, e incluso en el chaparral californiano con *P. attenuata* (Keeley y Zedler, 1998). En lugar de simplemente tolerar los incendios, estos pinos de alguna manera se mimetizan con ellos mejorando la capacidad del fuego para consumir el dosel arbóreo, así como ralentizando la reproducción a un único pulso post-incendio en el cual liberan rápidamente las semillas de sus piñas serótinas. La serotinia, aunque es una adaptación evolutiva en este tipo de ambientes sometidos a recurrentes e intensos incendios de copa, también supone un riesgo para los pinos: el mantener un banco de semillas aéreas, durante periodos de tiempo que pueden llegar a ser relativamente largos, puede permitir que fácilmente este sea consumido por animales. En estos medios menos productivos, sometidos a un régimen de fuego intenso y frecuente, aunque sea un hecho raro en la familia Pinaceae, algunos pinos tienen la capacidad de rebrotar.

El registro fósil cretácico del subgénero *Pinus*, el que mejor expresa esos rasgos de adaptación al fuego, es amplio a través de América y Eurasia entre latitudes medias y altas (Myers y Rodríguez-Trejo, 2009), sugiriendo la ocurrencia de incendios recurrentes en una amplia escala durante estos momentos. Las innovaciones morfológicas citadas (gruesa corteza, serotinia, ramas derramadas) aparecieron al mismo tiempo que la atmósfera terrestre registraba concentraciones muy elevadas de oxígeno, lo que habría conducido a un gran aumento de la flamabilidad vegetal (He et ál., 2012). Considerando que muchos restos fósiles no pueden ser atribuidos a los subgéneros modernos de pinos (Gernandt et ál., 2008), es lógico pensar que las nuevas condiciones paleoatmosféricas provocaron la extinción de muchas especies incapaces de adaptarse al nuevo régimen de incendios.

El núcleo de Pinaceae que se adaptó a estos nuevos medios, hará 126 Ma, desarrolló importantes fenómenos de especiación y radiación a lo largo y ancho de todo el hemisferio norte, convirtiendo a los pinos en el grupo dominante. Sin embargo, hace 135 Ma las angiospermas comenzaron a diversificarse a su vez, y rápidamente incrementaron su importancia en los ecosistemas del Cretácico hará 100 Ma (Crane y Lidgard, 1989). Se cree que las primeras angiospermas (Magnólidas y pre-Magnólidas) no fueron más que malas hierbas del sotobosque de coníferas, a lo sumo arbustos o árboles de poca talla que vivían en zonas húmedas y oscuras, en hábitats alterados (Feild y Arens, 2007). Aunque su origen mayoritario era tropical, es posible que estas primeras angiospermas contribuyeran, junto con las cycas y los helechos, a ese primer régimen de incendios de superficie de baja intensidad que afectó a los bosques de coníferas del Cretácico Inferior. Entre 100 y 90 Ma atrás las monocotiledóneas y las primeras eudicotiledóneas ya habían surgido, divergiendo y migrando en el seno de los dominantes bosques de coníferas del hemisferio norte.

En el caso de los pinares de la Sierra de Gredos, como en el de otros que habitan la península ibérica, es notorio que la historia del bosque mediterráneo es el relato de esa adaptación continuada en el tiempo a los incendios que antes

se vio. Incluso si el ser humano pudo estar fuertemente implicado en esta historia, especialmente a partir de las primeras comunidades agrícolas y ganaderas del Neolítico hace unos 10-7 mil años, lo cierto es que este proceso adaptivo se retrotrae en el tiempo mucho más allá de lo que pueda pensarse, pues los fuegos de origen natural son, por decirlo de alguna manera, endémicos de la Región Mediterránea (Dubar et ál., 1995). Aunque las especies de pino mediterráneas evolucionaron bajo condiciones ecológicas similares, ellas se diversificaron hará unos 10 Ma y actualmente cuentan con historias demográficas y biogeográficas diferentes (Grivet et ál., 2013).



Fig. 15. El pino piñonero (*Pinus pinea*) es un ejemplo de especie tolerante al fuego mediante la estrategia de autopoda de sus ramas inferiores, evitando así el efecto de incendios de superficie. Pinares de Almorox (extremo suroccidental de Gredos).

El fuego ha jugado un papel fundamental en la evolución y propagación de los pinos desde que estos empezaron a evolucionar a inicios del Cretácico. Muchas especies de pinos desarrollaron adaptaciones morfológicas e historias biológicas adaptadas al fuego que les confirieron capacidad resiliente frente al régimen natural de incendios. Los seres humanos, a lo largo de la historia, han ido modificando los regímenes de fuego, teniendo un gran impacto en la vegetación en todos aquellos sistemas propensos al fuego, como los pinares, los cuales han visto reducir su área de distribución dramáticamente. Algunos pinares muy bien adaptados a los incendios, como los de *Pinus halepensis*, es probable, en cambio, que hayan ido expandiendo su área de distribución en detrimento de otros bosques menos tolerantes.

Como resultado del aclarado de los bosques mediante el fuego, en un paso previo para la instalación de cultivos agrícolas, los seres humanos han incrementado la frecuencia de los incendios en muchos lugares del planeta (Agee, 1998).

En Europa, América y el Sudeste asiático, este proceso surge como respuesta a un sistema agrícola de roza y quema del bosque, lo que ha permitido la expansión de ciertos pinares en diversas áreas, como por ejemplo *Pinus kesiya* y *P. merkusii* en Asia Sudoriental; aunque en la mayor parte de los casos lo que ha provocado es reducir sensiblemente el área de los pinares, especialmente en Centroamérica, Norteamérica y Europa (*P. ponderosa*, *P. sylvestris*), donde la intención primordial ha sido controlar estos incendios antrópicos.

En ocasiones se producen situaciones paradójicas: los pinares de *Pinus palustris* de las llanuras costeras del sureste norteamericano, que se han sostenido durante cientos de años gracias a la alta frecuencia de incendios superficiales, están siendo poco a poco reemplazados por bosques de quercíneas y *Pinus elliottii* ante la ausencia, por control, del fuego, con las consecuencias que se derivan de todo ello en la biodiversidad y conservación de especies en peligro de extinción. Otro de los grandes impactos que puede producirse, al suprimir el fuego de los pinares, es romper las complejas relaciones que se establecen entre pinos, incendios, insectos y patógenos.

El pastoreo ha sido y es otro de los factores limitantes en el desarrollo y expansión de los pinos, al favorecer la invasión de los pinares abiertos por pastos potencialmente muy inflamables, aumentando el riesgo y la frecuencia de los incendios. Ciertamente es, no obstante, que en casos particulares un pastoreo excesivo ha sido capaz de reducir la frecuencia de los incendios al disminuir la carga de combustible potencialmente inflamable.

En cualquier caso, pastoreo y pinares han mantenido un equilibrio relativamente estable y dinámico durante miles de años, y la Sierra de Gredos es un fiel ejemplo de estos hechos. Sin embargo, como luego se verá en el caso del pino albar (*Pinus sylvestris*), cuando el régimen de pastoreo ha cambiado, básicamente por un aumento exponencial incontrolable, dicho equilibrio se ha roto y los pinares han entrado en un declive del cual aún están despertando. En definitiva, la distribución de los pinares en muchas regiones del planeta se ha visto seriamente afectada por cambios en la intensidad de la presión pastoral (Carrión, 2001b); acelerada además por la variabilidad climática, la invasión de especies exóticas y los incendios.

En principio, podría suponerse que áreas que han estado sujetas a una presión pastoral muy alta pueden ser susceptibles de ser recolonizadas por los pinos toda vez que dicha presión ha sido reducida o eliminada. Así, por ejemplo, la expansión de dos pinos piñoneros norteamericanos (*Pinus edulis* y *P. monophylla*), durante el siglo XIX, ha sido atribuida al pastoreo; aunque no queda claro si se produce como un proceso de invasión de los pastizales y matorrales existentes, o como un proceso de recolonización de aquellos bosques que existieron con anterioridad a que la presión pastoral llegara a límites desmesurados. Los escenarios que se han propuesto en estos casos concretos son diversos, con la variabilidad climática pivotando alrededor, aunque son propuestas que en cierta manera podrían aplicarse a muchos otros pinares del planeta.

En definitiva, el análisis de la historia evolutiva de la familia Pinaceae indica con suficiente firmeza que el fuego ha sido un actor de selección natural desde

hace unos 126 Ma. El conocer si los incendios fueron igual de importantes en tiempos aún más remotos sigue siendo una cuestión abierta (He et ál., 2012). De momento, lo único que puede concluirse es que estos fueron inefectivos para pinos y otras coníferas durante los primeros 100 Ma de su existencia. A posteriori, los datos son mucho más concluyentes demostrando que la incidencia del fuego jugó un papel fundamental en la evolución de los ecosistemas terrestres y particularmente de los pinares. A partir del Pleistoceno, tras la aparición de los primeros homínidos, y sobre todo durante los últimos once mil años (Holoceno), con el desarrollo de civilizaciones y sociedades cada vez más complejas, al régimen de incendios naturales se sumó un factor singular: el ser humano.

3.4. LOS PINARES Y LA DINÁMICA ANTRÓPICA

Los seres humanos han interactuado con los pinos desde que los primeros homínidos tuvieron conocimiento de estos árboles en la Cuenca Mediterránea un millón de años atrás. Especies del litoral, como *Pinus halepensis*, sufrieron incendios intencionados de sus bosques desde que *Homo erectus* descubrió el fuego hace 800 mil años en Oriente Medio y aprendió a utilizarlo, aunque en África Oriental ya lo consiguió varios miles de años antes. En la península ibérica se documentan estas evidencias hará 500-300 mil años atrás en los yacimientos del Paleolítico Inferior de Torralba y Ambrona en la provincia de Soria, aunque el control medurado del fuego no parece darse hasta hace unos 125 mil años.

Tanto en la Antigua Grecia como en el Imperio Romano, así como muchas otras civilizaciones, manejaron y se sirvieron extensivamente de los pinares a lo largo y ancho de todo el Mediterráneo de varias maneras y para distintos propósitos. Esta importancia económica de los pinos mediterráneos se mantiene en la actualidad. A pesar de que el impacto de las actividades humanas sobre los pinares es obvio en la Región Mediterránea (Barbero et ál., 1998), en otras muchas partes de Eurasia se han explotado igualmente, sobre todo en el último siglo.

En Norteamérica, los pinos fueron elementos igualmente importantes de los bosques cuando los humanos llegaron al continente hará unos 14 mil años, y han mantenido esa importancia hasta día de hoy (Williams et ál., 2004). Los pinares también fueron objeto de deseo de diversas culturas precolombinas desde Centroamérica a los bosques boreales de Canadá, pues de ellos obtenían madera, resina y semillas con las que alimentarse. Grandes centros de población ubicados en el norte de México y el suroeste de los Estados Unidos llevaron a los pinares a un grado de explotación tal, durante los últimos 2500 años, que el impacto local sobre estos bosques casi llegó a extenuarlos. En los últimos cinco siglos, tras la conquista y colonización europea del continente americano, la mayor parte de la vegetación natural americana ha sido radicalmente alterada por las actividades humanas. La madera de pino tiene gran valor en la industria naval y de la construcción, habiendo sido los pinares uno de los bosques que más han sufrido el desarrollo de la civilización europea en el continente americano; especialmente reseñable durante los siglos XIX y XX con una floreciente industria de aserraderos y la expansión del ferrocarril.

El impacto del ser humano en el desarrollo y supervivencia de los pinares no se limita exclusivamente a los usos antes comentados, sino que otros muchos cambios en su fisionomía, de gran importancia, pueden ser atribuidos a uno a varios factores, especialmente peligrosos cuando interactúan entre ellos: cambios en el régimen de incendios, modificaciones del régimen de uso pastoral, actividades de explotación de la madera y resina, aclarados para el desarrollo de actividades agrícolas con el consiguiente abandono posterior, siembras intencionadas y otras manipulaciones de los ecosistemas naturales, alteración del biota original mediante introducción de especies exóticas, y polución de origen antropogénico.

Por poner unos ejemplos de lo hasta ahora comentado, valga el caso de *Pinus albicaulis*, especie nativa del oeste de Estados Unidos y Canadá, que en el pasado ocupó amplias áreas que fueron drásticamente destruidas por la industria minera; estando actualmente este pino amenazado por los incendios naturales e insectos. El fuego es, también, el principal factor de riesgo que afecta a las severamente fragmentadas poblaciones de *Pinus culminicola*, pino endémico de las cumbres de unas pocas montañas en el noreste de México, en los estados de Coahuila y Nuevo León, quien a pesar de vivir a gran altitud, entre 3000 y 3700 m, está fuertemente amenazado. Lo mismo le ocurre a *Pinus maximartinezii*, con dos únicas poblaciones reconocidas en el norte de México (Zacatecas y Durango), donde el fuego, a menudo asociado al pastoreo, está poniendo en serio peligro a un pino con un área de distribución muy restringida.

Otro tanto, el fuego como principal agente de amenaza, le sucede a *Pinus rzedowskii*, pino endémico de oeste de Michoacán en México, cuya población es sumamente pequeña en algo más de doce localidades separadas que apenas suman poco más de seis mil individuos. Afortunadamente, la regeneración en este pino es relativamente abundante, al menos en algunas subpoblaciones, y de hecho no más de mil individuos del total citado son adultos. La considerable diversidad genética de esta especie indica probablemente que su población fue mucho más copiosa en el pasado. Ganadería extensiva e incendios, como un factor común, también amenazan a *Pinus nelsonii* al sur de la Sierra Madre Oriental de México, donde este pino ocupa los piedemontes semiáridos y las mesas de dicha sierra en los estados de Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí y Tamaulipas; el gran peligro que se cierne sobre esta especie es lo severamente fragmentadas que se encuentran sus subpoblaciones.

Pinus torreyana es una especie de pino que merece una atención especial. Su área de distribución se restringe a California, donde dos poblaciones disyuntas están protegidas por las leyes estadounidenses. Sin embargo, fuera de su área de protección este pino está seriamente amenazado por la amplia urbanización del área de San Diego y Santa Bárbara donde vive. Las dos subpoblaciones son reconocidas como subespecies diferentes: la subsp. *torreyana* corresponde a la población situada al norte de San Diego, y la subsp. *insularis* a la de la isla de Santa Rosa. Es, sin dudas, el pino más raro y amenazado de los Estados Unidos, con apenas 4000-4500 individuos maduros entre ambas subpoblaciones. De hecho, está considerada como una especie en peligro crítico de extinción, a pesar de no ser explotada por su madera.

Pinus chiapensis, pino que se distribuye en México y Guatemala, está amenazado por la deforestación progresiva de su hábitat con el objetivo de convertirlo en zona agrícola. Lo mismo podría decirse de *Pinus occidentalis* –especie que antaño fue abundante en la República Dominicana y Haití– y *P. palustris* –endémica de las costas atlánticas de Estados Unidos, desde Virginia al este de Tejas–, cuyas poblaciones se han reducido notablemente desde tiempos históricos por procesos deforestadores. Curiosa es la situación de *Pinus radiata*, el pino de Monterrey, especie que de manera natural se distribuye por la costa pacífica de California y México, aunque ha sido utilizada en repoblaciones en el norte de la península ibérica. Este pino, del suroeste norteamericano, está amenazado por un pastoreo feroz, por la introducción de patógenos foráneos y la competencia con otros árboles ante la ausencia de incendios recurrentes. Las poblaciones de la variedad *radiata* constan de tres poblaciones disyuntas en las costas californianas; la variedad *binata* aparece únicamente en las islas mexicanas de Guadalupe y los Cedros. *Pinus tecunumanii* posee una distribución muy escasa en Centroamérica, donde se ve seriamente amenazada por multitud de procesos: deforestación, aclareo, incendios e intensa presión pastoral. Las poblaciones cubanas de *Pinus tropicalis*, donde el pino cubano es endémico de la mitad occidental de la isla, están amenazadas por la sobreexplotación debida al valor de su madera. Actualmente presenta dos subpoblaciones, una en la isla principal de Cuba (Pinar del Río) que está fragmentada a su vez en 10-11 localidades; otra en la isla de la Juventud o de los Pinos. La primera de ellas, además, está muy afectada por las repoblaciones emprendidas con otro pino, *Pinus caribaea*.

De *Pinus krempfii* ya se habló por ser uno de los pinos más inusuales a nivel morfológico y por su carácter endémico en un área muy pequeña de las tierras altas de Vietnam, donde vive a 1200-2000 m. Esta especie ha ido sufriendo un declive histórico de sus poblaciones por el fuego y la repoblación con otros pinos, pero también a causa de la guerra que azotó este país en la Segunda Guerra Mundial. A pesar de que sus bosques están protegidos en un Parque Nacional, las propias infraestructuras de desarrollo de este no han hecho sino fragmentar aún más sus amenazadísimas poblaciones. Endémico de un par de islotes al sur del archipiélago de Japón, *Pinus amamiana* ha sido explotado por su madera, aunque se ha visto seriamente amenazado por la introducción accidental de nematodos desde los Estados Unidos. *Pinus merkusii* tiene una distribución disyunta en Indonesia (Sumatra) y Filipinas; en Indonesia restringida a tres subpoblaciones (Aceh, Tapanuli y Kerinci) fragmentadas entre ellas por procesos deforestadores, no ocupando en la actualidad más de 130 mil hectáreas; la ubicación filipina también corresponde a áreas pequeñas y degradadas.

Pinus squamata ya fue citado con anterioridad por ser uno de los pinos más raros del mundo y encontrarse seriamente amenazado y en peligro crítico de extinción. Su única localidad conocida, confinada a la región china de Yunnan, apenas alberga unos 29 individuos –de los cuales 18 son maduros y portan piñas– separados en dos pequeñas subpoblaciones que distan apenas un kilómetro entre ellas. Este pino tan escaso ha sido explotado por su madera y para la elaboración

de carbón, y desafortunadamente ni siquiera ha sido utilizado como planta ornamental o de repoblación en otros lugares del mundo y menos en su área natural, donde su regeneración además es muy limitada. En paralelo, tiene el inconveniente de que en su hábitat compite con otros pinos como *Pinus yannanensis* y *P. armandii*, además de con otras especies de caducifolios.

En Europa, *Pinus nigra* subsp. *dalmatica* es una subespecie de pino endémica de las áreas costeras de Croacia, donde el sobrepastoreo es el principal riesgo que corren sus poblaciones. *Pinus pinaster* subsp. *renoui* es una subespecie particular de pino resinero que se distribuye fragmentada y disyuntamente a lo largo de la costa mediterránea norteafricana, desde el norte de Marruecos al oeste hasta la frontera entre Argelia y Túnez al este, a veces por encima de 2000 m. Teniendo en cuenta que esta subespecie no compite con ningún otro pino, ha de entenderse el sumo peligro que corren sus poblaciones a causa de su explotación para la obtención de madera.



Fig. 16. *Pinus oocarpa*. Este pino centroamericano (este de México al noroeste de Nicaragua) vive entre 900 y 2400 m, siendo considerado uno de los ancestros de los pinos mexicanos.

La recolección de semillas de pino (piñones) para consumo humano tiene igualmente un larga tradición en la historia de la humanidad y hasta 29 especies de pino han sido utilizados para este propósito (Kunkel, 1984), caso de *Pinus cembra*, *P. koraiensis*, *P. pinea* y *P. sibirica* en Eurasia; *P. coulteri*, *P. lambertiana*, *P. sabiniana* y otras muchas especies en América del Norte y Central. En algunas sociedades, los piñones han sido un recurso económico natural imprescindible e insustituible, como ocurrió, durante unos cuantos buenos años, con la recolección de las semillas de *Pinus gerardiana* a mediados del siglo pasado, que produjo ingresos a cerca de trece mil habitantes de las montañas de Sulaimán, en Pakistán, al noroeste del Himalaya. En la parte india del rango de distribución de este llamado pino azul, la

intensa recolección de sus piñones y el voraz apetito de cabras y ovejas están evitando su regeneración. En México, *Pinus maximartinezii* está en peligro de extinción pues su área de distribución se circunscribe al cerro de los Piñones en Zacatecas, pero sus semillas se siguen recolectando de manera abusiva y en muchas ocasiones para alcanzar los piñones se rompen las ramas sin ningún miramiento.

En último término, debe señalarse que a pesar de las muchas amenazas que se ciernen sobre las especies de pino, o sobre los pinares como bosques que son, estas también pueden revertir la situación. Muchas coníferas han sido plantadas en todo el mundo, tanto con fines forestales como ornamentales. Algunas han escapado fuera del área de plantación convirtiéndose en *aliens*, en especies extrañas en una flora que les es ajena (Richardson, 1998). Más de 30 especies de coníferas han sido reportadas como invasivas en al menos un país (Richardson y Rejmánek, 2004).

Estas especies introducidas pueden llegar a cambiar drásticamente los ecosistemas originales, transformándolos en otros radicalmente distintos al reducir la diversidad estructural, alterando las formas de vida dominantes, incrementando la biomasa, interrumpiendo la dinámica natural de la vegetación, modificando el ciclo de nutrientes y alterando el régimen hidrológico (Richardson et ál., 1994; Richardson y Higgins, 1998; Levine et ál., 2003). Por supuesto, el éxito de la invasión depende del potencial intrínseco de las especies que van a ser invadidas, de la susceptibilidad de la comunidad de destino a invadir, del número de individuos introducidos, y, finalmente, de la diversidad de intentos de invasión acaecidos (Richardson, 2006).

Evidencias recientes vienen a demostrar que el éxito de la invasión está muy relacionado con la similitud climática entre el área natural de la especie invasora y el área a invadir (Williamson, 1996; Thuiller et ál., 2005b; Núñez y Medley, 2011). Por ello, no resulta extraño que muchos pinos mediterráneos hayan invadido con éxito zonas del planeta, como Sudáfrica o Sudamérica, que cuentan con un clima muy semejante al de la Cuenca Mediterránea.

La mayor preocupación actual en referencia a coníferas invasoras se centra en el hemisferio sur, donde los pinos empezaron a ser plantados no hace más de 200-300 años. En la actualidad, al menos 16 especies del género *Pinus* se han convertido en plantas invasoras de los ecosistemas de Sudamérica, Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica (Richardson y Higgins, 1998).

Especialmente preocupante es la situación en Sudáfrica, donde al menos ocho especies invasivas han sido documentadas. En la región del Cabo, que tiene un clima de tipo mediterráneo, su vegetación arbustiva más característica, conocida como *fynbos*, ha sido ampliamente invadida por pinos, entre los que se cuentan especies típicas de la Cuenca Mediterránea como *Pinus pinaster*, *P. canariensis*, *P. pinea* o *P. halepensis*, pero también *P. radiata*, *P. patula*, *P. elliottii* y *P. taeda* (Moran et ál., 2000). Hechos similares se han documentado en Australia y Nueva Zelanda, donde muchas coníferas exóticas fueron plantadas hace más de un siglo.

En Sudamérica la situación es aún más grave, pues amplias zonas fueron repobladas con coníferas, debido a la fuerte demanda de madera, y muchas de dichas

especies se han convertido hoy en invasoras sumamente peligrosas (Richardson et ál., 1998). En Europa la situación quizá no es tan terrible, a pesar de que hasta ocho especies de pinos han sido reportadas como invasoras: *Pinus banksiana*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. ponderosa*, *P. radiata*, *P. rigida*, *P. strobus* y *P. wallichiana*, más el híbrido *P. mugo* x *rotundata* (Carrillo-Gavilán y Vilà, 2010; Núñez y Medley, 2011).

3.5. GENÉTICA, CLIMA Y CONSERVACIÓN

Los pinares han estado sometidos a cambios climáticos, más o menos abruptos, durante toda su historia evolutiva. Los últimos 20 mil años de evolución de estos bosques, desde el Último Máximo Glacial (25-15 mil años) hasta la actualidad, es decir desde la última transición entre un periodo glacial y el presente interglacial, están muy bien documentados y son especialmente relevantes para entender el pasado y el presente de este tipo de bosques, pero también su futuro frente a los escenarios de cambio climático previstos.

Algunas especies, como *Pinus banksiana* o *P. sibirica*, han experimentado completos desplazamientos geográficos desde su área de distribución hace 20 mil años hasta la que presentan en la actualidad. Otras, en cambio, como *Pinus strobus*, *P. edulis* o *P. ponderosa* var. *scopularum*, se han ido expandiendo hacia el norte, desde su pequeñas y aisladas poblaciones de antaño, para ocupar hoy vastos territorios (Kremenetski et ál., 1998; Lanner y Van Devender, 1998). Al contrario, *Pinus flexilis* y *P. remota* han sufrido una dramática contracción y fragmentación en su distribución, en el mismo periodo que las anteriores (Betancourt et ál., 1990). En definitiva, la conclusión más importante que podemos extraer de tales datos es que una amplia distribución geográfica y abundancia en el pasado, o en el presente, no garantiza de manera alguna la estabilidad de los rangos de distribución de los pinos, ni de su abundancia, frente a la variabilidad climática que ha experimentado el Cuaternario durante los casi dos últimos millones de años, ni frente a la que se estima sufrirá el clima en el futuro inmediato.

Aquellas especies de pinos que han permanecido más o menos estables en su área de distribución, han sufrido, sin embargo, progresivos cambios en su composición florística y estructura según el clima ha ido cambiando. De igual manera que los regímenes de fuego han variado dramáticamente durante los últimos once mil años (Holoceno), en los pinares montanos y boreales tanto los parámetros de temperatura como de precipitación también lo han hecho (Carcaillet et ál., 2001). Las expansiones y contracciones de los pinares, hacia cotas por encima o por debajo de la línea de bosque respectivamente, han estado delimitadas por el clima fundamentalmente; lo mismo que su dinámica altitudinal en el ecotono con otras formaciones forestales. Incluso podría decirse que las poblaciones de pinos en los bosques se han incrementado o han decrecido, en los últimos miles de años, en respuesta al cambio climático.

La importancia de la conservación de la diversidad genética de los árboles ha sido largamente reconocida desde hace muchos años (Petit et ál., 1998), pero solo en fechas relativamente recientes han empezado a acometerse estudios detallados

para caracterizar el ADN de especies forestales longevas y su variabilidad a lo largo de toda su área de distribución. Estos análisis genéticos son de gran importancia para una mejor gestión y manejo de los bosques (González Martínez et ál., 2003), para la sostenibilidad de los recursos genéticos botánicos, y para la conservación de la biodiversidad de especies raras, endémicas, relictas o en peligro de extinción frente al calentamiento climático futuro (Pautasso, 2009). A su vez, son claves para reconocer, a lo largo de la historia evolutiva de cada especie arbórea, los efectos de la fragmentación de las poblaciones, la reconstrucción de potenciales áreas de refugio durante los periodos glaciares, y para delimitar las rutas de migración en el tiempo y en el espacio, en algunos casos motivadas por el impacto de las actividades antrópicas. Tal diversidad puede estructurarse a distintas escalas, inter e intrapoblacionalmente, y en el segundo caso incluso a nivel de subpoblación o de un grupo de individuos próximos (Escudero et ál., 2003). Su distribución, por su parte, queda definida por la selección natural, los procesos de migración y deriva genética, eventos demográficos y sucesos históricos, que hayan intervenido en la expansión, contracción y fragmentación de las poblaciones de la especie en estudio, su aislamiento en refugios glaciares y procesos de recolonización (De Lucas, 2009).

En estudios de ecología vegetal y evolución, uno de los intereses principales consiste en entender los procesos que regulan las similitudes o diferencias en el patrón genético espacial de las poblaciones. Teniendo en cuenta que las plantas están directamente influenciadas por las características específicas de su hábitat, la información de tipo espacial resulta un elemento fundamental a considerar cuando se intentan delimitar los recursos genéticos, la conectividad de los hábitats y la distribución de las especies (Murphy et ál., 2008). Si una amplia región geográfica es dividida en áreas más pequeñas, caracterizadas por su heterogeneidad ambiental, e incluso si la deriva genética ha actuado (aislamiento debido a la distancia), es esperable encontrar una estructura genética espacial con variación en la frecuencia de ciertos genotipos entre las áreas consideradas (Heywood, 1991). La distribución de la variabilidad genética dependerá no solo de los diversos sistemas de reproducción particulares (fenología floral, producción de flores, frutos y semillas, rangos de fecundación cruzada, así como la variación interanual de estos fenómenos), sino también de la dispersión de polen y semillas, de la capacidad de supervivencia a través de los ciclos vitales y de la densidad poblacional (Floran et ál., 2011). A pesar de que la transferencia genética en las plantas incluye tanto al polen como a las semillas, los datos empíricos conocidos parecen indicar que el desarrollo de cierta estructura genética espacial entre las poblaciones de una misma especie está básicamente mediado por la dispersión seminal (Hamrick y Nason, 1996).

Se conocen muchos ejemplos de especies cuyo empobrecimiento genético está relacionado con la fragmentación de su hábitat o con una explotación desmesurada de sus bosques (Young et ál., 1996). Este es el caso de las poblaciones de *Cedrus libani* en el Líbano, que muestran severos casos de deriva genética como consecuencia de largo periodos de intensa explotación y fragmentación poblacional (Fady et ál., 2008). La fragmentación altera notablemente la estructura

genética de las poblaciones, pues al disminuir el número de individuos y romperse la continuidad espacial de estas, se tiende a la reducción de flujo genético existente entre ellas, lo que incrementa sustancialmente los procesos estocásticos de deriva genética (De Lucas, 2009). Peor aún, si estos hechos acontecen en poblaciones muy reducidas, como las que presentan algunas especies de pinos en la Sierra de Gredos, la pérdida de variabilidad genética, unida a un elevado nivel de endogamia, puede dar lugar una disminución singular de la capacidad adaptativa de sus individuos a los cambios climáticos, reduciéndose con ello su capacidad de supervivencia enormemente.

Muchos estudios, acerca de la estructura geográfica de la diversidad genética en árboles, muestran fenómenos de aislamiento debidos a la distancia. Por ejemplo, existe una evidente relación positiva entre la distancia genética y la geográfica. En Europa, estudios recientes en este sentido incluyen análisis genéticos amplios en el área de distribución de *Pinus pinaster* (Burban y Petit, 2003) y *P. pinea* (Vendramin et ál., 2008). Estos análisis integrales pueden ser indicativos sobre qué regiones deben ser prioritarias para la conservación de acuerdo a una diversidad genética excepcional. Por ejemplo, ‘puntos calientes’ de diversidad genética han sido identificados para *Pinus pinaster* tanto en el centro como en el sureste de la península ibérica (Bucci et ál., 2007). De igual manera, las poblaciones de *Pinus sylvestris* de los Apeninos italianos, que se encuentran en el límite sur de su área de distribución, muestran una variabilidad genética muy pequeña en comparación con las de los Alpes, posiblemente como consecuencia de su progresivo aislamiento desde los inicios del Holoceno y las rutas de migración postglacial seguidas (Cheddadi et ál., 2006; Pyhäjärvi et ál., 2008). Sin embargo, dichas poblaciones remanentes de los Apeninos merecen ser conservadas dada su específica constitución genética. Por otra parte, dado que las estimaciones de diversidad genética en una misma población no suelen ser correlacionadas con otros rasgos, no es aconsejable basar las estrategias de conservación de las especies arbóreas en los recursos genéticos de un número limitado de poblaciones, ni siquiera si estas poseen una alta diversidad en relación a otras.

Investigaciones sobre la variabilidad genética de numerosas especies arbóreas han revelado que los principales patrones de diversidad tienen relación con su aislamiento en zonas refugio durante los periodos más fríos de las glaciaciones del Cuaternario; mientras que su expansión geográfica ocurriría en los periodos interglaciares (Hewitt, 2000). De hecho, las fluctuaciones climáticas de este periodo de la historia de nuestro planeta han dejado una profunda huella en la diversidad genética de las especies arbóreas, permitiendo relacionar la interacción entre el nicho climático y la sensibilidad al cambio climático de estas (Comes y Kadereit, 1998).

Los periodos fríos del Pleistoceno tuvieron un impacto dramático sobre la mayoría de especies que vivían en regiones templadas, obligándolas a migrar a zonas donde pudieran sobrevivir (Taberlet et ál., 1998). En este sentido, en las últimas décadas los estudios paleobotánicos están demostrando como muchas especies arbóreas restringieron su hábitat a refugios glaciares localizados en el sur de Europa durante el Último Máximo Glacial hará unos 25-15 mil años

(Bennet et ál., 1991), periodo durante el cual una gran proporción de la flora arbórea europea sucumbió fruto de las repetidas glaciaciones y de la aparición del clima mediterráneo con su característico periodo estival seco. La escasez de refugios glaciares cálidos y húmedos causó numerosas extinciones, las cuales afectaron a aquellas especies más sensibles a las heladas y las sequías (Svenning, 2003). Especies de pinos termófilos, como *Pinus pinea* o *P. halepensis*, han sido sometidas a fluctuaciones demográficas enormes en el pasado, como consecuencia de su poca capacidad adaptativa a los recurrentes periodos fríos glaciares; aunque la migración de otros pinos (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata*) a cotas altitudinales superiores permitieron el mantenimiento de tamaños poblacionales importantes y cierta variación genética en estas especies más tolerantes al frío (Soto et ál., 2010).



Fig. 17. Pinares de *Pinus uncinata* en el Parque Nacional de Ordesa, Pirineo aragonés.

Por supuesto, el conocimiento acerca del grado en que los caprichos climáticos del pasado afectaron la distribución y la diversidad genética de las especies arbóreas, es una condición necesaria para predecir la dinámica de las mismas especies ante el futuro cambio climático. Si los últimos dos millones de años se han caracterizado por la alternancia de periodos fríos glaciares con otros más cálidos interglaciares, las previsiones climáticas del futuro nos hablan de un calentamiento progresivo. De hecho, las condiciones climáticas del presente interglacial, el Holoceno, tendentes a un aumento progresivo de la temperatura durante los últimos once mil años, han provocado que algunas especies forestales hayan migrado hacia cotas altitudinales más altas encontrando refugio en la alta montaña. Ejemplos de estos hechos los encontramos en *Pinus cembra* en los Alpes y los Cárpatos orientales, pero también en *P. sylvestris* en la Meseta Norte castellana (Robledo Arnuncio et ál., 2005). En conclusión, las consecuencias de futuros

cambios climáticos, en los patrones de precipitación y temperatura, sobre la conservación de especies forestales y sobre su diversidad genética, están aún poco explorados, pero ya empiezan a vislumbrarse.

Los cambios climáticos que se prevén para el futuro afectarán a los ecosistemas dominados por los pinos de varias y complejas formas. Estos cambiarán los regímenes de perturbación (pastoreo, incendios), la estructura demográfica, las tasas de crecimiento y la composición florística (Richardson et ál., 2007). Algunos de estos hechos pueden haberse iniciado ya. Un crecimiento radial progresivo en *Pinus ponderosa*, en el Pacífico noroeste de América de Norte, se observa desde 1950, particularmente en años secos, lo que se ha atribuido al aumento de la concentración atmosférica de CO₂ y de la intensidad y frecuencia de los incendios. Las poblaciones de *Pinus edulis*, del sureste norteamericano, han diezmado considerablemente a causa de la infección por escarabajos que comen su madera, especialmente aquellas que están sometidas a estrés por aridez. Yemas, brotes y ramas jóvenes de muchas especies de pino que viven en zonas montañosas están siendo devastadas por coleópteros desfoliadores, cuyo auge está relacionado con recientes anomalías de las temperaturas invernales. La procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*), un lepidóptero cuya oruga (fase de larva) se alimenta profusamente de las acículas de los pinos, es una plaga muy extendida en la península ibérica –bien conocida en todo Gredos sobre el pino resinero (*Pinus pinaster*)–, especialmente en aquellos territorios sometidos a estrés hídrico.

Una de las principales problemáticas que aborda la biogeografía futura de los pinos es saber cómo ajustarán su área de distribución frente a los escenarios de cambio climático propuestos para el siglo XXI. Los modelos de distribución realizados indican que muchas especies se desplazarán, a menudo



Fig. 18. Ejemplar centenario de *Pinus sylvestris* en la Sierra del Arenal.

drásticamente, a causa del efecto invernadero (Thompson et ál., 1998). Aunque estos modelos y sus respectivos escenarios están en desarrollo, permiten predecir, de una manera muy fiable, la futura distribución de los pinos y de otras especies, indicando, al menos, la magnitud del cambio biogeográfico esperable. Es cierto que muchos modelos ignoran la diversidad genética, la cual, evidentemente, tiene un papel fundamental en la habilidad de los pinos para irse ajustando al cambio climático venidero. Pero están evolucionando a un ritmo vertiginoso y pronto se dispondrá de modelos cuyas predicciones se acercarán mucho a la verdadera realidad que nos espera.



Fig. 19. Pino de la Centenera (*Pinus nigra*). Este ejemplar sobrevive aislado en el cerro de las Campanas (Macizo Central de Gredos) fruto de intensos incendios forestales que han asolado esta parte de la sierra. Tiene más de 200 años de edad, 18 m de altura, casi 180 cm de diámetro y un perímetro de 3,70 m. Está considerado 'Árbol Singular de Castilla y León'.

4. MÉTODOS Y DISCIPLINAS

En la península ibérica, como en muchas otras áreas del planeta, los bosques han sido eliminados progresivamente durante los últimos siglos. Por ello, la distribución actual de muchas especies forestales es indudablemente más pequeña de la que originalmente pudieron ocupar; más evidente aún cuando esta reducción está relacionada con actividades humanas (Felicísimo et ál., 2002). La distribución pasada de muchas especies arbóreas ha sido estudiada desde distintos puntos de vista: análisis de polen fósil, estudios moleculares (filogeografía), y modelización. La paleopalinología es una técnica clásica que provee muchísima información a tal respecto (Huntley y Birks, 1983), pero tiene el inconveniente de que no siempre es posible diferenciar los morfotipos polínicos a nivel específico, como ocurre en el género *Quercus* pero también en *Pinus*, lo que dificulta analizar sus rangos de distribución en el pasado (Taberlet et ál., 1998; Alba et ál., 2010).

En las últimas décadas, los estudios filogeográficos, basados en marcadores moleculares, han arrojado mucha información sobre áreas refugio y rutas de migración y recolonización postglacial de numerosas especies forestales europeas (Hewitt, 1999, 2000, 2001; Petit et ál., 2002, 2003, 2005a, 2005b; Cheddadi et ál., 2006). Finalmente, entre las técnicas de modelización, las más usuales han sido aquellas basadas en datos paleoclimáticos, a veces apoyados en el registro fósil palinológico o en la predicción de tipos funcionales de las plantas; aunque estas técnicas han evolucionado sobremanera gracias a los escenarios climáticos, pasados y futuros, emulados por el Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPPC en su acrónimo inglés).

La historia biogeográfica de los pinares, en tanto bosques o formaciones forestales, así como de los pinos en tanto especies de la flora, puede trazarse, en el tiempo y en el espacio, gracias a las disciplinas científicas referidas: unas de índole paleobotánica; otras relacionadas con el crecimiento de estos árboles y las 'señales' guardadas en sus anillos (dendrológicas); algunas basadas en marcadores genéticos particulares que permiten establecer relaciones inter e intrapoblacionales así como áreas refugio y rutas de migración; las últimas, quizá las más novedosas, permiten estimar áreas de distribución a partir de modelos climáticos pasados y futuros. Brevemente repasaremos estas disciplinas y su importancia en la investigación sobre los pinares gredenses.

4.1. PALEOBOTÁNICA

Dentro de esta disciplina se diferencian varias ramas, cada una de las cuales se dedica al estudio pormenorizado de un tipo de resto fósil o subfósil, los cuales básicamente pueden clasificarse en dos grandes grupos: i) microrrestos o restos microscópicos (pólenes, microfósiles no polínicos, almidones, fitolitos); ii) macrorestos (semillas, frutos, carbones, maderas, etc.), que aunque son apreciables a simple vista pueden requerir microscopía.

4.1.1. Palinología

La paleopalinología es la disciplina dedicada al estudio de los granos de polen, esporas y otros microfósiles no polínicos que aparecen en los sedimentos del pasado, ya sea procedentes de contextos naturales (turberas, lagos, humedales) o de yacimientos arqueológicos (López Sáez et ál., 2003). Estos estudios permiten reconstruir la dinámica de la vegetación en un sentido diacrónico —a lo largo de periodos de tiempo dilatados que van desde millones de años atrás hasta hace décadas e incluso años—, trazar vías y causas de la expansión o retracción de bosques o especies particulares, así como ofrecer una aproximación a las condiciones climáticas del pasado (Carrión, 2012).

La paleopalinología parte de la premisa de que la relación cuantitativa del polen con la vegetación es lineal; es decir, cuanto más representada esté una especie en un ecosistema más lo estará también su polen en los espectros polínicos (Carrión et ál., 2012). En los contextos naturales la extracción de los sedimentos se realiza mediante una sonda, mientras que en los yacimientos arqueológicos se muestrea directamente sobre los perfiles estratigráficos o unidades concretas de la excavación. Tales sedimentos pueden ser posteriormente datados de manera absoluta (normalmente mediante la técnica del carbono-14) para así obtener una cronología precisa y establecer los cambios en la vegetación a lo largo del tiempo en una escala temporal claramente definida.

Esta disciplina existe como tal gracias a varios hechos concretos: en primer lugar a la gran resistencia de la pared polínica a la degradación microbiana, química y física, gracias a que su capa exterior (exina) es muy resistente y fosiliza mientras que el contenido celular del grano de polen se degrada; en segundo, a que la dispersión del polen de muchas especies, particularmente arbóreas, se lleva a cabo por el viento y tiene gran amplitud espacial; en tercero, a que los granos de polen tienen un gran valor taxonómico dado que cada especie cuenta con características morfológicas distintas (tamaño, forma, ornamentación de la exina, tipos y números de aperturas, etc.).

El tratamiento físico-químico para extraer el conjunto de palinomorfos de un sedimento, sea cual fuere su naturaleza, consta de una serie de procesos que permiten eliminar carbonatos, silicatos y otros elementos orgánicos para al final obtener un residuo únicamente compuesto de pólenes y esporas y a veces también microcarbones y otros microfósiles no polínicos. Estos son identificados

posteriormente bajo el microscopio óptico y tratados estadísticamente. Los resultados palinológicos normalmente se presentan en forma de diagramas polínicos, ya sea mediante curvas continuas en el caso de turberas y lagos o mediante histogramas en los yacimientos arqueológicos.

En la Sierra de Gredos los registros sedimentarios estudiados corresponden por igual a yacimientos arqueológicos de distintos periodos cronoculturales como a turberas y algún registro lacustre. La diferencia entre ambos reside en que los primeros, los yacimientos, son ventanas cronológicas cerradas, ya que únicamente informan de aquellos momentos del pasado correspondientes a las culturas que los habitaron. Los segundos, particularmente las turberas, tienen en cambio una cronología continua, sin hiatos temporales, permitiendo una reconstrucción de la dinámica vegetal mucho más precisa. Las turberas son ecosistemas húmedos (humedales), formaciones vegetales propias de zonas inundadas de agua, muy pobres en nutrientes y con una importante falta de oxígeno en el sedimento, donde la materia orgánica se descompone gradualmente, en condiciones de escasez de oxígeno, dando lugar a una roca orgánica llamada turba. Se caracterizan por la capacidad singular de acumular y almacenar restos de plantas muertas, como musgos, juncos, cañas, arbustos y árboles en forma de turba en terrenos anegados. Constituyen verdaderos islotes de biodiversidad, ya que a ellas restringen su hábitat ciertas especies vegetales y animales, algunas de ellas verdaderas reliquias de la época glacial.

La identificación de ciertos morfotipos polínicos no siempre puede alcanzar el nivel taxonómico de especie, dado que las particularidades de la exina no siempre son distinguibles al microscopio óptico. En muchos casos apenas se llega al nivel de familia, en otros al del género, en muchos al de un morfotipo concreto que pueden englobar varias especies, en los menos a nivel específico. Las quercíneas y los pinos son buenos ejemplos de estos hechos.

Uno de los procesos que la investigación palinológica pone sobre la mesa, de gran importancia para entender la evolución temporal de los ecosistemas, es la dinámica de la antropización. Esta, desde un punto de vista paleoambiental, debe entenderse a partir de la convergencia de distintas señales de antropización que no a partir de una sola (López Sáez et ál., 2003). Entre estas señales pueden citarse las siguientes: deforestación, presencia de pólenes de plantas antrópicas incluyendo cereales, desarrollo de una maquía o de etapas degradativas, señales de incendio, procesos de eutrofización, indicios de pastoralismo, incremento de heliófitos y plantas típicas de zonas aclaradas, etc. La antropización del medio es, de hecho, el mecanismo de transformación y manipulación de los ecosistemas naturales bajo la influencia del ser humano, el cual explota sus recursos (caza, pesca, recolección, agricultura, ganadería, etc.).

En general, las plantas favorecidas por las actividades humanas pueden subdividirse en dos categorías, siendo los palinormofos indicativos de ellas los siguientes: a) apófitos: son las plantas indígenas que están positivamente influenciadas por el ser humano, indicadoras de prados, pastos y tierras removidas. Aquí se incluyen, entre otros palinomorfos, *Artemisia*, *Asteraceae* p.p., *Cannabis/Humulus*,

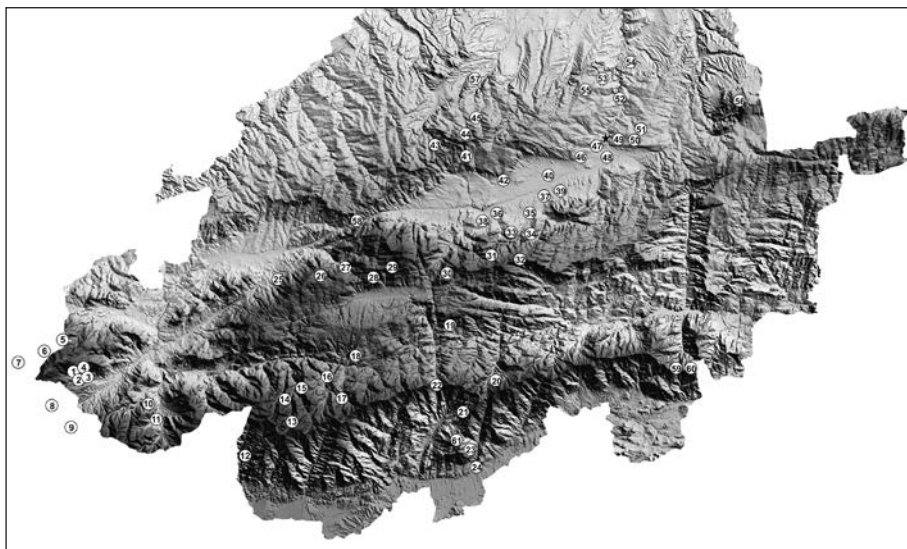


Fig. 20. Registros palinológicos de la Sierra de Gredos. Las referencias bibliográficas de cada uno de ellos pueden consultarse en López Sáez et ál. (2014), salvo secuencias posteriores: 1 Garganta de la Solana; 2 Presa del Duque; 3 Garganta del Trampal; 4 Barrera de las Corzas; 5 La Covatilla; 6 El Quemal-Candelario; 7 Dehesa de Navamuño, Peña Negra y Cuerpo de Hombre; 8 Jerte; 9 La Panera; 10 Navalguijo; 11 Garganta de los Caballeros; 12 El Raso; 13 Laguna Grande de Gredos; 14 Cuerda del Cervunal; 15 Garganta de las Pozas; 16 Hoyos del Espino; 17 Los Conventos; 18 Navarredonda; 19 Hoyocasero; 20 Puerto de Serranillos; 21 San Esteban del Valle; 22 Puerto del Pico y Fuente de la Leche (Serra, 2014; López Sáez et ál., 2016a; Robles López et ál., 2018); 23 Lanzahíta; 24 Eliza; 25 Puerto de la Peña Negra; 26 San Martín de la Vega del Alberche; 27 Puerto de Chía; 28 Garganta del Villar; 29 La Serrota; 30 Trío los Pingos; 31 Prado de las Zorras; 32 Pico Zapatero; 33 Ulaca; 34 El Picuezo-Sotalvo; 35 Riatas; 36 Las Lagunas; 37 Dehesa de Río Fortes; 38 Baterna; 39 El Morcuero; 40 La Ladera; 41 El Picuezo-Guareña; 42 Los Itueros; 43 Puerto de las Fuentes; 44 Las Pozas-Amblés; 45 Narrillos del Rebollar; 46 Fuente Lirio; 47 Cerro de la Cabeza; 48 Valdeprados; 49 Aldeagordillo, Tiro de Pichón y Cerro Hervero; 50 Laguna de los Casares; 51 Guaya y La Viña; 52 Las Cogotas; 53 Castillo de Cardeñosa; 54 Gravera de Puente Viejo; 55 Castillejos de Sanchorreja; 56 Ojos Albos; 57 Mesa de Miranda; 58 Puerto de Villatoro; 59 Puerto de Casillas; 60 Pozo de la Nieve y Labradillos (Luelmo Lautenschlaeger, 2015; Robles López et ál., 2017a, 2017b); 61 Fuente del Pino Blanco (Robles López et ál., 2018).

Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, *Plantago major/media* tipo, Poaceae p.p., *Campanula* tipo, *Polygonum aviculare* tipo, *Polygonum bistorta* tipo, Fabaceae p.p., *Rumex acetosa* tipo, *Rumex acetosella* tipo y *Urtica dioica* tipo. Algunas de estas, como los llantenos y las ortigas son indicadoras, además, de presión pastoral; b) antropócoras: son plantas que pueden considerarse introducidas por los seres humanos, los cuales han sido, por tanto, los vectores dispersores de sus semillas. Usualmente son indicadoras de actividades de arado. En este grupo se incluyen, por ejemplo, *Plantago lanceolata* por su papel de planta que coloniza las tierras abandonadas, siendo un magnífico diagnóstico de diversos sistemas de rotación

de los cultivos, así como de pastos sometidos a un intenso pastoreo; los cereales, las leguminosas cultivadas, ciertas quenopodiáceas indicadoras de terrenos arados, la verdolaga (*Portulaca oleracea*), *Linum*, *Spergula*, etc. La detección palinológica de la modificación antropógena del medio puede proporcionar evidencias de presencia humana antes de que la información arqueológica esté disponible. La precisión con la cual la influencia humana se puede detectar, a partir de los espectros polínicos, es facilitada enormemente por la existencia de actividades agrícolas, las cuales alteran sensiblemente el entorno.

También algunas esporas de hongos nos informan de los procesos de antropización: las procedentes de especies coprófilas de los géneros *Podospora*, *Sordaria*, *Sporormiella* o *Cercophora*, entre otros, indican la presencia *in situ* de excrementos derivados de la cabaña doméstica; por tanto de actividades de pastoreo. Otras, de hongos pirófilos como ciertas especies de *Chaetomium* y *Coniochaeta*, pueden ser puestas en correlación con fenómenos de incendio, naturales o inducidos. La utilización singular de los indicadores polínicos de antropización, en definitiva, nos provee de una información única, a partir de la cual evaluar los procesos evolutivos que han afectado a los ecosistemas, particularmente a los pinares de la Sierra de Gredos, discerniendo las razones de su estado de conservación actual: diferenciando, por ejemplo, aquellos procesos relacionados directamente con la dinámica antrópica respecto a los motivados por la variabilidad climática.

En los pinos de Gredos, gracias a su morfología polínica es posible diferenciar las cuatro especies existentes. No obstante, tal diferenciación no siempre se ha hecho —en realidad es relativamente reciente—, lo que limita en cierta manera la interpretación del registro paleoambiental. El polen de los pinos es bisacado o vesiculado, es decir su cuerpo (*corpus*) está provisto de dos alas (*sacca*) que facilitan su dispersión por el viento. La diferenciación morfológica de los tipos polínicos en *Pinus* presentes en Gredos puede llevarse a cabo según la siguiente clave dicotómica:

- Anchura del cuerpo del grano mayor de 50 μm ■
- Anchura del cuerpo del grano menor de 50 μm ○
- Cresta del grano gruesa e irregular, con picos y valles: *Pinus pinaster*
- Sin las características anteriores: *Pinus pinea*
- Cuerpo del grano de tendencia aplanada (altura del cuerpo menor):
Pinus nigra
- Cuerpo del grano no aplanado (altura del cuerpo mayor): *Pinus sylvestris*

En la interpretación paleoambiental de los datos palinológicos hay que tener siempre en cuenta el tipo de dispersión de cada especie. Aquellas que son anemófilas, cuyo polen se dispersa por el viento, producen mucha más cantidad, por lo que consecuentemente tenderán a estar sobrerrepresentadas en los espectros polínicos; mientras que las zoófilas, cuya polinización depende de los animales, producen mucho menos polen y su representación porcentual es siempre menor. Los palinólogos son conscientes de estos hechos y los tienen siempre en cuenta a la hora de interpretar sus resultados.

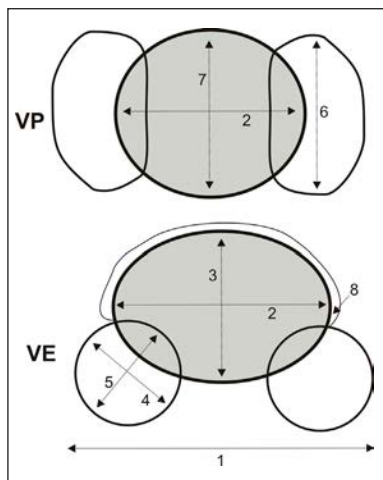


Fig. 21. Parámetros morfológicos del polen del género *Pinus* en la Sierra de Gredos: VP, vista polar; VE, vista ecuatorial. 1, tamaño total del grano; 2, anchura del cuerpo; 3, altura del cuerpo; 4, anchura de las alas o sacos; 5, altura de las alas; 6, longitud de las alas.

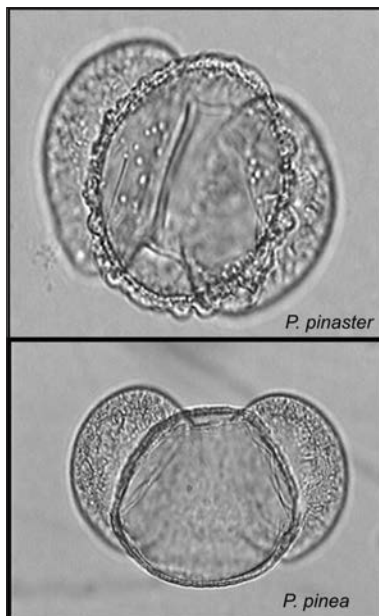


Fig. 22. Detalle al microscopio óptico del polen de dos especies de pino gredenses.

Los pinos son anemófilos, aunque la capacidad dispersiva de su polen y su representatividad en los espectros polínicos depende de varios parámetros: densidad de la masa forestal originaria, la distancia a esta, las condiciones climatológicas y orográficas locales y regionales, y la velocidad de sedimentación o caída del polen en condiciones de aire calmado (Castaing y Vergeron, 1973; Grega et ál., 2013). Para estimar estos hechos se realizan estudios de lluvia polínica actual, es decir la recolección de cepellones de musgos –captadores naturales del polen aereonavegante– que son tratados en el laboratorio como los sedimentos y que permiten correlacionar los espectros polínicos obtenidos en cada uno de ellos con los ecosistemas concretos en los que se recogieron.

Los estudios de lluvia polínica actual realizados en el ámbito del Sistema Central (López Sáez et ál., 2010a, 2013, 2015a) han demostrado que el porcentaje de polen de pino es superior al 50% si la muestra de musgo se recogió bajo un pinar, del orden del 20% si se obtuvo en el seno de un robleal o de un bosque de pinos altomontanos representado únicamente por unos pocos ejemplares, y muy por debajo del 10% si los musgos se recolectaron en un encinar. Dado que conocemos la vegetación actual y su distribución, realizar las correlaciones anteriores es relativamente sencillo.

Si la cuestión anterior se plantea en espectros polínicos fósiles, es decir en el pasado, deberíamos preguntarnos, por ejemplo, qué estaría representando en realidad un 20% de polen de *Pinus sylvestris* frente a un 50% de *Quercus pyrenaica* en

un registro fósil concreto en estudio: i) que la vegetación dominante en el pasado era un robledal y que ese porcentaje de pino obedecería a que los pinares estarían situados lejos en un marco regional (a mayor distancia de la fuente productora menos representación porcentual); ii) que aún siendo siempre dominante el robledal, en su seno se encontrarían algunos pinos serranos dispersos en un marco local (a menor densidad de la masa forestal menor representación porcentual).

Responder la cuestión anterior no resulta fácil, pues ambas opciones son posibles aun siendo excluyentes. En la Sierra de Gredos su resolución es sencilla al existir una estratificación altitudinal muy evidente de la vegetación, y dependiendo de dónde se sitúe el registro fósil puede elegirse una u otra. No obstante, los pinares no ocuparon siempre la misma franja altitudinal, pues se produjeron fenómenos de migración en consonancia con la variabilidad climática. También podemos apoyarnos en otros morfotipos polínicos presentes en los espectros que se relacionen con tipos de vegetación acompañantes de robledales o pinares.

La multidisciplinariedad de disciplinas podrá solventar estas cuestiones, ya que si se documentan, por ejemplo, carbones de pino, no habrá dudas a la hora de admitir su carácter local que no regional. Por ello, a lo largo de este libro se opta por una comparativa sucinta entre todos los datos paleobotánicos disponibles que puedan informar sobre la distribución pretérita de los pinares gredenses (Nelle et ál., 2010). Siempre queda la posibilidad de realizar análisis de ADN directamente sobre los propios granos de polen (Nakazawa et ál., 2013), aunque esta técnica resulte difícil de acometer desde un punto de vista experimental.

4.1.2. Macrorrestos vegetales

La antracología es la disciplina encargada de estudiar los restos de madera carbonizada a partir de ciertos caracteres anatómicos de esta. Por regla general, este tipo de restos corresponden a carbones muy fragmentados, de una o varias especies vegetales, que aparecen conjuntamente en diversos contextos sedimentarios. En contextos arqueológicos se ha revelado como una herramienta de gran importancia tanto para el conocimiento de los paleoambientes como de la gestión forestal que el ser humano desarrolló en tiempos pretéritos (Buxó y Piqué, 2008).

La paleoxilología es una disciplina estrechamente vinculada a la anterior, sobre la cual podríamos decir que su campo de estudio son las maderas fósiles. En efecto, los macrorrestos de madera pertenecientes a las especies leñosas que poblaron los bosques pretéritos han llegado hasta nuestros días formando parte de diferentes contextos sedimentarios. La materia orgánica, entre ella la propia madera, se conserva de manera óptima en suelos saturados en agua, donde la poca oxigenación no favorece el desarrollo de actividad bacteriana (lagos, turberas, litorales marinos). Otros medios donde la madera se conserva bien son, por ejemplo, los ambientes de extrema sequedad (desiertos) y los de frío extremo (glaciares).

Dentro de los macrorrestos, los más importantes en el caso de los pinos son las maderas (fósiles, subfósiles o mineralizadas) y las piñas o estróbilos. En el

proceso de carbonización o fosilización de la madera se alteran algunas de sus características, como el color, aunque su estructura anatómica pervive. Dado que la estructura anatómica de la madera es tridimensional, para estudiar las maderas fósiles es necesaria la observación microscópica de secciones realizadas en ellas, de acuerdo a los planos transversal, radial y tangencial. Gracias a ello es posible determinar el rango taxonómico al que pertenece la madera analizada, que en muchas ocasiones es posible incluso a nivel de especie, lo cual supone una evidente ventaja respecto a los estudios palinológicos (Roig et ál., 1997).

En el caso de los pinos, mediante la sección transversal se cuenta el número de anillos y su grosor, se sitúan los canales resiníferos y se estima su abundancia y diámetro, así como el de las traqueidas (elementos conductores de las coníferas). Con la sección tangencial se mide la anchura y altura de los radios fusiformes y los uniseriados. Finalmente, con la radial se toman medidas de la longitud y anchura de las punteaduras de ventana, y los diámetros exterior e interior de las punteaduras areoladas. En cualquier caso, la homogeneidad de la estructura xilemática de las maderas de las coníferas dificulta sobremanera diferenciar unas especies de otras.

A pesar de la variedad de caracteres morfológicos que pueden ser estudiados en las maderas fósiles, la diferenciación entre las de *Pinus nigra* y *P. sylvestris* es realmente complicada (Schweingruber, 1990). Algunos autores han propuesto caracteres diagnósticos para diferenciar ambas especies (Greguss, 1955; Jacquiot, 1955; Peraza, 1964; García Esteban y Guindeo, 1988; García Esteban, 2002): i) los dientes de las traqueidas de los radios leñosos son obtusos y marcados en *Pinus nigra* y concrescentes en *P. sylvestris*; ii) los canales resiníferos se encuentran preferentemente en maderas de transición primavera-verano en *P. nigra*, frente a otoño-primavera en *P. sylvestris*.

En *Pinus sylvestris* y *P. nigra* es fácil diferenciar los anillos de crecimiento en sección transversal, ya que las células más anchas suelen posicionarse cerca del anillo de crecimiento. La transición de madera temprana a tardía se realiza de forma abrupta (mucho más manifiesto en *P. nigra*), y los canales de resina están rodeados de células gruesas epiteliales. En sección longitudinal tangencial, en

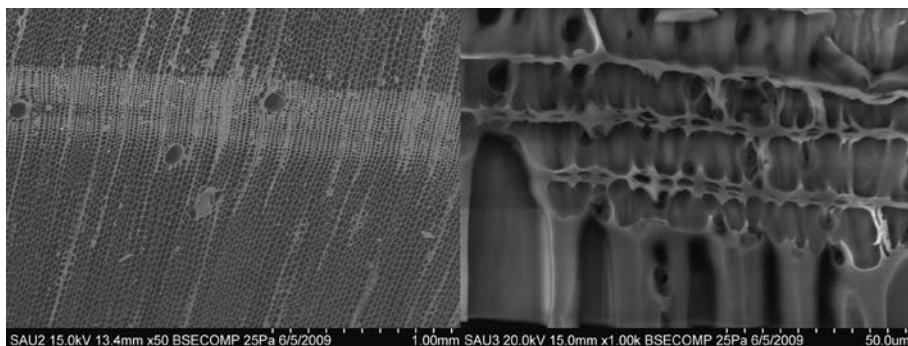


Fig. 23. Sección transversal de la madera de *Pinus pinaster*. A la izquierda se observan los canales resiníferos; a la derecha las traqueidas radiales con paredes dentadas.

ambas especies, la altura de los radios oscila de 8 a 15 células, y los canales de resina están presentes en los radios. En sección radial las traqueidas longitudinales generalmente tienen punteaduras uniseriadas y los radios son heterocelulares. En esta última sección, las células de parénquima cuentan con una, raramente dos, punteaduras fenestriformes y en las maderas tardías punteaduras largas, contando las traqueidas de los radios con paredes discretamente dentadas.

En *Pinus pinaster* se diferencian los anillos de crecimiento en sección transversal, siendo la transición de la madera temprana a la tardía más o menos gradual a abrupta. Los canales de resina son grandes, con las células epiteliales de paredes delgadas. En sección longitudinal tangencial la altura media de los radios es de 10 células, rara vez más, a lo sumo 20. Los radios cuentan con canales de resina igualmente. En sección radial las traqueidas generalmente tienen punteaduras uniseriadas, raramente biseriadas, y los radios son heterocelulares. Las paredes de las traqueidas radiales son dentadas, las punteaduras generalmente son bastante grandes (pinoide) o más o menos de tipo taxodioide, con campos de cruce en la madera temprana de 3 a 5 punteaduras.

Finalmente, en *Pinus pinea* la observación del límite de anillos de crecimiento en sección transversal varía de distinguible a no distinguible, siendo igualmente los canales de resina grandes aunque aparecen rodeados de células delgadas. En sección longitudinal tangencial la altura media de los rayos oscila de 8 a 15 células, contando con radios provistos de canales de resina. En sección radial las traqueidas poseen punteaduras casi exclusivamente uniseriadas, y los radios son heterocelulares. Las paredes de las traqueidas, en esta sección, son finas y suaves, rara vez ligeramente dentadas. Las células de los radios poseen paredes celulares más o menos gruesas o suaves. Las células con punteaduras varían de simples (pinoide) a bordeadas (taxodioide), aunque en la madera tardía pueden tener aberturas (tipo piceoide). En los campos de cruce en la madera temprana poseen únicamente de 2 a 4 punteaduras, nunca 5 como ocurre en *Pinus pinaster*.

En el caso de los estróbilos o piñas, el trabajo a realizar es básicamente de morfología comparada entre los restos fósiles encontrados y los correspondientes a los pinos ibéricos de la actualidad, intentando utilizar para ello poblaciones naturales lo más cercanas al registro sedimentario en estudio. En las piñas los caracteres morfológicos más importantes son: longitud (desde la base al ápice), anchura (máxima de la piña abierta y media de los dos diámetros); y, finalmente, el denominado coeficiente de esbeltez, que se calcula con la piña abierta y es la relación longitud/anchura. También se estudian las escamas de las piñas, pues estas a veces son verdaderamente diagnósticas, midiendo la longitud, la anchura y el espesor de la apófisis.

Siguiendo a Roig et ál. (1997), podría establecerse la siguiente clave dicotómica de las cuatro especies de pino presentes en la Sierra de Gredos:

- Acículas de menos de 8 cm ----- *Pinus sylvestris*
- Acículas mayores de 8 cm ----- ■
- Piñas de menos de 8 cm ----- *Pinus nigra*

- Piñas de más de 8 cm ----- □
- Piña cerrada globosa, apófisis no pinchudas, copa aparasolada -----
----- *Pinus pinea*
- Piña cerrada alargada, apófisis pinchudas ----- *Pinus pinaster*

Pinus sylvestris tiene piñas ovoideo-cónicas, de 3-7 cm de longitud y 2-3.5 cm de anchura, con apófisis rómbicas en las escamas fértiles estando mejor desarrolladas (forma piramidal) en un lado de la piña que en el otro (donde son planas). El ombligo es pequeño, brillante, marrón claro, normalmente sin gancho. Miradas desde abajo, las apófisis terminan en ángulo agudo.

Pinus nigra tiene piñas sésiles, de 4-8(10) cm de longitud (en valores medios son mayores que las de la especie anterior) por 2-4 cm de anchura, brillantes y de colores más ocre. Las escamas fértiles son oscuras en su parte basal y terminan en un borde redondeado, con apófisis claramente sobresalientes. El ombligo es marrón oscuro, rematado a menudo por un pequeño pincho.

En el género *Pinus* también se han documentado diferencias taxonómicas interespecíficas asociadas a su complejo estomático (Alcalde et ál., 2006). Por ejemplo, algunos parámetros como la anchura estomática y el coeficiente de ensanche diferencial del engrosamiento central son caracteres distintivos entre *Pinus sylvestris* y *P. uncinata*. A su vez, la forma, disposición y número de las células subsidiarias segregan a estos dos pinos del resto de especies ibéricas que a su vez se diferencian entre ellas (García Álvarez, 2005; García Álvarez et ál., 2009, 2014).

Este tipo de datos son muy interesantes, pues en los registros higroturbosos es frecuente encontrar pequeños fragmentos de acículas o incluso directamente estomas en las preparaciones microscópicas, por lo que es posible identificar al detalle la especie de pino originaria.

4.2. DENDROCRONOLOGÍA Y DENDROCLIMATOLOGÍA

La dendrocronología es la disciplina encargada del estudio y datación de los anillos de crecimiento de los árboles, que secuencialmente pueden ser asignados a un año concreto del calendario absoluto. Tiene numerosas aplicaciones en los campos de la arqueología y la historia, el arte, la ecología, la climatología, la geomorfología, la hidrología e incluso en vulcanología; pudiendo estudiarse tanto ejemplares vivos como material fosilizado o subfósil (Pérez Antelo, 1994). Dentro de esta disciplina, dependiendo de cuál sea el objeto de estudio, se distinguen dos ramas.

La dendroclimatología permite reconstruir la dinámica climática asociada al crecimiento de dichos anillos como respuesta a la variabilidad ambiental del pasado. Cada especie arbórea tiene un óptimo climático en el que el crecimiento radial de sus anillos es positivo, pero cambios diacrónicos en los patrones de temperatura y precipitación dan lugar a variaciones en la anchura de los anillos de crecimiento, que pueden ser medidas y estimar a partir de ellas condiciones del paleoclima, favorables o adversas, que soportaron las especies en cuestión. La

dendroecología analiza la relación existente entre el crecimiento en grosor de los anillos y ciertos factores ecológicos como competencia, plagas, incendios, regeneración, tratamientos selvícolas, extracción de resina, etc.



Fig. 24. Anillos de crecimiento.

En la formación de los anillos anuales de los árboles, en coníferas como los pinos, la producción de nuevas células de xilema (madera) es rápida al principio pero se va ralentizando según avanza el verano, para detenerse al bajar de nuevo las temperaturas. Dado que la ritmicidad de la formación de los anillos depende de la estación, la madera temprana –formada al principio del periodo de crecimiento– difiere de la madera tardía –la que se forma al final–, de ahí que el anillo anual esté representado en realidad por dos bandas: una clara correspondiente a la madera temprana (formada por células o traqueidas grandes de paredes celulares finas) y otra más oscura a la tardía (de células más pequeñas con paredes celulares gruesas).

En la Sierra de Gredos, la mayoría de estudios dendrocronológicos se han realizado sobre *Pinus nigra* y *P. sylvestris* (Alcalde et ál., 2006). Los primeros corresponden a Richter (1988) y Richter et ál. (1991), quienes obtuvieron una cronología de 217 y 173 años en ejemplares de pino serrano (*Pinus sylvestris*) de Navarredonda de Gredos y Hoyos del Espino respectivamente. Más tarde, Creus et ál. (1992), Génova et ál. (1993, 2005, 2008), Génova (1994, 2000), Fernández Cancio et ál. (1996) y Génova y Fernández Cancio (1998-1999) citan series cronológicas de 325, 317 y 238 años en individuos de *Pinus nigra* de Piedralaves (Peñahorcada), El Arenal (Andrinal) y Casavieja (Cercelas). En Cuevas del Valle, en

las inmediaciones del puerto del Pico (paraje de La Rubía), se recogieron series de *Pinus sylvestris* comprendidas entre dos rangos de edades principales (100-150 y 150-200 años), con ejemplares de hasta 264 años (Génova et ál., 2008); y en El Arenal otras de *Pinus nigra* de 150-200 años (García Calvo, 2004; García Calvo et ál., 2005). Schweingruber (2007), en su trabajo compilatorio de series cronológicas en *Pinus sylvestris*, recoge unas 20 en la Sierra de Gredos, pero todas corresponden a ejemplares de menos de cincuenta años.

En el pinar de *Pinus nigra* de Navalacruz, Génova et ál. (2009a) y Génova y Moya (2012) estudiaron cuarenta y siete árboles de diámetros comprendidos entre 30 y 80 cm (salvo uno que alcanzó 107 cm), determinando diversas clases de edad relacionadas con el parámetro anterior; obteniendo series cronológicas desde 80 a 200 años, correspondiendo el 91% de los árboles a edades comprendidas entre 100-180 años (un 50% entre 140-160 años). Más recientemente, Gea-Izquierdo et ál. (2015) han obtenido diversas series en el pinar de *Pinus sylvestris* de Hoyocasero, con edades de hasta 173 años en masas puras de pinar y de unos 169 en mixtas con robles melojos.

También en Gredos se ha llevado a cabo el estudio de series cronológicas obtenidas en maderas fósiles o troncas de estos pinos (García Calvo, 2004; García Calvo et ál., 2005), cuyo interés añadido es reconstruir su historia forestal y conseguir series temporales históricas que sirvan como modelos de datación; por ejemplo comparándolas con materiales aparecidos en yacimientos arqueológicos o monumentos históricos. Gracias a este tipo de técnicas, actualmente se dispone, en algunos lugares del mundo, de series dendrocronológicas milenarias (Martinelli, 2004).

El pino resinero (*Pinus pinaster*) apenas ha sido utilizado en estudios dendrocronológicos y dendroclimáticos hasta finales del siglo XX por varias razones (Schweingruber, 1993): i) encontrar ejemplares mayores de 100 años es relativamente difícil; ii) los individuos que viven en las zonas bajas de las montañas a menudo presentan años falsos; y, iii) la mayoría de los árboles han sido sometidos a algún tipo de perturbación relacionada con podas, incendios o extracción de resina. Sin embargo, en las últimas décadas, algunos estudios dendrocronológicos han profundizado en los efectos de diferentes parámetros (disponibilidad hídrica, luminosidad) en las pautas de crecimiento del pino resinero (Bogino y Bravo, 2008; Vieira et ál., 2009; Rozas et ál., 2011). Se ha comprobado, por ejemplo, una estrecha relación entre el crecimiento de sus anillos y los valores de precipitación, ya que su crecimiento radial está asociado a la disponibilidad de agua; de ahí el enorme potencial de esta especie para reconstrucciones del clima del pasado (Bogino et ál., 2009).

En general, los pinos resineros estudiados han resultado relativamente jóvenes, con pocos ejemplares que sobrepasaran los cien años de edad (Bogino y Bravo, 2008). A menudo los árboles roscados han sido ignorados, al pensarse que su crecimiento podría haberse visto afectado por la extracción de resina, impidiendo con ello una reconstrucción climática detallada. No obstante, recientemente Génova et ál. (2014) han demostrado que estos árboles son tan válidos

como los no enroscados, en los estudios dendroclimatológicos y dendrocronológicos, con la ventaja añadida de ser muy útiles en la reconstrucción de la historia de la intensiva extracción de resina, una actividad rural muy activa entre los años 1840 y 1970 en España.

En la Sierra de Gredos únicamente tenemos constancia de dos series cronológicas para *Pinus pinaster* y *P. pinea*, ambas en Hoyo de Pinares (Fernández Cancio et ál., 1991; Pérez Antelo et ál., 1992): una de 153 años para el pino resinero, y otra de 228 años para el piñonero. Estos pinares se encuentran muy atacados tanto por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) como por el múrdago (*Viscum album*) en el caso de *Pinus pinaster*. El efecto de la primera de estas plagas se observa muy bien en los anillos de crecimiento del pino resinero.

Para terminar, queremos finalmente hacer mención al reciente trabajo de Camarero et ál. (2018), quienes han aplicado técnicas dendrológicas en el estudio de diversas poblaciones relictas de *Pinus nigra* de la Sierra de Gredos; en concreto las situadas en la vertiente meridional de la Sierra del Arenal, entre los municipios de El Hornillo y El Arenal. Estos autores estudiaron cinco poblaciones, las denominadas Charco Verde, La Bardera, El Hornillo Alto, El Hornillo Bajo y arroyo de los Torneros, entre 550 y 1350 m de altitud, con el objetivo de discernir la posible influencia de incendios históricos en el crecimiento anual de estas subpoblaciones gredenses de pino cascalbo. Los incendios y las actividades antrópicas son los dos factores fundamentales que pueden influir, o haber influido, en la resiliencia milenaria de estas poblaciones relictas. Este estudio tuvo la particularidad de centrar su investigación en ejemplares muy singulares de pino cascalbo, es decir, en árboles provistos de cicatrices producidas por fuegos pretéritos, los cuales son relativamente abundantes en esta parte central de la Sierra de Gredos. Los datos que obtuvieron fueron comparados con el registro histórico de incendios forestales contenido en fuentes documentales muy variadas, así como con el registro paleoambiental de macrocarbones en la secuencia palinológica del puerto de Serranillos, indicativos de la dinámica temporal de los incendios. Fuentes documentales, macrocarbones, y crecimiento de los anillos en árboles provistos de cicatrices, fueron cotejados en las cinco poblaciones citadas. Los autores consiguieron determinar una fuerte supresión del crecimiento en los años 1893 y 1894 en todas las poblaciones, a pesar de la diferencia altitudinal entre ellas. De esta manera, relacionaron tal supresión con un pico máximo en la incidencia de incendios históricos según las fuentes documentales, así como con un incremento de la acumulación de macrocarbones en el registro paleoambiental de la turbera del puerto de Serranillos. La ocurrencia de estos eventos sincrónicos les hizo sugerir un incremento de la incidencia de los fuegos en esta comarca de la Sierra del Arenal; los cuales, en último término, habrían sido los responsables de la estructura actual que muestran estas poblaciones relictas de *Pinus nigra*. Los autores atribuyen tales incendios de finales del siglo XIX a factores de origen antropogénico así como a cierta influencia climática. En particular, centran su atención en la disolución de La Mesta, la mayor organización europea que controló los movimientos de ganado trashumantes entre los siglos XIII y XIX. El final

de esta organización dio lugar a que las zonas de pastoreo se incrementaran ante un uso descontrolado de los bosques, lo que provocó la progresiva desaparición de las formaciones forestales y el desarrollo de pastizales (López Sáez et ál., 2018), todo lo cual probablemente contribuyó a un incremento de la incidencia de los incendios. Adicionalmente, el año 1893 se caracterizó por unas temperaturas primaverales anómalamente cálidas, lo cual podría haber facilitado una mayor flammabilidad de la vegetación.

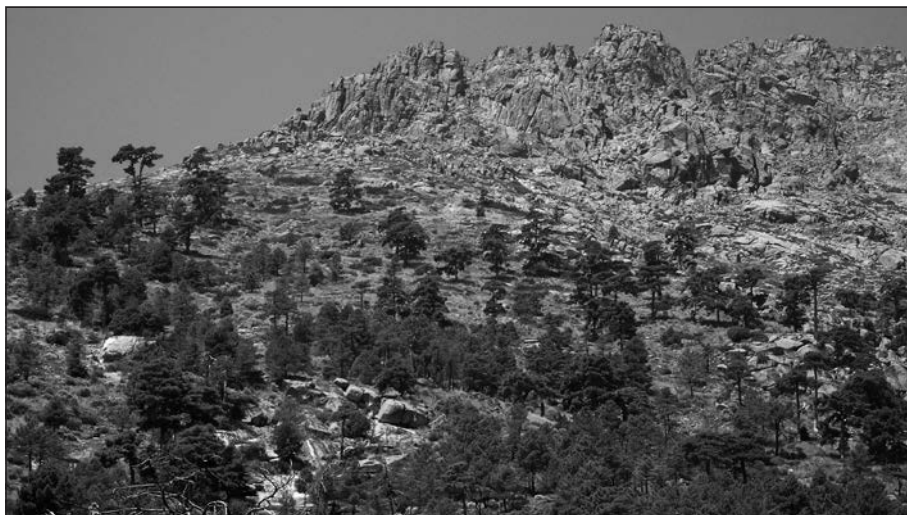


Fig. 25. En la población de pinos cascalbos (*Pinus nigra*), de la cabecera del arroyo Andrinal (Sierra del Arenal), se han obtenido series dendrocronológicas en ciertos ejemplares longevos, demostrando que algunos de ellos sobrepasan los 300 años de edad.

4.3. GENÉTICA Y MARCADORES MOLECULARES

Durante mucho tiempo, los estudios sobre diferencias específicas en el seno del género *Pinus*, a la hora de establecer su filogenia y rasgos ontogenéticos, e incluso para identificar la variabilidad poblacional en una única especie, se basaban exclusivamente en rasgos morfológicos cuantitativos (altura, forma del fuste, etc.) o biogeográficos (clima, estrés hídrico, supervivencia, etc.) (Alía et ál., 1995, 1997, 2001). Con la aparición de los marcadores moleculares ya no solo se tienen en cuenta estos datos procedentes del fenotipo, sino que el genotipo, los rasgos genéticos, pasan a tener una importancia singular sin parangón hasta ese momento, pues estas biomoléculas pueden ponerse en relación con rasgos genéticos determinados. La ventaja de los marcadores moleculares, frente a los rasgos morfológicos, es el hecho de ser universales; de ahí que cuando se quiere comparar linajes de divergencia temprana, como el género *Pinus*, existen genes presentes en todos los genomas celulares que pueden aportar información sustancial para

llevar a cabo reconstrucciones filogenéticas, donde los caracteres morfológicos, en cambio, son inaplicables (Rentarías, 2007).

Básicamente hay dos tipos de biomoléculas que se han utilizado como marcadores moleculares: las proteínas (antígenos e isoenzimas) y el ADN. Cuando varios de estos marcadores se asocian a un rasgo genético concreto forman un QTL, es decir un *loci* de rasgos cuantitativos (Brendel et ál., 2002). Los marcadores moleculares, a su vez, pueden clasificarse en monomórficos, si son invariables en las especies estudiadas; o polimórficos, si presentan diferencias a nivel de estructura, peso molecular, actividad enzimática, etc.

En el caso de los pinos, los primeros marcadores moleculares que se utilizaron fueron las isoenzimas, útiles para discernir la diversidad genética interespecífica e interpoblacional, e incluso para certificar e identificar material forestal de reproducción (Petit et ál., 1995; Martín Albertos y González Martínez, 2000; Barba et ál., 2001). Las isoenzimas son definidas como formas moleculares múltiples de las enzimas, compartiendo funciones idénticas o muy similares a estas, estando presentes en el mismo individuo. Pueden darse bajo diversas formas alélicas conocidas como aloenzimas. Son marcadores neutros y su principal aplicación actual es la cuantificación de la heterocigosis (al ser codominantes), variabilidad, diferenciación genética y otras medidas de variación genética intra e interpoblacional (Rentarías, 2007). Sin embargo, el uso de la isoenzimas tuvo una severa limitación al ser incapaces de detectar el polimorfismo existente entre especies próximas o rangos taxonómicos infraespecíficos. Como proteínas que son, su expresión genética difiere según el hábitat, la estacionalidad, el estado de desarrollo, la madurez, etc.

La diversidad (varianza) genética total es el número de características genéticas existentes dentro de una especie; es decir, las diferencias existentes en las distintas versiones (alelos) de las unidades hereditarias (genes) entre los individuos o poblaciones de una especie. La diversidad genética, en definitiva, estudia la variabilidad genética hereditaria que existe en el seno de una población de una especie o entre las distintas poblaciones de esta (Bastien y Alía, 2000), e incluso permite comparar grupos de especies, pues dependiendo de dicha diversidad cada especie va a poder adaptarse o no al hábitat en el que vive o a los posibles cambios climáticos o perturbaciones acaecidos. La diversidad genética consta de dos parámetros diferenciados: la variabilidad genética interpoblacional, que mide las diferencias genéticas en cada una de las subpoblaciones; y la diferenciación genética interpoblacional, referida a las diferencias genéticas entre las subpoblaciones.

Los avances en estas disciplinas permitieron el uso de otros marcadores moleculares más polimórficos, como el ADN, y el desarrollo de técnicas específicas cada vez más complejas (Palmé et ál., 2009). Estudios combinados de parámetros morfológicos, marcadores moleculares isoenzimáticos y ADN, es lo más adecuado para determinar la variabilidad y procesos intervinientes en la evolución e historia de los pinares (González Martínez et ál., 2002, 2004, 2005).

Los marcadores de ADN (regiones del ADN cuyo polimorfismo puede determinarse) son enormemente útiles para estudios de ecología del movimiento (Robledo Arancio y González Martínez, 2009), ya que aportan una información

de incalculable valor relacionada con relaciones de parentesco entre individuos, origen poblacional de migrantes, caracterización del patrón espacial de dispersión de polen y semillas, tasas de migración entre poblaciones, origen y rutas de colonización más probables, etc. En ecología evolutiva, sin lugar a dudas, estos marcadores de ADN resultan imprescindibles para relacionar la dinámica espacial y patrón de los genes y cómo estos interactúan con parámetros ambientales. En general, se suelen utilizar marcadores 'neutros', no sometidos a selección natural, pues son los que mejor permiten estimar la dinámica espacial de los genes. De estos, además, se eligen los más altamente polimórficos, pues proporcionan mayor resolución tanto en la diferenciación de individuos como de poblaciones.

Las plantas, a diferencia de otros eucariotas cuya información genética (material hereditario) se encuentra solo en el núcleo celular (nADN), portan su genoma también en dos orgánulos diferenciados del citoplasma (mitocondrias y cloroplastos), siendo este heredado uniparentalmente (Birky, 1995, 2001). Por tanto, la comparación entre este genoma citoplasmático y los marcadores nucleares, que son heredados biparentalmente, se ha aplicado para inferir la capacidad de dispersión relativa de machos (polen) y hembras (semillas).

El genoma de los orgánulos se transmite en múltiples copias durante la mitosis y la meiosis, estando sometido a derivas aleatorias en un mismo individuo y entre ellos. El hecho de que se hereden vía monoparental, de ser haploides (un solo juego de cromosomas) y por su naturaleza no recombinante, convierte al genoma de mitocondrias y cloroplastos en una herramienta indispensable en estudios evolutivos, lo que se refleja en los altos niveles de variabilidad intraespecífica. Para el estudio del ADN en los pinos, lo más frecuente es recolectar acículas, embriones, semillas, e incluso muestras de madera mediante una barrena tipo Pressler para llegar al cámbium (tejido vegetal meristemático compuesto de células embrionarias que se sitúa entre el leño y la corteza).

Los estudios genéticos sobre poblaciones de plantas, basados en el genoma de los orgánulos, se han desarrollado con mayor confianza en marcadores del ADN de los cloroplastos (cpADN) que en los de las mitocondrias (mtADN) (Petit et ál., 2005a). En cualquier caso, ambos marcadores haploides proveen pistas muy sólidas en referencia a las rutas migratorias seguidas por las semillas y las consabidas inferencias filogenéticas. Dichas investigaciones, realizadas sobre material genético de semillas, demuestran un mayor grado de diferenciación genética en ambos marcadores (cpADN y mtADN) con respecto a los correspondientes genomas del núcleo (Korpelainen, 2004).

El flujo genético transmitido por las madres a partir del mtADN está constreñido por la dispersión seminal, la cual suele ocurrir a menores distancias que la del polen, implicando con ello un incremento de las diferencias genéticas entre distintas poblaciones de acuerdo a este marcador genómico (Wang y Wang, 2014). Así, por ejemplo, en poblaciones relativamente pequeñas y aisladas de una misma especie, como pueden ser algunos pinos, dado que la dispersión seminal no conlleva grandes distancias, las diferencias genéticas entre tales poblaciones serán elevadas si se considera el mtADN como marcador genético. En el caso del

cpADN, heredado paternalmente, al ser el polen el vector que transmite el genoma de los cloroplastos, es lógico pensar, dada su gran capacidad de dispersión por el viento en el caso de muchas coníferas, que con relativa facilidad poblaciones lejanas van a experimentar cierto flujo genético entre ellas. Por ello, solo un tamaño de población efectiva reducido, poblaciones muy aisladas, va a determinar diferencias genéticas y variabilidad (Climent et ál., 2008). En definitiva, en la mayoría de las especies de coníferas, y en los pinos en particular, el genoma de las mitocondrias es heredado por vía materna, mientras que el de los cloroplastos lo es por la paterna, de ahí que la diferenciación genética suela ser mayor en los marcadores mitocondriales que en los cloroplásticos.

En las especies de *Pinus*, muchos estudios genéticos se han realizado sobre marcadores nucleares (nADN) o cloroplásticos (cpADN), seleccionado microsatélites concretos (SSR o STR por sus acrónimos en inglés: *simple sequence repeat* y *short tandem repeat*) (Filiz y Koc, 2014). Los microsatélites son secuencias de ADN en las cuales un fragmento, cuyo tamaño puede ir de 2 a 6 pares de bases, se repite de manera consecutiva. De hecho, es la variación en el número de dichas repeticiones la que da lugar a los diferentes alelos. Por regla general los SSR son neutros, codominantes y poseen una elevada tasa de mutación, lo que les hace enormemente polimórficos (Derory et ál., 2002; Chagné et ál., 2004; Gaspar et ál., 2009). Además, se encuentran en zonas no codificantes del ADN. Su variabilidad es tal que su uso como marcadores moleculares está muy extendida, sobre todo en estudios poblacionales y de parentesco filogenético.

Los SSR, en efecto, parecen ser más adecuados que las isoenzimas u otros marcadores dominantes, porque su elevado polimorfismo es particularmente interesante para detectar la riqueza alélica entre poblaciones. También lo son porque la 'exclusión de parentesco', es decir la probabilidad de detectar el árbol progenitor conocido el genotipo de la plántula, suele superar el 90% (Mariette et ál., 2001; González Martínez et ál., 2003). Comparando el genotipo de un individuo dado con el de todos sus progenitores potenciales de una población, el análisis de parentesco permite llegar a identificar al padre, a la madre e incluso a la pareja parental más probable del individuo en cuestión (Robledo Arnuccio y González Martínez, 2009). En paralelo, mediante la asignación (o exclusión) de parentesco, también puede estimarse la distancia de dispersión, variables reproductivas como la tasa de autogamia o número efectivo de padres, etc.

También empieza a ser frecuente el uso, en los pinos, de marcadores moleculares del cloroplasto (cpADN) (Ribeiro et ál., 2001; Gómez et ál., 2005; Bucci et ál., 2007; Gaspar et ál., 2009). En el género *Pinus* los cloroplastos son orgánulos de herencia paterna, por lo que si se estudia el ADN total extraído de embriones mediante microsatélites cloroplásticos (cpSSR), cuyo genotipo es haploide, esto permitirá la identificación directa de los gametos paternos (De Lucas, 2009). Si quisiéramos evaluar la contribución paterna, que portan los embriones, usando, en cambio, microsatélites nucleares (nSSR), cuyo genotipo es diploide, resulta necesario entonces delimitar la información genética procedente de las madres.

4.4. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Los modelos de distribución potencial de especies (MDEs) relacionan empíricamente la presencia de una especie con una combinación determinada de valores de variables ambientales predictoras (topográficas, climáticas, geológicas, de funcionamiento ecosistémico, etc.). El resultado es un modelo numérico expresado como un mapa digital, en el que los valores de las celdas representan la idoneidad del hábitat para la especie, o la probabilidad de presencia de la misma, según la aproximación utilizada (Guisan y Zimmermann, 2000). Como resultado de este análisis se dispone de modelos matemáticos que resumen las características del hábitat apropiado para cada especie y mapas digitales que representan la distribución geográfica de dicho hábitat (Felicísimo et ál., 2012). Los algoritmos predictivos más comúnmente utilizados en estos modelos son *MaxEnt* y distintos algoritmos implementados en el software *OpenModeller* (*Support Vector Machines*, las distintas implementaciones de *Domain*, *Bioclim* y *GARP*, principalmente). La elaboración de los MDEs conlleva una selección previa de las especies a estudiar, que en este caso serán los cuatro pinos presentes en la Sierra de Gredos. Cada especie ha de ser modelada separadamente.

Los modelos de distribución, basados en la disponibilidad de hábitat idóneo para la especie, proporcionan datos valiosos para calcular la distancia ecológica (en unidades relativas) que separa a núcleos que habitan distintos parches de un hábitat fragmentado, como son los pinos y pinares en estudio. En los últimos años se ha incrementado notablemente el número de técnicas predictivas, y se están aplicando con éxito al análisis de hipótesis biogeográficas y ecológicas, del posible impacto del cambio global en la distribución de las especies, o como soporte de planes de manejo de la biodiversidad (Guisan y Thuiller, 2006).

Hay que tener en cuenta que el área idónea de una determinada especie no ha de coincidir necesariamente con el área real que ocupa actualmente, ya que la mayoría de especies arbóreas han visto reducir su área de distribución original durante los últimos siglos a causa de las actividades humanas (Felicísimo et ál., 2002).

En una primera fase del proceso se procede a la calibración del modelo con registros de presencia de su distribución actual (censados y georreferenciados por el equipo ejecutor) en relación a las características climáticas y de funcionamiento ecosistémico actuales, y que estén disponibles en formato digital en bases de datos climáticos. De esta manera se logrará una primera aproximación al nicho ecológico actual de cada una de las especies seleccionadas.

Lo normal, en esta primera fase, es utilizar el Mapa Forestal de la península ibérica (Ruiz de la Torre, 2001) para determinar el área de distribución de cada especie seleccionada, calibrándola mediante la incorporación de puntos de muestreo auxiliares; así como el Mapa Climatológico Digital de la península ibérica (Ninyerola et ál., 2005) para relacionar cada punto de distribución de la especie con las características climáticas de este (temperatura y precipitación: anual media, mínima media de los meses más fríos, máxima media de los meses más cálidos; orientación, altitud, suelos, etc.). Gracias a estos datos se obtendrá

una primera aproximación de hábitat idóneo bajo condiciones actuales para cada especie. El primer estudio de este tipo, realizado en la península ibérica, corresponde a Benito Garzón et ál. (2006).

Los MDEs basados en el clima presente y en el funcionamiento ecosistémico presente son el punto de partida para proyectar hacia el pasado y hacia el futuro la distribución más probable de las especies focales. A este proceso se le conoce como *hindcasting* y es el comúnmente usado para estimar distribuciones pasadas y futuras de especies.

Para reconstruir las distribuciones en el pasado (modelos de idoneidad en el pasado) es preciso modelar el rango geográfico de las especies seleccionadas en dos hitos históricos claves del Cuaternario: el Último Máximo Glacial (hace 21 mil años) y el Holoceno Medio (hace 6 mil años), que corresponden al último periodo glacial documentado en el planeta y al máximo térmico del presente interglaciar respectivamente. Para ello se usa la simulación de escenarios climáticos pasados basados en modelos generales de circulación atmosférica (AGCM) generados en el marco del *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project* (PMIP).

El PMIP ha centrado sus esfuerzos en la modelización de dos periodos decisivos para la distribución de la vegetación en el Cuaternario: el Último Máximo Glacial porque constituye el máximo enfriamiento global del último periodo glacial, caracterizado por un marcado incremento de la xericidad; y el Holoceno Medio, periodo especialmente benigno en el que aumentaron las precipitaciones y las temperaturas, incluso a valores superiores al presente. Por decirlo de otra manera, son dos hitos contrarios que pueden ayudar a comprender la respuesta de la vegetación a la variabilidad climática del Cuaternario.

Los escenarios paleoclimáticos generados en el marco del PMIP carecen de resolución espacial adecuada para recoger la variabilidad microclimática de la Sierra de Gredos. Por esta razón, se hace necesario aplicar métodos de reescalado (*downscaling*) hasta una resolución de 200 m, que permitan hacer aproximaciones más realistas. La implementación de los modelos de distribución de especies a los estudios paleoecológicos y el reescalado de las capas paleoclimáticas permite ubicar los refugios microclimáticos y microtopográficos cuaternarios para los pinos estudiados.

Entre los modelos generales de circulación atmosférica más usuales se utilizan UGAMP (Programa de Modelización Global Atmosférica de Universidades del Reino Unido) y ECHAM3 (Instituto Max-Planck de Meteorología), por ser los que tienen mayor resolución. El primer trabajo de este tipo en la península ibérica se debe a Benito Garzón et ál. (2007), quienes modelaron la distribución pasada de 19 especies en el Último Máximo Glacial y Holoceno Medio. Posteriormente, deben destacarse los trabajos de Alba et ál. (2009, 2010) sobre las especies ibéricas del género *Abies*.

Con objeto de modelar la distribución potencial de las especies en condiciones futuras, se opta por los distintos escenarios propuestos por el *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC), desarrollados para los años 2020, 2050 y 2080.

Por regla general se modelan los denominados escenarios A2 y B2, que parecen ser los más fiables en proyecciones realizadas en la península ibérica (Alba et ál., 2009, 2010).

Los escenarios climáticos futuros (IPCC) también carecen de resolución espacial adecuada para recoger la variabilidad microclimática de la Sierra de Gredos; por esta razón se hace necesario aplicar, de nuevo, métodos de reescalado que permitan hacer aproximaciones más realistas. El hito es obtener mapas de idoneidad del hábitat para cada especie basados en escenarios futuros del IPCC. De estos modelos, además de ofrecer una primera aproximación de las áreas de distribución de las especies en el futuro, podrá derivarse información de vital importancia para cuantificar la capacidad de las especies para colonizar nuevas áreas, pérdida de idoneidad de hábitat, determinar zonas donde se extinguirá, evaluar cambios en la riqueza y tasa de cambio, etc. (Ruiz Benito et ál., 2013). Gracias a ellos podrán detectarse áreas y especies especialmente vulnerables a los efectos del cambio climático (Benito Garzón et ál., 2008a; Keenan et ál., 2011; Rowland et ál., 2011; López Tirado e Hidalgo, 2014).

5. *PINUS NIGRA* ARNOLD

El pino negro (*Pinus nigra*), conocido vernáculamente en la Sierra de Gredos como pino cascalbo (probablemente porque los ejemplares gredenses son en su mayoría muy longevos, con una corteza provista de grandes placas grisáceas a plateadas), es una especie de pino con una variabilidad fenotípica excepcionalmente alta, en caracteres tales como la altura, disposición de las ramas, resistencia a la sequía, al frío y a los parásitos. Tal diversidad adaptativa ha hecho que esta especie se utilizara en repoblaciones por toda Europa durante los siglos XIX y XX, lo cual suma más complejidad a una especie de por sí complicada taxonómicamente hablando.

5.1. DESCRIPCIÓN Y TAXONOMÍA

El pino cascalbo, más conocido en el ámbito continental como pino negro europeo, es un árbol cuya talla media alcanza los 30 m, raramente 40-50 m, con un tronco casi siempre recto. Su corteza es muy característica por su color gris claro, a veces parduzco, con surcos profundos longitudinales en los ejemplares más longevos. La copa es en general cónica en los árboles jóvenes, y de tendencia aparasolada en los más añosos, especialmente sobre suelos poco profundos o terrenos muy rocosos. Las ramas son ligeramente ascendentes en los ejemplares jóvenes, mientras que en los más viejos solo las ramas superiores de la copa aparecen vueltas hacia arriba. Las acículas son más bien rígidas, de 8 a 16 cm de longitud y 1-2 mm de diámetro, estrechas o recurvadas, con una vaina persistente de 10-12 mm, agrupadas de dos en dos en fascículos.

La floración del pino cascalbo se produce cada año, aunque la producción de semillas solo suele ser abundante cada 2-4 años (Isajev et ál., 2004). Los árboles alcanzan su madurez sexual a los 15-20 años en condiciones naturales. Las flores aparecen en mayo: las inflorescencias femeninas son rojizas y los amentos masculinos amarillos. La fecundación se produce unos 13 meses después de la polinización. Los conos femeninos o piñas son sésiles y se disponen horizontalmente sobre las ramas; miden 4-8 cm de largo por 2-4 cm de ancho, son de color amarillento parduzco a amarillo claro, muy lustrosos, madurando entre septiembre y octubre del segundo año, abriéndose durante el tercero después de la polinización. Los estróbilos femeninos contienen unas 30-40 semillas, de las cuales apenas llega a germinar la mitad. Estas son grises, de 5-7 mm de longitud, y están provistas de un ala de 19-26 mm que facilita su dispersión por el viento.

La enorme discontinuidad de su área de distribución, con numerosas poblaciones disyuntas ligadas a ciertas variaciones morfológicas (Arbez y Millier, 1971), ha provocado que su taxonomía sea muy confusa, habiéndose descrito más de 100 categorías infraespecíficas (Wright y Bull, 1962; Regato et ál., 1991). Cuenta con numerosas variedades geográficas, a menudo no claramente separables, que en muchos caracteres siguen una pauta de variación clinal (Catalán et ál., 1991). Actualmente es considerada como una especie colectiva en la que se reconocen seis subespecies (Debazac, 1971; Gaussen et ál., 1993; Quézel y Médail, 2003; Isajev et ál., 2004; Fady et ál., 2010):

- subsp. *mauretanica* (Maire & Peyrimeh.) Heywood: apenas ocupa unas pocas hectáreas en las montañas del Rif de Marruecos y en las de Djurdjura en Argelia.
- subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco (= subsp. *clusiana*, subsp. *pyrenaica*): conocido vernáculamente como pino de Salzmann, su área principal de repartición se encuentra en España (350 mil ha); y más discretamente en el sureste de Francia (3 mil ha), con algunas poblaciones aisladas en los Pirineos orientales (Valle del Têt), los departamentos de l'Hérault (Saint-Guilhem le Desert, Carlencas) y Lozère (gargantas del Tarn), y en las montañas bajas de Cévennes.
- subsp. *laricio* (Poiret) Maire: el pino laricio es natural de Córcega, donde ocupa unas 22 mil ha, aunque también aparece esporádicamente en Sicilia y en la península Itálica (Calabria).
- subsp. *nigra* Arnold (= subsp. *austriaca*, subsp. *nigricans*): el pino negro de Austria se distribuye desde los Apeninos centrales italianos al norte de Grecia, incluyendo los Alpes orientales (Italia, Austria, Eslovenia) y los Balcanes occidentales, ocupando un total de unas 800 mil ha.
- subsp. *dalmatica* (Vis.) Franco: únicamente aparece en algunas islas de la costa dálmata de Croacia y sobre la vertiente sur de los Alpes Dináricos.
- subsp. *pallasiana* (Lamb). Holmboe: el pino de Pallas o pino de Crimea habita básicamente en Grecia y Turquía, con un área de distribución



Fig. 26. Detalle de la corteza plateada fuertemente agrietada del tronco del pino cascalbo en Gredos.

de 2.5 millones ha. También cuenta con algunas poblaciones en Albania, Bulgaria, Chipre, Macedonia y Crimea.

En la península ibérica *Pinus nigra* está representada únicamente por la subsp. *salzmannii* (Amaral Franco, 1986), cuyas poblaciones ibéricas tienen acículas más flexibles y largas que las otras subespecies; e incluso que las poblaciones francesas de la misma (Lee, 1968), de las cuales también difieren por ser más resistentes a los fríos invernales, tener peor forma de fuste y menor crecimiento (Wheeler et ál., 1976; Roman-Amat, 1984).

Dentro de esta subespecie, Laguna (1883) indicaba la existencia de dos variedades: i) var. *latisquama* (Willk.) E. Laguna, que incluiría los pinares del centro peninsular (Ávila, Segovia, Cuenca), caracterizada por piñas mayores de lo común (>5-7 cm de largo y 2.5-3 cm de ancho); ii) var. *angustisquama* (Willk.) E. Laguna para los pinares norteños, con piñas menores que la variedad anterior. A tal respecto, Amaral Franco (1986), en *Flora iberica*, señala que algunas poblaciones del centro y este peninsular (Albacete, Cuenca, Teruel) tienen acículas más gruesas, de hasta 1.9(2) mm de ancho, que corresponderían a la var. *latisquama*. Rivas Martínez (2007, 2011) cita la subsp. *latisquama* Willk. para los pinos laricios o salgareños presentes en las Béticas y el Sistema Ibérico, y la subsp. *salzmannii* para los pinos salgareños pirenaicos.

A posteriori, Ceballos y Ruiz de la Torre (1979) prefieren distinguir dos formas en la subsp. *salzmannii* en la península ibérica: *pyrenaica* (Pirineos, Cataluña, Aragón, Castellón y Sistema Ibérico septentrional), que estaría en transición hacia las masas del sureste francés; e *hispanica* (Serranía de Cuenca, Sistema Central y montañas Béticas). Los trabajos posteriores de Elena Rosselló et ál. (1985) y Sánchez Palomares et ál. (1990) permitieron precisar las diferencias entre ambas formas, entre las cuales la diferenciación geográfica no es muy evidente, existiendo una zona de transición entre ellas en los pinares de Teruel: la forma *hispanica* soporta condiciones de mayor aridez (precipitación estival de 92 mm y otoñal de 224 m), vive en un clima más mediterráneo y continental, tiene una distribución



Fig. 27. Estróbilos femeninos del pino cascalbo.

meridional, habita enclaves con una precipitación anual mayor en altitudes comprendidas entre 800-2200 m, fundamentalmente en ubicaciones de ladera, y es calcófila o calcícola pues crece básicamente en suelos calcáreos, excepto las poblaciones del Sistema Central; la forma *pyrenaica*, por su parte, viviría en condiciones de menor aridez (precipitación estival de 174 mm y otoñal de 199 m), en un clima de tipo pseudo-oceánico y menos continental, en distribuciones septentrionales con una precipitación anual menor, en altitudes entre 500 y 1400 m al pie de las montañas, siendo indiferente a la naturaleza del suelo.

Las poblaciones relictas de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* del Sistema Central español (sierras de Gredos y Guadarrama) engloban un ecotipo particular de esta subespecie, con unas características morfológicas únicas que las diferencian del resto de poblaciones ibéricas, tales como acículas muy largas (> 20 cm), morfológicamente muy parecidas a aquellas de la subsp. *laricio* con las que comparte también un tipo de estación ecológica semejante (sustratos graníticos y bioclima hiperhúmedo) (Regato et ál., 1992; Regato y Del Río, 2009).

5.2. DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Pinus nigra es una especie de distribución circunmediterránea cuyos bosques cubren más de 3.5 millones de hectáreas en la Cuenca Mediterránea, desde la península ibérica y África del Norte hasta Asia Menor y Crimea; y de norte a sur desde los contrafuertes de los Alpes austriacos a los del Atlas marroquí. Su área comprende 13 grados de latitud (35 a 48º N) y 48 de longitud (6º W en España a 42º E en Turquía) (Isajev et ál., 2004). Es una especie de crecimiento inicial muy rápido, resistente al viento y moderadamente a la sequía, de ahí que se haya utilizado con frecuencia en reforestaciones en la región submediterránea del sur de Europa. Su versatilidad y amplitud ecológica es enorme, siendo capaz de vivir en condiciones diversas. Sus bosques son considerados uno de los hábitats prioritarios en el Anexo I de la Directiva 92/43 de la Unión Europea, por su alta diversidad genética y elevado número de subespecies, y por su esporádica ocurrencia en los países mediterráneos europeos (Regato y Del Río, 2009).

La mayoría de subespecies de *Pinus nigra* viven bajo un clima de tipo mediterráneo, excepto la subsp. *nigra* en templados. Los rangos bioclimáticos varían desde condiciones húmedas (800-1000 mm de precipitación media anual) en las subespecies *laricio* y *mauretanica*, o subhúmedas (600-800 mm) de la subsp. *pallasiana* en Chipre, hasta semiáridas (400-600 mm) en las poblaciones de la anterior en Anatolia. Las ibéricas de la subsp. *salzmannii* tienen mayor resistencia a la sequía estival que el resto de subespecies (Aussenac, 1980). El rango altitudinal óptimo de *Pinus nigra* se sitúa entre 800-1500 m, aunque en existe una gran variación: 350-1000 m en Italia (subsp. *nigra*) y la costa croata (subsp. *dalmatica*), entre 500-900 m en los Pirineos franceses a 1600-2200 m en España en el caso de la subsp. *salzmannii*, de 1000 a 1800 m en Córcega (subsp. *laricio*), entre 1000 y 2200 m en los Montes de Taurus y entre 1400 y 1800 m en Chipre para la subsp. *pallasiana*, y, finalmente, de 1600 a 1800 m en el norte de África la subsp. *mauretanica*.

El pino negro europeo vive en una gran variedad de sustratos: calizas (subespecies *mauretanica*, *dalmatica*, *pallasiana* en el centro de Grecia), dolomías (subsp. *nigra* en el norte de Italia y Austria, subsp. *salzmannii* en Cévennes en Francia), serpentinas (subespecies *nigra* y *pallasiana*), suelos ácidos (subsp. *laricio*, subsp. *pallasiana* en Anatolia, subsp. *salzmannii* en los Pirineos franceses y Sistema Central) e incluso suelos volcánicos (subsp. *laricio* var. *calabrica* en Sicilia). *Pinus nigra* es una especie que demanda situaciones luminosas, con temperamento de media sombra aunque intolerante a sombras intensas, muy resistente al viento y a la sequía. Puede crecer formando bosques puros o más raramente asociándose a otros pinos como *Pinus sylvestris* o *P. uncinata*.

En la península ibérica *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* se distribuye fundamentalmente por la mitad oriental y el centro peninsular (Catalán et ál., 1991; Regato et ál., 1991), ocupando unas 350 mil ha en Andalucía (Sierras Béticas orientales), Sistema Ibérico (rara en el septentrional y mucho más abundante en el meridional en las provincias de Teruel, Guadalajara, Cuenca y Castellón), Cordilleras Costeras Catalanas, Sistema Central (sierras de Gredos y Guadarrama), Pirineos y Prepirineos. En la península ibérica es una conífera ligada a las montañas calizas orientales, aunque en el Sistema Central aparezca exclusivamente sobre materiales silíceos. Las poblaciones ibéricas representan el límite suroccidental de distribución de la especie y algunas de sus poblaciones incluyen los enclaves más áridos en los que esta crece en su área global. Desde 1986 se han venido realizando numerosas

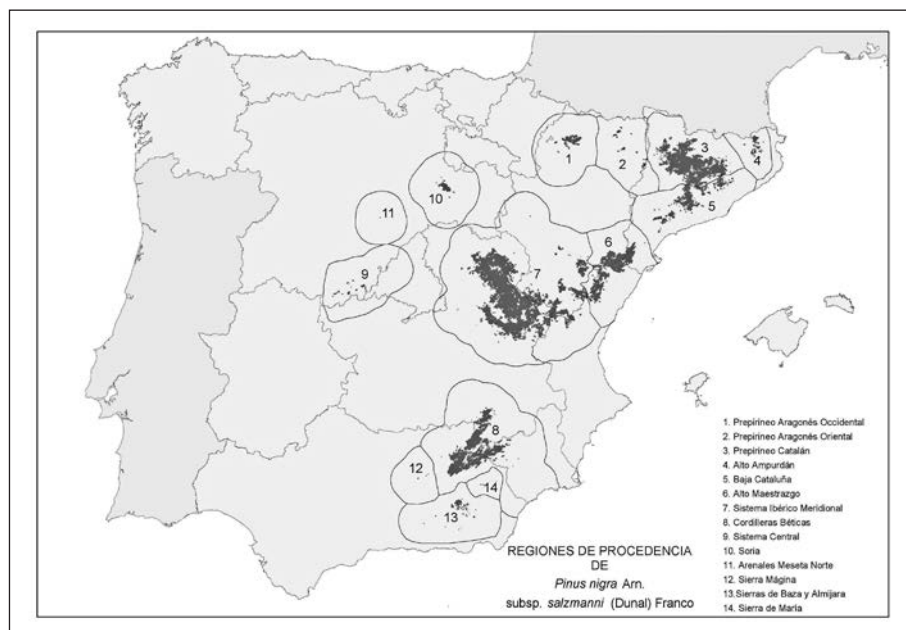


Fig. 28. Regiones de procedencia de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en la península Ibérica (www.magrama.gob.es). La número 9 engloba las poblaciones aisladas de las sierras de Guadarrama y Gredos.

repoblaciones con esta subespecie, que suman unas 340 mil ha, incluyendo las también realizadas con la subsp. *nigra* (Catalán et ál., 1991).

Pinus nigra subsp. *salzmannii* en España es un árbol de carácter submediterráneo, de media y alta montaña, que constituye el piso forestal superior en las Sierras Béticas (1600-2200 m), aunque sus mayores extensiones se encuentran entre 900 y 1500 m de altitud en las sierras más continentales, donde abundan los relieves kársticos (Regato y Del Río, 2009). En las montañas ibéricas donde habita *Pinus nigra* la continentalidad es muy marcada, con inviernos muy fríos y frecuentes heladas, salvo en verano, a la vez que abundan las precipitaciones en forma de agua y nieve y las tormentas estivales que atenúan la sequía, todo lo cual favorece al pino salgareño, competitivamente hablando, frente a encinas, quejigos o robles. De igual manera, en los abundantes páramos del Sistema Ibérico, alejados de altas cumbres y con precipitaciones más bajas, la sequía estival es mucho más marcada al ser menos frecuentes las tormentas, lo que permite que este pino sea sustituido por la sabina albar (*Juniperus thurifera*).

Las poblaciones ibéricas de pino cascalbo o laricio presentan grandes diferencias entre sí, fundamentalmente relacionadas con la calidad de sus fustes, su crecimiento y su aspecto, a pesar de la ya señalada gran plasticidad de la especie para vivir en condiciones muy diferentes, a menudo en el piso supramediterráneo (Catalán et ál., 1991; Regato et ál., 1995). En este sentido, la naturaleza del suelo y las particularidades microclimáticas de cada una de las poblaciones ibéricas son los factores principales que determinan sus diferencias (Elena Rosselló y Sánchez Palomares, 1991; Romera García et ál., 2001; García López et ál., 2005).

En las Béticas, las masas de pino cascalbo, que en esta región es conocido como salgareño o laricio, se localizan en diez sistemas montañosos separados: la más importante en el núcleo que forman las sierras de Segura-Cazorla-Castil (60 mil ha) y Sierra Mágina (Jaén); Sierra Nevada, Sierra de Huétor, Sierra de Baza y Sierra de La Sagra (Granada); sierras de María, Lúcar y Filabres (Almería), así como en la zona fronteriza entre Granada y Málaga en la Sierra de Almijara (Alejano y Martínez Montes, 1996; Tíscar y Linares, 2011). En estas montañas el pino laricio vive en suelos calizos, incluyendo dolomías, sufriendo las condiciones de máxima aridez de la especie en España; llegando también, a nivel peninsular, a las máximas cotas altitudinales pues supera los 2000 m formando el límite superior de bosques junto a manchas de enebros enanos y sabinas rastreras.

En los Pirineos y Prepirineos españoles (aragoneses y catalanes), *Pinus nigra* se asienta exclusivamente sobre suelos calizos, básicamente margas, calizas, calcarenitas y conglomerados calizos. En estos ambientes habita predominantemente en zonas premontanas pirenaicas, donde a menudo forma masas discontinuas, más extensas en el Prepirineo catalán. En las cordilleras prelitorales catalanas habita suelos poco evolucionados de naturaleza caliza e incluso algunas litofacies dolomíticas e incluso silíceas, formando manchas pequeñas, abiertas y dispersas que no llegan a formar montes extensos. Estas últimas, junto con las del alto Ampurdán, son las que se sitúan a menor altitud en la península ibérica, a menos de 300 m y siempre por debajo 800 m.

En el Sistema Ibérico es muy frecuente en la zona meridional (provincias de Castellón, Cuenca, Guadalajara y Teruel) –donde se le conoce como pino negral–, siendo mucho más escaso en la septentrional (Soria, Burgos) bajo el nombre vernáculo de pino pudio o ampudio. Habita en los Puertos de Beceite, Maestrazgo, Sierra de Gúdar, Peñagolosa, Sierra de Javalambre, Serranía de Cuenca, Montes Universales y Alto Tajo, e incluso en algunos núcleos aislados de montaña y cañones kársticos del Sistema Ibérico noroccidental (Regato y Del Río, 2009). En el Alto Maestrazgo el pino laricio forma bosques de cierta entidad en las inmediaciones de Tortosa y Beceite, alcanzando los 1300 m de altitud.

Entre Teruel y la Serranía de Cuenca se encuentran las masas de *Pinus nigra* más extensas de la península ibérica, que ocupan unas 200 mil ha: son pinares monoespecíficos que viven sobre suelos profundos y bajo condiciones de marcada continentalidad, especialmente en La Alcarria (donde se asocia a la sabina albar), siempre sobre suelos marcadamente calizos, aunque pueden aparecer sobre alguna facies más silícea.

En el Sistema Central, Regato et ál. (1991) citan dos núcleos principales de pino cascalbo: uno en el sector oriental de la Sierra de Gredos (Sierra del Valle), tanto en su vertiente septentrional (valle de Iruelas) como en la meridional (valle del Tiétar) entre 1100 y 1700 m; otro en la zona más occidental de la Sierra de Guadarrama (Cabeza Lijar, 1500-1600 m). Sus poblaciones gredenses se incluyen mayoritariamente en la provincia de Ávila, aunque algunas, las más orientales al sur de la Sierra del Valle, aparecen en el término municipal de Rozas de Puerto Real (Madrid), a menudo salpicado entre los robledales de *Quercus pyrenaica* que dominan la parte superior del castaño (Gómez Manzanique, 1988). La particularidad de las masas de pino cascalbo del Sistema Central es que son las únicas, a nivel peninsular, que se asientan sobre sustratos totalmente silíceos (granitos, gnesis y micaesquistos) (Génova y Moya, 2012). Estas poblaciones constituyen una de las 14 regiones de procedencia de *Pinus nigra* de la península ibérica (Catalán et ál., 1991).

Las poblaciones de pino cascalbo de la Sierra de Gredos marcan el límite occidental de la especie en toda su área de distribución. En las meridionales gredenses la densidad del pino cascalbo es pequeña, de apenas 10-50 pies por hectárea. Por regla general se trata de pequeños bosquetes o ejemplares aislados entre masas de pino resinero o serrano, robles o castaños (Gandía et ál., 2005).

Las poblaciones del sur de Gredos, particularmente las de las sierras del Valle y Arenal, aparecen todas ellas ligadas a la cuenca alta de algunos arroyos e incluso en el seno del propio bosque ripario como la del río Pelayo; es decir, en refugios donde consiguieron sobrevivir a los numerosos incendios que han asolado estas comarcas.

Teniendo en cuenta la enorme singularidad y excepcionalidad de *Pinus nigra* en Gredos, parece pertinente realizar una descripción detallada de cada una de sus poblaciones, al menos de las más importantes, pues no siempre el pino cascalbo aparece en forma de ejemplares aislados, sino que en algunos enclaves hay bosquetes o bosques de cierta entidad que merecen una atención especial.

Hace ya algunos años, Regato et ál. (1992) cartografiaban la distribución tanto del pino cascalbo como el serrano en la Sierra de Gredos. Su mapa mostraba, de una forma más o menos detallada, un areal para ambas especies relativamente importante, aunque fragmentada, en el sur de Gredos. Desafortunadamente, hoy resulta muy difícil, sino imposible, seguir y aceptar dicha cartografía, pues muchas de dichas masas han desaparecido o se han contraído aún más fruto de los incendios repetidos que han asolado la vertiente meridional de Gredos, donde la escasa tasa de regeneración de ambas especies ha impedido su recuperación.

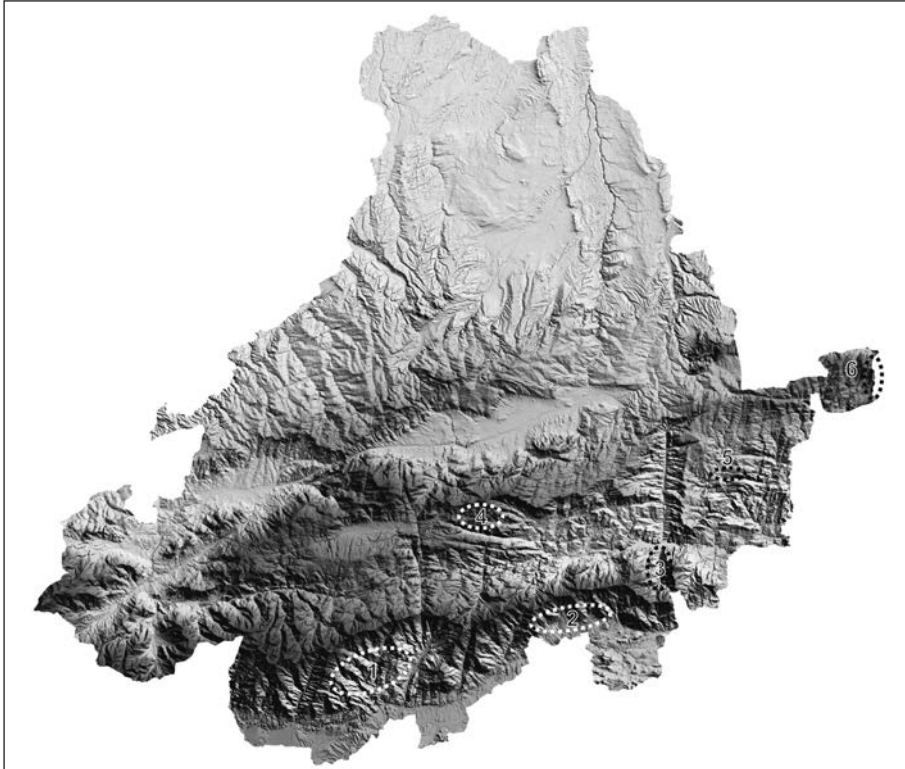


Fig. 29. Poblaciones de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en la provincia de Ávila: 1, Sierra del Arenal y Guisando; 2, Sierra del Valle; 3, valle de Iruelas; 4, Navalacruz; 5, Hoyo de Pinares; 6, Sierra de Malagón.

En la vertiente meridional de Gredos, orientadas hacia el sureste, destacan cinco subpoblaciones de pino cascalbo en el extremo más oriental del Macizo Central de Gredos, entre el Risco del Águila y el espaldar de Los Galayos, fundamentalmente en el término municipal de Guisando.

La población del río Pelayo cuenta con unos 50 ejemplares dispersos en el seno del castaño o el pinar resinero, a apenas 520-550 m en Arenas de San Pedro. Es la masa de pino cascalbo situada a menor cota en Gredos. Los cascalbos

se disponen en ambas orillas del río e incluso algunos al borde mismo del cauce. La vegetación dominante es el robledal húmedo mesomediterráneo luso-extremadureño; donde junto al roble abundan *Viburnum tinus*, *Erica arborea*, *Rubus* sp., *Arbutus unedo* y *Pteridium aquilinum*. Son árboles de gran tamaño, alguno incluso que podría catalogarse como monumental, pero existe cierta variabilidad en los grosores del tronco y buena regeneración. En la misma localidad, junto al Monasterio de San Pedro de Alcántara, unos 10 ejemplares de cascalbo se ubican, en situación similar, en el arroyo de la Avellaneda a 600 m de altitud.

Al noroeste de la anterior, la población de Guisando también se ubica cerca del río Pelayo, en la vertiente oriental del Collado de Arbillas a unos 1100 m de altitud en el paraje conocido como La Bardera. Se trata de un bosque aislado pero puro que cuenta con 9 ejemplares de *Pinus nigra* bastante longevos y centenarios todos ellos, sobre todo el conocido 'Pino Bartolo' de unos 25 m de altura y más de 4 m de perímetro. Se ubican junto a una gran laja granítica en el entorno de un arroyo que los ha salvado de los incendios. En el entorno dominan pinares de resinero y enebrales. De los citados, 3 de ellos, incluido el Bartolo, tienen la base desventrada para la obtención de teas; y alguno incluso tiene procesionaria. Además de estos, se cuentan dos ejemplares muertos completamente secos. Es la población más occidental de pinos cascalbos en Gredos y en el mundo.

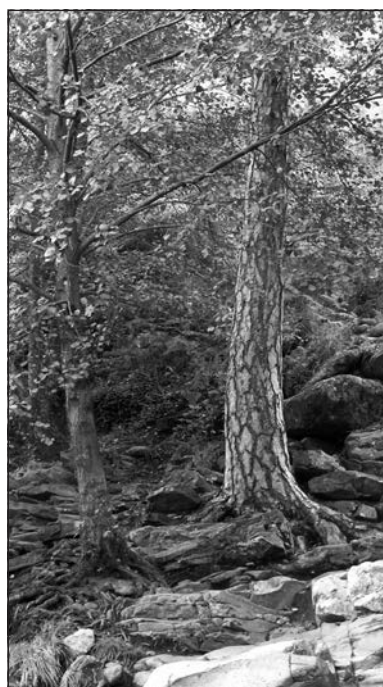


Fig. 30. Población de pino cascalbo del río Pelayo.



Fig. 31. Población de pino cascalbo de Guisando.

En el término municipal anterior, al sur de la Cuerda de la Huesa y el collado del mismo nombre, en el paraje conocido como Chorreras de La Lancha, sobre el río Riocuevas, se ubica a 1150-1200 m, siempre junto al cauce fluvial, un majestuoso bosque de pino albar (*Pinus sylvestris*) compuesto de varios centenares de ejemplares en una masa más o menos pura sobre una gran laja granítica que produce abundantes cascadas. Muchos de estos pinos albares son centenarios, sin lugar a dudas, especialmente el árbol monumental conocido como Pino de la Huesa. Abundan los pinos de distintos tamaños y grosores, existiendo una buena regeneración de la masa. En esta población de pino albar aparecen algunos ejemplares aislados (apenas una decena) de pinos cascalbos, que se extienden hacia el noreste para alcanzar la Loma de la Majadilla y la Portilla del Regajo Garro.

En El Hornillo, la población del río Cantos tiene una gran belleza paisajística. Se accede a ella bien desde la población anterior salvando el Collado de Regajo Garro, bien desde el propio pueblo por el camino forestal que lleva al Charco Verde y al refugio de montaña de Domingo Fernando. En el paraje de Silvana, siempre sobre la margen derecha del río, en algo más de unos 600 m sobre la cuenca fluvial, se desarrolla una imponente laja granítica que es colonizada por numerosos pinos cascalbos entre 980 y 1100 m de altitud aproximadamente. Muchos de ellos cuentan con troncos de enormes grosores y son varias veces centenarios. Algunos más cercanos al cauce ya han perecido. Uno de ellos es considerado monumental (Pino del Charco Verde), aunque esta misma categoría podrían tenerla muchos otros ejemplares de esta magnífica población. El entorno está dominado por extensos pinares de *Pinus pinaster* y enebros, aunque los cascalbos tienen la fisionomía de bosque ocupando los litosuelos donde prácticamente ninguna otra especie arbórea puede prosperar. Es, por decirlo de alguna manera, el biotopo más adecuado o típico a nivel peninsular para el desarrollo de esta especie.



Fig. 32. Población de pino cascalbo del río Cantos.

Sobre la vertiente meridional de la Sierra del Arenal, entre el Risco del Águila y el de las Morillas, el pino cascalbo constituye formaciones arbóreas muy abiertas, formadas por individuos muy longevos (más de 300 años), distribuidos de manera escasa entre comunidades arbustivas dominadas por *Cytisus oromediterraneus*, *Echinospartum barnadesii*, *Genista cinerascens*, *Deschampsia flexuosa* y *Festuga merinoi*. En muchas ocasiones habita junto al pino albar (*Pinus sylvestris*). Las distintas poblaciones de pino cascalbo de esta sierra pueden individualizarse en seis subpoblaciones según la cabecera del arroyo en el que viven y la cota altitudinal que ocupan.

Entre 1060-1200 m, en la margen derecha del río Zarzoso, en la vertiente oriental de la cuerda del Collado de la Vuelta, numerosos pinos cascalbos aparecen salpicando formaciones mixtas de castaños, robles y pinos resineros. Por encima de esta subpoblación, en la cabecera de los distintos arroyos que vierten al río Zarzoso, aparecen otras subpoblaciones.

La del arroyo de los Torneros o del Álamo se extiende entre este arroyo y el de las Quebrás, entre 1220 y 1430 m. Cuenta con numerosos ejemplares de pino cascalbo de gran tamaño y edad, entre los que se intercalan algunos pinos albares y robles melojos, especialmente a mayor cota donde incluso hay formaciones monoespecíficas de pino albar.

Entre el arroyo de las Quebrás y el arroyo de la Cabrilla, que baja desde el puerto del mismo nombre, aparece otra subpoblación individualizada de la anterior, en la que sobre grandes berrocales graníticos prosperan por igual ejemplares muy longevos y de formas tortuosas tanto de pino cascalbo como de pino albar, entre 1330 y 1480 m de altitud a ambos lados del cerro de Coladillas.

Una cuarta subpoblación, más extensa y semejante en su fisionomía a la anterior, se extiende entre los arroyos de Majomingo y Andrinal, en la que *Pinus nigra* aparece más o menos entre 1250 y 1700 m, a mayor cota junto al pino albar. En esta última, a casi 1600 m, el pino serrano de La Tía Marisana es el árbol monumental más emblemático, aunque algunos cascalbos no desmerecen en absoluto en su monumentalidad. De hecho, algunos estudios dendrocronológicos en esta subpoblación han documentado ejemplares de más de 300 años (Génova et ál., 1993, 2005, 2008).

Hacia el este de las anteriores, visible desde la carretera que de El Arenal conduce al puerto del Pico, sobre el arroyo de la Ortiga, se desarrolla otra subpoblación de pino cascalbo entre 1170 y 1430 m. Se trata de un pinar relativamente abierto, dominado por formaciones arbustivas de leguminosas, gramíneas de alta talla y resineros. Destaca el conocido y protegido Pino Gordo.

Más al este aún, sobre el Cerro de la Campanas, antaño tuvo que existir una subpoblación importante de *Pinus nigra* entre 1500 y 1600 m, de la cual hoy solo subsiste, fruto de continuados e ingentes incendios, el conocido Pino de la Centenera, un árbol monumental protegido pero aislado en este entorno, al que se llega desde el camino forestal que asciende desde el Collado de la Centenera al Risco de las Morillas. Otro par de cascalbos más, igualmente aislados y que tuvieron que formar parte de esta subpoblación, aparecen en la cuenca alta del río Arenal por encima de El Chorrerón bajo el Collado de la Sillita, junto a un pino serrano tan solo como los otros.



Fig. 33. Población de pinos cascalbos en la zona más alta del arroyo de los Torneros, donde prácticamente constituyen el límite de bosque por encima de 1400 m de altitud.



Fig. 34. En el Cerro de las Campanas tuvo que existir una importante población de cascalbos y albares. Los incendios han acabado con casi todos ellos y apenas se observan los esqueletos raquíticos de los pinos quemados y algún que otro superviviente.



Fig. 35. Subpoblación del arroyo del Andrinal. Aquí persiste todavía una copiosa masa de cascabelos que trepa por el collado.



Fig. 36. Bajo el Risco de las Morillas se tuvo que extender una densa población de pinos serranos y cascabelos en buena armonía. De ellos hoy sobreviven unos pocos.

El pinar de *Pinus nigra* de Navalacruz se diferencia del resto de poblaciones gredenses por su alta densidad y grado de homogeneidad (Gandía et ál., 2005), así como por ser la población situada más al norte de la cadena montañosa, entre la Sierra de Gredos y Las Parameras. Ocupa unas 36-40 ha, con una densidad de 80 árboles/ha para un total de casi cuatro mil árboles, sobre sustratos exclusivamente graníticos, entre 1050 y 1250 m de altitud (Arias et ál., 2011). En su mayoría son árboles adultos (120-160 años), con ejemplares de hasta 200 años (Génova et ál., 2009a), existiendo una regeneración natural muy baja. En su seno, casi monoespecífico, prosperan algunos otros pinos (*Pinus pinaster*, *P. sylvestris*) procedentes de repoblación, *Quercus pyrenaica* en los claros del pinar y fresnos (*Fraxinus angustifolia*) junto a los cauces fluviales. En algunas áreas hay densas formaciones arbustivas de *Cytisus scoparius*, *C. multiflorus*, *Genista florida*, *G. cinerea*, *Cistus laurifolius*, *Rubus ulmifolius*, *Crataegus monogyna*, *Daphne gnidium*, *Juniperus oxycedrus* (Génova y Moya, 2012); y en otras destaca la gramínea perenne *Festuca merinoi*.



Fig. 37. Pinar de pinos cascalbos de Navalacruz.

En el Macizo Oriental de la Sierra de Gredos, en la vertiente meridional de la Sierra del Valle, el pino cascalbo es menos abundante que en las citadas poblaciones de la Sierra del Arenal, ya que salvo raras ocasiones apenas forma bosquetes o aparecen ejemplares aislados entre otro tipo de bosques, normalmente compartiendo espacio y cota altitudinal con el pino serrano, el roble melojo o a menudo también con el pino resinero. Estas poblaciones han sufrido numerosos incendios a lo largo del último siglo, por lo que actualmente resulta muy difícil seguir la cartografía de estos pinares citada por Regato et ál. (1992) y Génova et ál. (2009b).

Las distintas subpoblaciones se independizan entre sí según la cabecera del arroyo que colonizan:

En el término municipal de Casavieja, la subpoblación del Portacho de Alcarabán corresponde a dos pequeñas manchas aisladas entre 1200 y 1400 m orientadas hacia el sureste en la cabecera del arroyo de Rojuelo. En el seno de estas también aparece algún pino serrano disperso. Esta subpoblación tuvo que ser relativamente copiosa en el pasado, pero los incendios de la zona la han reducido a la nada ya que apenas subsisten algunos ejemplares en muy mal estado, rodeada de una densa cobertura de piornos que impide cualquier tipo de regeneración. En la vertiente occidental del portacho, dentro del término municipal de Mijares, unos 20 ejemplares de tamaño mediano habitan una loma orientada al SO en la garganta Izquierda. En el mismo pueblo, dos cascalbos, uno de ellos añoso, se resguardan en una gargantilla que baja del Barbaceo; aunque hay muchos otros sueltos en la garganta de las Torres.

Al norte de la anterior, dentro del mismo término municipal, en la cuenca alta de la garganta de la Chorrera, una nueva subpoblación, si cabe más extensa, aparece entre 1250-1600 m al este del pico del Pulpito (1915 m), protegida entre el Risco del Remolino y la Portacha de las Tejadillas. A pesar de su extensión, cascalbos y serranos aparecen de manera demasiado dispersa, a modo de bosquetes, intercalados entre densos pinares de pino resinero y piornos. Los incendios han hecho mella, igualmente, en esta subpoblación, siendo fácil ver numerosos ejemplares muertos de ambos pinos altimontanos. Es probable que esta, que en definitiva viene a ocupar la ladera alta del monte Dehesa Avellaneda, subsistiera hasta nuestros días gracias a la abundancia de barrancos donde quedó protegida. Sin embargo, hoy no hay regeneración alguna y es el pino resinero el que empieza a ocupar lo que antaño fueron otros pinares.

Una tercera subpoblación, minúscula, aparece al sureste del puerto del Alacrán, a unos 1350 m en la cabecera de la garganta de la Cereceda. Está constituida por



Fig. 38. Subpoblación de pino cascalbo del término municipal de Casavieja.

apenas una veintena de ejemplares en buen estado pero poco a poco colonizados por el pino resinero que asciende en altitud, en la frontera entre los términos municipales de Casavieja y Piedralaves. Los estudios dendrocronológicos han demostrado que algunos ejemplares de esta subpoblación superan los 200 años de edad (Génova et ál., 1993, 2005, 2008).

Entre el pico de Lanchamala (2003 m) y el de la Escusa (1959 m), en el término municipal de Piedralaves, aparecen otras cuatro subpoblaciones que contienen pino cascalbo y en ocasiones serrano. La más oriental se encuentra entre la Pradera de las Serradillas y la cara norte del Cerro Sarnosa, entre 1200-1500 m, ocupando la cuenca alta de la garganta de Serradilla. En ella el pino cascalbo es un mero espectador, disperso y aislado, de una densa masa de robles melojos y pinos resineros relativamente abundantes. El pino cascalbo suele subir más en altitud constituyendo el límite de bosque, donde a veces acompaña al enebro en el Cerrillo del Enebro. No lejos de la anterior, otra escueta subpoblación se ubica en la angostura formada por las gargantas de la Graja y Matavacas a 1300-1400 m, en la que puntualmente también aparece algún pino serrano, pero el dominio paisajístico, como antes, corresponde a robles y pinos resineros. Cascalbos dispersos, a menor altitud, también salpican la garganta de Nuño Cojo al lado mismo de Piedralaves.

Una subpoblación más extensa, al este de las anteriores, se ubica en el paraje conocido como Los Manaderos, alimentado por el arroyo de los Hornillos. Aquí el pino cascalbo aparece salpicando un denso y brumoso robledal entre 1250 y 1350 m. En el denominado paraje de Los Hornillos, el cascalbo forma un bosque relativamente importante con numerosos ejemplares centenarios, en concreto



Fig. 39. Subpoblación de pino cascalbo de Los Manaderos en Piedralaves. En ella aparecen varios ejemplares majestuosos y monumentales dignos de protección. En el paraje de Los Hornillos incluso llegan a conformar un bosque de cierta importancia y enorme belleza.

cinco que son conocidos como ‘pinos de Los Manaderos’ por su diámetros descomunales (casi 5 m de circunferencia), que compiten con rebollos igualmente monumentales. Algunos de ellos muestran las típicas cicatrices de la extracción de resina en su tronco. El estado de conservación de este bosque es bastante bueno. Según estudios dendrocronológicos, algunos ejemplares de esta subpoblación superan de largo los 300 años (Génova et ál., 1993, 2005, 2008).

Finalmente, casi pegada a la anterior, aunque algo más al norte, en la ruta que asciende hasta el puerto de Navaluenga, una última subpoblación se desarrolla en la cuenca alta del arroyo o garganta de los Hornillos, en el paraje denominado Peña Horcada. Aquí los cascalbos escasean, lo mismo que los pinos serranos con los que tan a menudo se acompañan. Mucho de ellos, en ambos pinos, presentan ejemplares tortuosos con formas modeladas por el viento entre 1350 y 1600 m.

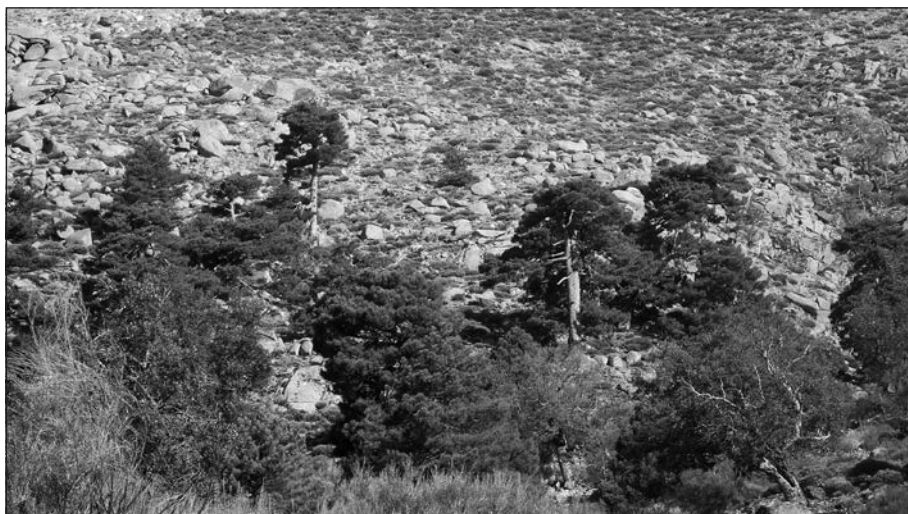


Fig. 40. Subpoblación de Peña Horcada: ejemplares tortuosos de pinos cascalbos y serranos viven en común.

En La Adrada, amén de las subpoblaciones que comparte con Piedralaves en las ya citadas de Los Manaderos y Peña Horcada, que se sitúan a caballo entre ambos términos municipales, se localiza otra extensa subpoblación al este de las anteriores, repartida en la cabecera de los distintos arroyos que vierten a la garganta del Charco de La Hoya. Esta, más o menos, se distribuye en un par de manchas al sur de las Praderas del Cervunal (Cuerda de Majaltobar) y el Cerro de la Escusa (paraje de la garganta de la Bariza), entre 1300-1500 m aproximadamente. Algún cascalbo aislado aparece también, junto a un denso bosque de pinos serranos, en la Pinara de la Virgen. En uno de estos arroyos, concretamente en el del Aprisquillo, se ubica un pino cascalbo monumental protegido, aunque está amenazado por los incendios forestales y por la proliferación de los pinos resineros. Se encuentra hacia el norte del paraje de la Pinara de la Virgen a unos 1340 m

de altitud. Como otros cascalbos gredenses, a salvo en el seno de un arroyo. Esta población de La Adrada es una de las mejor conservadas en el seno de la vertiente meridional de la Sierra de Gredos, pues en ella se conserva un bosque más o menos extenso de este pino relativamente puro. Como ocurre en otros puntos de Gredos, la existencia de arroyos encajados, de pendientes muy pronunciadas, ha permitido que los cascalbos hayan subsistido aquí a salvo de los incendios.

Existen numerosas rutas de montaña que nos acercan hasta estos bellos pinares, particularmente al Pino del Aprisquillo. Este pino monumental es único, y uno no se apercibe de su monumentalidad hasta que está frente a él. Sus raíces se extienden hacia los bordes del arroyo y lo alcanzan, buscando resguardo de los incendios que podrían asolarlo en el futuro.



Fig. 41. Pino Aprisquillo: un cascalbo monumental situado en el municipio de La Adrada.

Las poblaciones más orientales de la vertiente meridional de la Sierra del Valle se ubican en Sotillo de la Adrada. A ellas hace mención Martínez Ruiz (1999), al referirse a un bosque mixto de cascalbos y serranos en la Caseta del Collado del monte Dehesa del Borbollón. Esta población se ubica entre el pico del Canto del Berrueco y el Cerro de Pinosequillo, en los parajes del Venero de las Aperturas y Las Trampas, entre 1400 y 1550 m aproximadamente. Aunque el pino cascalbo es bastante numeroso, suele compartir su espacio con otros tantos pinos serranos e incluso con resineros hacia menor cota. También aparece algún cascalbo disperso en el denso pinar de pino serrano del paraje de La Balsaña, en este municipio, que se extiende hasta el Collado de las Vacas.

En el valle de Iruelas abundan ejemplares majestuosos tanto de pino cascalbo como serrano, que aparecen de manera esporádica en otros bosques (pinares resineros, robledales, fresnedas, alisedas, castañares) en torno a los 1500 m e incluso

a menor cota (Génova et ál., 2009b). Muchos son añosos, con copas aplanadas en su extremo y sumamente extendidas; a menudo centerarios. Alguno, de los que se hablará más tarde, se encuentra entre los ejemplares más voluminosos de todos los pinos cascalbos de la península ibérica. Trazar un área de distribución de *Pinus nigra* en este valle es prácticamente una quimera, pues aparece de manera salpicada y aislada, ya sea constituyendo pequeños rodales o ejemplares aislados a lo largo y ancho de todo él. Abundan en el entorno mismo de la garganta de Iruelas, donde protegidos en el seno del bosque de alisos aún perduran muchos ejemplares majestuosos que pasan de largo de los 2 m de perímetro a partir de 700 m de altitud. Los hay, muchos, en la pista forestal que desde Las Cruceras sube al puerto de Casillas, en el paraje de Zarzaleras y en el arroyo de Serrezuelas; no son raros en el profuso y misterioso castañar de El Tiemblo, aunque muchos ejemplares se inmiscuyen en el seno del pinar de pino resinero al oeste del pico Cabeza de la Parra y al norte del Cordal de Pedro Duermes. La situación de este pino, entre el valle de Iruelas y los montes de El Tiemblo, no es que sea muy halagüeña, pero es común. Hace poco más de cien años, el pino cascalbo era mucho más abundante en Iruelas (Blanco Castro et ál., 1997), pues en el proyecto de ordenación del valle de Iruelas de 1873 se describen incluso bosques de este pino. Entre 950 y 1000 m, en las curvas anteriores a la Casa de Las Lamos, hay un espléndido bosque con un par de ejemplares adultos y muchos pequeños, demostrando cierta regeneración del bosque. A la altura de Las Juntas aparece otro bosque notable de cascalbos aunque bastante degradado por las talas y el pastoreo. Algunos están protegidos por un vallado dentro de la Reserva Natural de este valle.

A caballo entre las estribaciones de las sierras de Gredos y Guadarrama, dentro de la denominada Comarca de Pinares, se localiza una pequeña población de pino cascalbo en el término municipal de Hoyo de Pinares, de la cual no hemos encontrado ninguna referencia en la bibliografía. Esta se encuentra en la Umbría del Venero, a 1115-1165 m de altitud, en una zona con un microclima húmedo



Fig. 42. Majestuoso cascalbo emergiendo entre los pinos resineros en el valle de Iruelas.

particular, siempre sobre grandes lajas graníticas orientadas el norte del Cerro de Valdegarcía. Una veintena de ejemplares aparecen diseminados entre resíneros y piñoneros en un territorio escarpado de gran pendiente dentro del paraje de El Chorríto. La mayoría de ejemplares tienen gran tamaño, pasando muchos de ellos de los 2 m de perímetro e incluso alguno acercándose a los 3 m. En la zona más alta del cerro los árboles adquieren portes tortuosos fruto de la influencia del viento. Hay incluso un ejemplar muerto que en su día tuvo que ser excepcional. Muchos de ellos cuentan con la típica cicatriz de haber sido resinados. Esta subpoblación es excepcional, pues su ubicación aislada, aunque relativamente cercana de otras subpoblaciones tanto de la Sierra de Gredos al oeste como de la de Guadarrama al este, le confiere una importancia biogeográfica singular. Una bella ruta, que discurre por el Cerro de Valdegarcía, nos permite conocer estos pinos cascalbos en toda su extensión.



Fig. 43. Pino cascalbo en el valle de Iruelas y detalle de su corteza plateada.

Finalmente, aunque ya fuera del ámbito gredense pero aún en la provincia de Ávila, debe citarse otra población de pinos cascalbos en la Sierra de Malagón, el extremo más occidental de la Sierra de Guadarrama. Esta población se extiende por la provincia de Madrid, al sur de Cabeza Lijar en el valle de la Hilera, alcanzado el oriente abulense en Peguerinos, donde algunos calcalbos subsisten al amparo de Cuelgamuros, no lejos del Valle de los Caídos. A menudo se intercalan entre poblaciones de pino serrano, siendo frecuente en su cortejo la gayuba (*Arctostaphylos uva-ursi*).

5.3. FLORA Y VEGETACIÓN

Pinus nigra subsp. *salzmannii* es una conífera que en la península ibérica habita en ambientes montañosos del centro, sur y este, bajo condiciones climáticas en general frías y continentales. En estos ambientes crece fundamentalmente en calizas y dolomías, representando el dosel arbóreo dominante en el piso bioclimático supramediterráneo, en bioclimas húmedos a subhúmedos (700-1600 mm), fríos a extremadamente fríos (temperatura media del mes más frío entre 0 y -7°C). Excepcionalmente, las poblaciones relictas del Sistema Central, asentadas sobre granitos, se encuentran en un bioclima frío perhúmedo (> 1600 mm).



Fig. 44. Pinos cascalbos en la población de Hoyo de Pinares, en una ubicación estratégica entre las sierras de Gredos y Guadarrama.



Fig. 45. Cascalbos en la Sierra de Malagón, englobados en un denso pinar serrano con un subsuelo repleto de gayubas.

Desde un punto de vista sintaxonómico, aún no existe un acuerdo generalizado respecto al papel sucesional de los pinares de *Pinus nigra* en la península ibérica. Aunque su concepción de especie frugal, que coloniza fácilmente sustratos rocosos por su alta capacidad de crecimiento durante sus primeros años, esté bien aceptada, su papel potencial y climácico en su área natural de distribución, y la propia significación de la especie como formadora de bosques esciófilos maduros y desarrollados, aún no ha sido suficientemente reconocido (Regato y Del Río, 2009). Por ello, no resulta raro que algunas asociaciones descritas por Regato (1992) en el Sistema Ibérico no hayan sido incluidas en la actualización de listado sintaxonómico de las comunidades de plantas vasculares de España (Rivas Martínez et ál., 2001, 2002). En cambio, el papel potencial y climácico de los bosques de la subespecie vicariante *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* en las montañas del Mediterráneo Oriental parece muy claro según el elevado número de sintaxones descritos (Barbero y Quézel, 1976; Mayer y Aksoy, 1986). Una síntesis fitosociológica de los bosques de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* a nivel peninsular se debe a Regato (1992), Regato et ál. (1995) y Regato y Del Río (2009), cuyos datos se exponen a continuación, incorporando las correcciones nomenclaturales de Rivas Martínez (2007, 2011).

En los Pirineos centrales y orientales (aragonés y catalán) se han descrito dos asociaciones que incluyen al pino laricio:

- En el piso supramediterráneo, en sustratos calcáreo-dolomíticos en los valles más continentales, se ha definido la comunidad subcontinental *Lonicero xylostei-Pinetum salzmannii* (Gamisans y Gruber, 1988; Gamisans et ál., 1991; Regato y Elena Rosselló, 1995; Regato et ál., 1995), que comparte afinidades florísticas con formaciones de quercíneas caducifolias. En el Pirineo esta asociación comprende tres subasociaciones: *loniceretosum xylostei* (típica y de carácter mesófilo), *thalictretosum tuberosi* (en los Pirineos centrales donde la continentalidad y la aridez se incrementan, de carácter por tanto más termo-xerófilo), *deschampsietosum flexuosi* (sobre enclaves silíceos puntuales del Pirineo catalán en la vertiente norte de la Sierra del Cadí, en los cuales faltan especies indicadoras de los robledales, siendo más abundantes taxones acidófilos).
- En el piso mesomediterráneo, los bosques de pino laricio se asientan sobre calizas en orientaciones de solana, entre 500 y 700 m, con un cortejo florístico típico de *Quercetalia ilicis*. En estos territorios se ha descrito la subasociación *Bupleuro rigidi-Quercetum rotundifoliae pinetosum salzmannii* (Regato et ál., 1995), la cual cuenta con dos variantes: una más termófila que incorpora *Pinus halepensis*, y otra mesófila sin pino carrasco. Esta última variante puede considerarse una fase de transición a comunidades de *Lonicero xylostei-Pinetum salzmannii*.

En las zonas montañosas más elevadas de la Región Eurosiberiana, el pino laricio solo está presente en los Pirineos occidentales en suelos calizos, donde aparece puntualmente en la parte basal del área de distribución de los pinares albares de *Veronico officinalis-Pinetum catalaunicae* (Vigo, 1979), sin que su presencia

sea suficiente para incluirlo en algún sintaxón. En los Prepirineos aragoneses y catalanes, también es frecuente la presencia del pino laricio en el seno de comunidades arbustivas supramediterráneas de *Amelanchiero-Buxenion* (Bolòs y Romo, 1989), así como en otras meso y supramediterráneas de *Ononido-Rosmarinetea*. Ocasionalmente, aparece en arbustadas silíceas meso y supramediterráneas dominadas por *Cistus laurifolius*.

Siguiendo un gradiente latitudinal norte-sur, el clima del piso oromediterráneo es progresivamente más seco en verano, aunque las temperaturas invernales permanecen muy frías. Bajo tales condiciones, *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* tiende a ir reemplazando a *P. sylvestris*, acabando por ser la especie dominante en las Béticas, donde alcanza fácilmente los 2000-2200 m de altitud. En el Sistema Ibérico (Sierra de Javalambre), el pino laricio todavía aparece a menudo en el seno de pinares serranos, de ámbito calizo, de *Ononido aragonensis-Pinetum ibericae* (Rivas Martínez, 1987), e incluso llega a dominar a veces en orientaciones sur, ascendiendo hasta 1700-1800 m (Regato et ál., 1995). En estos ambientes de alta montaña hay que destacar el papel sucesional de los matorrales de enebros y sabinas rastreras, que actúan como plantas nodriza facilitando la germinación y crecimiento del pino laricio y el serrano (Regato y Del Río, 2009). En Gredos, este matorral, enriquecido en leguminosas arbustivas, habrá jugado un papel semejante, aunque el fuerte pastoreo y la recurrencia de los incendios hayan incidido muy negativamente.

En los bosques del Sistema Ibérico se han descrito hasta 6 sintaxones con *Pinus nigra*:

- *Lonicero xylostei-Pinetum salzmannii*, el mismo sintaxón citado en los Pirineos, que en estas montañas meridionales diferencia dos subsociaciones: *genistetosum patentis* (bosques mesófilos de los valles más térmicos y menos continentales del Sistema Ibérico nororiental de influencia litoral (Puertos de Beceite), donde abundan especies esciófilas, está presente el pino serrano (*Pinus sylvestris*) y de forma puntual el haya (*Fagus sylvatica*); *festucetosum gautieri* (bosques mesófilos del Sistema Ibérico oriental interior (Maestrazgo, Gúdar, Javalambre), en áreas de transición hacia la asociación *Thalictro tuberosi-Pinetum salzmannii*). En zonas de fuertes pendientes de naturaleza dolomítica, en el piso supramediterráneo, se ha reconocido la comunidad edafoxerófila climatófila *Festuco scopariae-Pinetum salzmannii* (Regato, 1992; Regato et ál., 1995) que podría corresponder a la segunda de las subsociaciones referidas.
- En las montañas más continentales del Sistema Ibérico suroccidental (Serranía de Cuenca, Montes Universales), sobre sustratos dolomíticos y calcáreos del piso supramediterráneo, se ha reconocido la comunidad *Thalictro tuberosi-Pinetum salzmannii* (Regato, 1992; Regato y Elena Rosselló, 1995; Regato et ál., 1995), que cuenta con tres subsociaciones: la típica *thalictretosum tuberosi* (de carácter mesófilo, típica de fondos de valle y torcas, laderas umbrosas y cañones kársticos), *astragaletosum granatensis* (de carácter frío y estepario en los territorios más meridionales), y *juniperetosum thuriferae* (de carácter estepario, en zonas culminales

de altiplanos ondulados con sustratos más superficiales). Rivas Martínez (2011) eleva posiblemente esta última subasociación a la categoría de asociación (*Junipero thuriferae-Pinetum latisquamae*), al citar las comunidades de pino salgareño climatófilas edafoxerófilas calcícolas y dolomíticas donde aparece dispersa la sabina albar (*Juniperus thurifera*).

- En el Sistema Ibérico suroriental se han descrito comunidades arbustivas de roquedos calcáreo-dolomíticos que incluyen al pino laricio de forma dispersa (Regato y Escudero, 1989; Regato, 1992; Regato y Del Río, 2009): *Saturejo-Erinacetum anthyllidis pinetosum salzmännii* en el supramediterráneo superior como etapa serial a bosques de *Thalictrum tuberosi-Pinetum salzmännii*; *Lino-Salvietum lavandulifoliae pinetosum salzmännii* para formaciones seriales de los pisos mesomediterráneo superior y supramediterráneo inferior; *Rosmarino-Linetum suffruticosae pinetosum salzmännii* para formaciones edafófilas de los mismos pisos.
- En el Sistema Ibérico septentrional, en el piso mesomediterráneo, algunos bosques de *Pinus nigra* pueden ser incluidos también dentro de *Quercetalia ilicis*. Estos han sido asignados a la subasociación calcícola *Hedero helici-Genistetum patentis pinetosum salzmännii* (Regato, 1992; Regato et ál., 1995), que incluye bosques xeromesofíticos dolomíticos donde la continentalidad está muy atenuada por su situación más al norte. En las zonas más termófilas, el pino carrasco (*Pinus halepensis*) tiene un papel destacado mezclándose con el pino laricio.

En la comarca de los Puertos de Beceite-Tortosa, a caballo entre las provincias de Tarragona, Teruel y Castellón, donde confluyen el Sistema Ibérico y las Cordilleras Costeras Catalanas, Rivas Martínez (2011) ha definido la comunidad de pinos salgareños pirenaicos *Telino patentis-Pinetum salzmännii*, que aunque geográficamente estén ubicados en el Sistema Ibérico parecen tener más relación con los prepirenaicos. Esta asociación no se recoge en Regato y Del Río (2009), aunque probablemente deba corresponderse a la *Lonicero xylostei-Pinetum salzmännii*. En el Sistema Ibérico, el pino laricio también habita en facies silíceas de una manera marginal, a menudo en bosques de pino resinero o serrano, sin formar parte de ningún sintaxón (Regato, 1992).

En las sierras andaluzas del Sistema Bético oriental se han descrito dos asociaciones:

- El pino laricio forma masas importantes aunque abiertas en el piso oromediterráneo (en las sierras de Cazorla-Segura y Baza se encuentran los mejores exponentes) donde conforma el límite altitudinal de bosque sobre suelos calizos y dolomíticos, junto a enebros y sabinas rastreras. Se asignan a la subasociación climática y edafoxerófila *Daphno hispanicae-Pinetum nevadensis pinetosum salzmännii*, a pesar de que el pino laricio sea la única especie arbórea en muchos inventarios (Valle et ál., 1988). De hecho, *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* solo está presente en unas pocas áreas de la Sierra de Baza y Sierra Nevada (pico Trevenque), en situaciones de sombra y suelos húmedos, constituyendo bosquetes relictos de

la subasociación *pinetosum sylvestris*. Rivas Martínez et ál. (2001, 2002) otorgaron a este syntaxón la categoría de asociación, *Junipero sabinae-Pinetum latisquamae*, no recogida en Regato y Del Río (2009).

- En roquedos dolomíticos del piso supramediterráneo se han descrito las formaciones edafófilas de *Junipero phoeniceae-Pinetum latisquamae* (Valle et ál., 1988). Son pinares abiertos donde el pino laricio tiene poca cobertura, en fuertes pendientes y sustrato rocoso, lo que produce condiciones de alta xericidad. Gómez Mercado y Valle (1990) la consideran una comunidad permanente o paraclímax edáfica, indicando que cuando el suelo es más profundo y potente este pinar es sustituido por encinares o acerales. Esta comunidad está bien representada en la Sierra de Cazorla-Segura, y en Sierra Mágina y Sierra de Baza puntualmente.

Las principales masas de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* que se desarrollan exclusivamente sobre sustratos silíceos aparecen en el Sistema Central, formando pequeños bosquetes aislados y relictos entre las sierras de Guadarrama y Gredos. Estos bosques, probablemente tuvieron una distribución mucho más amplia a principios del siglo pasado, tal y como muestran los documentos históricos y los datos paleobotánicos (Génova et ál., 1992; Regato et ál., 1992; López Sáez et ál., 2014), que luego se tratarán en detalle. Como consecuencia del intenso impacto humano sobre estas formaciones (ganadería, talas, incendios, resinación etc.), actualmente apenas subsisten mayoritariamente ejemplares aislados de pino cascalbo, a menudo centenarios, a veces entremezclados con pinos serranos y pinos resineros, cuya regeneración está muy limitada por los continuos fuegos que asolan las montañas gredenses (Gómez Manzanque et ál., 2005).

La permanencia de estas formaciones muy degradadas de pino cascalbo, en la vertiente meridional de la Sierra de Gredos y en el valle de Iruelas, sugiere que estos pinares pudieron constituir el bosque de coníferas situado a mayor cota, entre los pisos supra y oromediterráneo (Regato et ál., 1995). De hecho, algunos pinos cascalbos llegan a contactar, en puntos aislados de las sierras del Arenal y del Valle, con ejemplares igualmente longevos de pino serrano de la asociación *Echinosparto barnadessi-Pinetum ibericae* (López Sáez et ál., 2013) o con piñales oromediterráneos. En cualquier caso, como se detallará al hablar de *Pinus sylvestris*, en el pasado lo más probable, al menos en Gredos, es que el límite de bosque lo constituyeran masas de pino serrano en el piso bioclimático oromediterráneo, que a menor cota contactarían con pinares de pino cascalbo. En Guadarrama, el pino cascalbo aparece puntuamente entre pinares serranos.

A pesar de la singularidad de los bosques de *Pinus nigra* en la Sierra de Gredos, algunos autores han considerado que estas poblaciones fueron introducidas o simplemente las han ignorado desde un punto de vista fitosociológico (Rivas Martínez, 1964; Sánchez Mata, 1989; Sardinero, 2004). Esto es de alguna manera normal, como también veremos con las otras especies de pino presentes en Gredos, pues no ha sido hasta fechas relativamente recientes, del presente siglo, cuando las investigaciones paleobotánicas han venido a clarificar la historia biogeográfica de los pinares.

Respecto a las poblaciones gredenses de *Pinus nigra*, hasta hace poco no se había descrito ninguna asociación fitosociológica, pues como señalaban Regato y Del Río (2009), su elevado estado de degradación dificultaba cualquier intento de descripción sintaxonómica de estos bosques. No obstante, es cierto que la mayoría de los trabajos que citan estos pinares siempre refieren la existencia de ejemplares aislados de mucha edad, en el seno de piornales o de pinares resineros, sin que se haya hecho mención explícita a ciertos enclaves donde el pino cascalbo constituye bosques de cierta entidad, tal y como se vió en el apartado anterior.

Hace años, Galán de Mera et ál. (1999) realizaron una primera aproximación fitosociológica de los pinares de cascalbo de Gredos y Guadarrama, aunque no llegaron a definir ninguna asociación. Respecto de los gredenses, los consideraron de dos maneras. En primer lugar, como una 'forma' en exposiciones más térmicas de los pinares de pino serrano y piornales del piso oromediterráneo (Sierra del Arenal); en segundo, como una 'forma' térmica y relictica de los melojares supramediterráneos (valle de Iruelas). Nada comentan de los situados en el piso mesomediterráneo (río Pelayo), y en ningún momento conceden al pinar de pino cascalbo la categoría de asociación específica. En cualquier caso, su trabajo fue de enorme relevancia al demostrar la singularidad de la presencia de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en distintos puntos del Sistema Central.



Fig. 46. Pinos cascalbos sobre grandes lajas graníticas en la población del río Cantos.

En el piso oromediterráneo inferior (sierras del Arenal y el Valle), entre 1400 y 1650 m de altitud, el pino cascalbo convive en la Sierra de Gredos con pinos serranos (*Pinus sylvestris*), piornos (*Cytisus oromediterraneus*, *Echinopartum barnadesii*), enebros rastreros (*Juniperus communis* subsp. *alpina*), brezos (*Erica arborea*), y diversas herbáceas (*Festuca merinoi*, *F. gredensis*, *Agrostis delicatula*, *A. castellana*, *Corynephorus canescens*). Estas formaciones mixtas han sido recientemente estudiadas por López Sáez et ál. (2016c), considerándolas una variante altitudinal de los pinares puros de pino serrano situados a mayor cota en el piso bioclimático oromediterráneo medio. Tales autores han otorgado a estos bosques mixtos de serranos y cascalbos el rango sintaxonómico de *Echinopartum barnadesii*-*Pinetum ibericae* subasociación *pinetosum salzmännii*. Esta subasociación ha sido descrita para las subpoblaciones del arroyo de los Torneros, arroyo de la Cabrilla, cerro de Coladillas, arroyo del Andrinal y risco de las Morillas en el municipio de El Arenal; así como para las de Portacho de Alcaraván y garganta de la Chorrera en Casavieja, la de Peña Horcada en Piedralaves, y, finalmente, la del Venero de las Aperturas en Sotillo de la Adrada. Se trataría de formaciones básicamente dominadas por *Pinus nigra*, más resistente a la aridez que el pino serrano, de carácter húmedo y relictivo, que se desarrollarían en las zonas central y oriental de la Sierra de Gredos, exclusivamente en su vertiente meridional. Desafortunadamente, como ya dijimos al hablar de cada una de las subpoblaciones citadas, la recurrencia de los incendios, la deforestación y el pastoreo, han reducido los ejemplos de esta subasociación fitosociológica a una mínima expresión en las montañas gredenses. Curiosamente, todas las poblaciones estudiadas del *pinetosum salzmännii* están orientadas al sureste, probablemente porque el pino cascalbo es una especie que demanda situaciones de luz.

En el piso supramediterráneo, entre 900 y 1450 m de altitud, el pino cascalbo llega a constituir formaciones prácticamente puras, entre las cuales se intercalan numerosos arbustos. Amén de *Pinus nigra*, las especies diagnósticas de estos pinares puros de cascalbo son *Genista cinerascens*, *Helianthemum apenninum*, *Lactuca viminea*, *Avenula sulcata*, *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, *Dianthus lusitanus*, *Sedum forsterianum*, *Armeria arenaria*, *Koeleria crassipes* y *Festuca paniculata* subsp. *multispiculata*. López Sáez et ál. (2016c) han asignado a estos bosques de pino cascalbo gredenses la categoría sintaxonómica de asociación: *Genista cinerascens*-*Pinetum salzmännii*; siendo la primera vez que se describe una asociación propia para estos pinares en la Sierra de Gredos. Esta ha sido documentada en diversas subpoblaciones de pino cascalbo de la vertiente meridional gredense, tanto en la Sierra del Arenal como en la Sierra del Valle: Loma de la Majadilla y Silvona (El Hornillo), La Bardera (Guisando), arroyo de los Torneros, Majomingo y arroyo de la Ortiga (El Arenal), garganta de la Chorrera y fuente de las Clavellinas (Casavieja), garganta de la Graja y Los Hornillos (Piedralaves), garganta del Charco de La Hoya y cueva de Majaltobar (La Adrada). A diferencia de la subasociación oromediterránea descrita en el párrafo anterior, los bosques supramediterráneos de *Pinus nigra*, asociación propia, también se distribuyen por la vertiente norte de la Sierra de Gredos, tanto en la gran población de Navalacruz, como en diversas subpoblaciones del valle de Iruelas en el municipio de El Tiemblo (Las Juntas, Cabeza de la Parra, Fuente de las

Víboras y La Casquera). Los pinares de cascalbo de la vertiente meridional de Gredos suelen estar orientados al sureste, constituyendo una variante altitudinal a menor cota de los que conviven en el oromediterráneo inferior con el pino serrano. Por su parte, en la vertiente septentrional de Gredos, a menudo los pinares de cascalbo se ubican en orientaciones norte. En conjunto, siguen representado formaciones relictas y húmedas, con carácter termófilo en la vertiente sur de Gredos.

5.4. HISTORIA BIOGEOGRÁFICA

Los primeros fósiles que podrían haber pertenecido a *Pinus nigra* se remontan al Mioceno, hace unos 20 Ma, y corresponderían a improntas de acículas de la especie fósil *Pinus laricioides*, un pino mesoxerófilo con una distribución geográfica relativamente amplia pero discontinua sobre el borde del futuro Mar Mediterráneo (Palamarev, 1987) y una presencia más aislada en puntos separados de Centroeuropa (Bozukov et ál., 2011). Las primeras piñas fósiles aparecieron en sedimentos pliocenos del sureste de Francia, en el departamento de l'Hérault (Roman-Amat, 1984), correspondiendo a la subsp. *salzmannii*. La alternancia de ciclos glaciares e interglaciares a lo largo del Pleistoceno fue, probablemente, la razón del área de distribución discontinua que presenta actualmente el pino cascalbo en la Cuenca Mediterránea y en otras áreas de Europa Central y Oriental incluyendo Asia Menor (Regato et ál., 1991, 1995).

La combinación de estudios de morfología de acículas (Borzan e Idzajtich, 1996), de la composición en ciertos metabolitos secundarios como terpenos (Gerber et ál., 1995; Rafii et ál., 1996; Bojovic et ál., 2005) o flavonoides (Lauranson-Broyer y Lebreton, 1995), o la caracterización detallada de algunos marcadores moleculares como isoenzimas (Nikolic y Tucik, 1983) o microsatélites (Afzal-Rafi y Dodd, 2007), han permitido confirmar un origen común relativamente reciente de las seis subespecies que comprenden el complejo *Pinus nigra*. A su vez, este cómputo de estudios demuestra cómo las subespecies *dalmatica*, *nigra* y *pallasiana* se parecen mucho entre ellas, mientras que las subespecies *laricio*, *mauretanica* y *salzmannii* son muy diferentes.

Fady et ál. (2010), utilizando microsatélites del cloroplasto (cpSSR), consiguieron identificar 229 haplotipos en un total de 634 individuos pertenecientes a 5 de las subespecies de pino negro. De ellos, 171 se encontraron únicamente en un solo grupo de poblaciones, siendo por lo tanto diagnósticos: 16 en el que denominaron grupo 'oeste' que incluye las subespecies *laricio* y *mauretanica*; 31 en el grupo 'centro' que corresponde a la subsp. *nigra*; 48 en las poblaciones francesas de la subsp. *salzmannii* y 23 en las españolas; y, finalmente, 53 en el grupo 'este' que englobaría la subsp. *pallasiana*. La riqueza haplotípica no es muy diferente entre los grupos geográficos definidos, pero en cambio la diferenciación interpoblacional resultó muy evidente, más incluso que la existente entre dichos grupos. En cualquier caso, su trabajo demostró i) la utilidad de estos marcadores moleculares para el diagnóstico de categorías taxonómicas infraespecíficas; y, ii) la enorme complejidad taxonómica de esta especie.

De hecho, la gran variabilidad morfológica, fisiológica y ecológica de *Pinus nigra*, a lo largo de su área de distribución, ha dado lugar a dos corrientes de opinión. La primera considera *Pinus nigra* como un complejo de subespecies alopátricas (Barbero et ál., 1998; Price et ál., 1998; Quézel y Médail, 2003), es decir segregadas mediante un proceso de especiación por aislamiento geográfico. La segunda trata esta especie como un complejo de dos subespecies (Christensen, 1997): subsp. *nigra* y subsp. *salzmannii*. Los datos comentados en los párrafos anteriores, no obstante, demuestran que la primera de las teorías es la más acertada, al haberse diferenciando seis regiones geográficas de variación molecular en *Pinus nigra*.

En referencia al interés que los datos anteriores pueden tener respecto a las poblaciones gredenses de pino cascalbo, hay que señalar que Fady et ál. (2010) utilizaron en su estudio dos poblaciones del Sistema Central, aunque sin especificar si eran de Gredos o Guadarrama. En el árbol filogenético que construyeron, se diferenciaban netamente dos grupos: a) de un lado la rama correspondiente a las subespecies orientales (*nigra* y *pallasiana*); b) de otro la rama de subespecies occidentales (*laricio*, *mauretanica*, *salzmannii*). Dentro de la rama occidental, la única población estudiada de la subsp. *mauretanica* se individualizaba claramente del resto, el cual a su vez se subdividía en dos nuevas ramas: b¹) englobaba dos poblaciones andaluzas y una del sureste francés de la subsp. *salzmannii*; b²) incluía hasta 10 poblaciones distintas, 7 correspondientes a la subsp. *salzmannii* y 3 a la subsp. *laricio*.

En este último subgrupo, las dos poblaciones estudiadas del Sistema Central español, correspondientes a la subsp. *salzmannii*, se encontraron filogenéticamente próximas a dos poblaciones francesas de la montaña de Cévennes de la misma subespecie, pero también a otras dos de la subsp. *laricio*; y en cambio más alejadas de una población de la subsp. *salzmannii* procedente de Cataluña. Las poblaciones de *Pinus nigra* de Gredos y algunas de las de la subsp. *laricio* comparten el vivir exclusivamente sobre sustratos graníticos.



Fig. 47. Pinares de *Pinus nigra* subsp. *nigra* en los montes Rodopos al noreste de Grecia.

La distribución actual de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en España está relativamente limitada a las montañas calizas de la mitad oriental, reliquia de un área de distribución postglacial que fue sin duda alguna muchísimo más extensa. En la península ibérica, la presencia de *Pinus nigra* es relativamente abundante durante el Pleniglacial (25-15 mil años) e incluso antes, posiblemente junto a *P. sylvestris*, en los análisis antracológicos de algunos yacimientos orientales y murcianos como la Cova de les Cendres, la de Santa Maira, Nerja o Cueva Antón entre 45 y 640 m de altitud (Badal et ál., 2012a, 2012b). También se han descubierto macrorrestos de esta especie, junto al pino resinero, en depósitos eólicos de Doñana, en el suroeste peninsular, datados más allá de los 40 mil años de edad (Postigo Mijarra et ál., 2010b).

Desde estos refugios levantinos y meridionales, cercanos a la costa, es probable que *Pinus nigra* se fuera desplazando hacia el interior, durante el Holoceno, colonizando las áreas de montaña que actualmente ocupa, cuyo clima frío y seco se asemejaría, en cierta manera, al de los periodos glaciares (Sánchez de Medina et ál., 2005). De hecho, el pino laricio formó parte de la vegetación dominante durante los últimos 10 mil años en toda la zona del Levante y sureste peninsular, especialmente en los periodos climáticos más secos durante los cuales los incendios serían más frecuentes (Carrión et ál., 2001a; Roiron et ál., 2013).

En las Béticas, la ocurrencia de incendios empezó a ser más persistente hace 5 mil años, a la vez que las condiciones climáticas se volvían más áridas y la presión antrópica se incrementaba sobre los ecosistemas. En estas montañas del sur peninsular, los pinares, posiblemente de pino salgareño, fueron muy abundantes entre 9-6 mil años atrás. Sin embargo, hará unos 4500 años, con el desarrollo de la cultura del Argar, los pinares altimontanos empezaron a degradarse paulatinamente

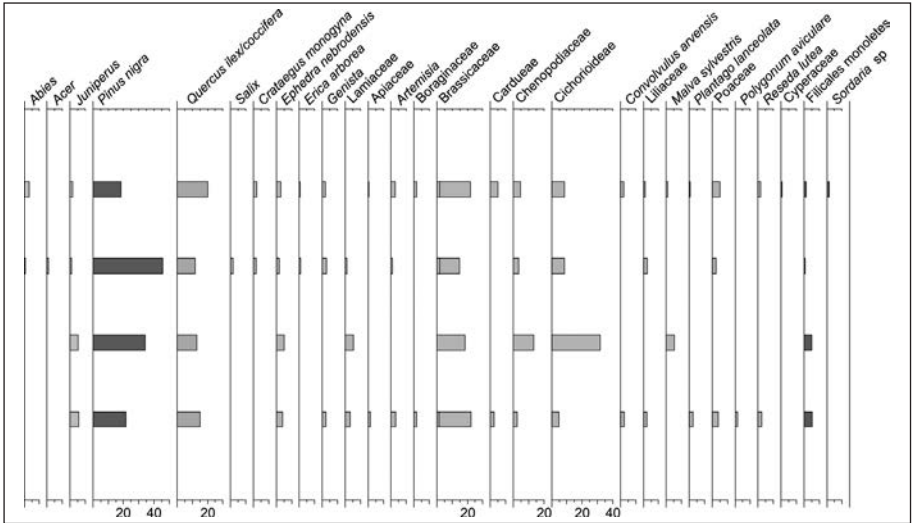


Fig. 48. Diagrama palinológico del yacimiento arqueológico de Cucú (Sierra de María, Almería). El pino salgareño está presente en esta secuencia paleoambiental datada hace unos 40 mil años (modificado de González Ramón et ál., 2012).

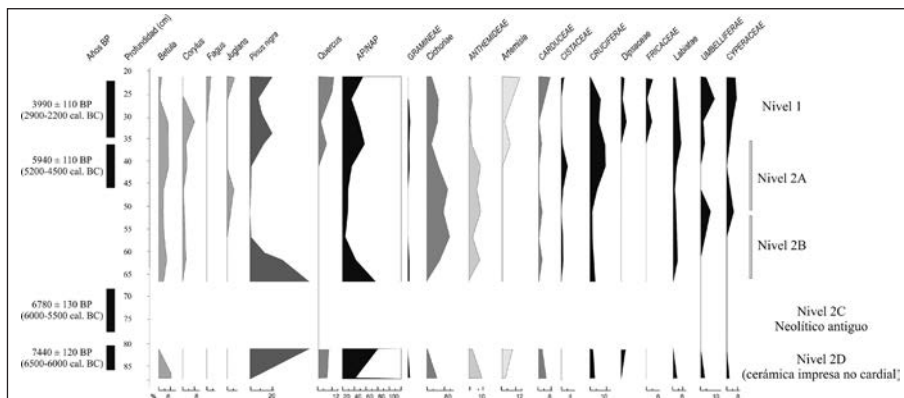


Fig. 49. Diagrama palinológico del yacimiento arqueológico de Cueva del Nacimiento (López García y López Sáez, 1994a, 1994b). Situado en la Sierra de Segura (Jaén), a unos 1600 m, en su registro paleoambiental se observa perfectamente la dominancia de un pinar de pino salgareño en la primera parte del Holoceno y cómo este empieza a degradarse paulatinamente a partir del III milenio a.C. fruto de una ingente antropización y un clima más árido (aumentan los xerófitos como *Artemisia*).

fruto de incendios, un pastoreo voraz y el desarrollo de amplias zonas de pastizal (Carrión, 2001b, 2002; Carrión et ál., 2001a, 2001b, 2003a, 2004, 2007).

En el interior de la península ibérica, las huellas de la presencia del pino cascalbo también son relativamente abundantes: se han documentado macrorrestos (troncas y piñas subfósiles) e impresiones vegetales, de unos 9500 a 4 mil años de antigüedad, en la turbera de Tubilla del Lago y en los travertinos de Tubilla del Agua y Fuentetoba, en Burgos y Soria respectivamente (Moreno Amat et ál., 2009; García Amorena et ál., 2011).

Numerosas fuentes escritas prueban que la madera de pino laricio se uso en la construcción de casas hace más de un milenio durante la Edad Media. En el siglo XVIII, los bosques de pino laricio ibéricos fueron talados, pues sus troncos, muy rectos, eran ideales para la construcción naval, a pesar de que estos procedieran de bosques muy alejados de las costas. A posteriori, la presión de las compañías ferroviarias ahogó aún más estos pinares, mediante la utilización de su madera para las traviesas (Tíscar y Linares, 2011).

Los registros paleoambientales de las turberas del Pozo de la Nieve y Labradillos (Robles López et ál., 2017a, 2017b), en el valle de Iruelas, son un magnífico ejemplo de cómo las actividades antrópicas afectaron a los pinares altimontanos de esta parte del Macizo Oriental de Gredos, donde, como vimos, conviven el pino serrano y el cascalbo. Durante la Edad de Hierro y la instalación de los romanos en la zona el paisaje de la alta montaña de Iruelas no se vió en nada afectado por la antropización, dado que esta comarca apenas fue poblada. En estos momentos, el porcentaje de pino cascalbo/serrano es del orden del 60%, indicando, sin lugar a dudas, la instalación de un denso pinar en el piso oromediterráneo del valle, probablemente de pino serrano (López Sáez et ál., 2013), mientras que a cotas más

bajas del supramediterráneo se extenderían robledales ricos en elementos mesófilos como el abedul, el avellano o el castaño, e incluso en ciertas áreas pinares de pino resinero y encinares en situaciones más térmicas. Sin embargo, hacia el 1500 cal. BP (siglo V d.C.) el pinar altimontano se degrada de una manera brutal, en un proceso que se continúa hasta la actualidad. Esta fecha coincide con el periodo visigodo, un momento de la historia abulense durante el cual a pesar del escaso poblamiento se confirma la deforestación del pinar de alta montaña a lo largo y ancho de toda la Sierra de Gredos (López Sáez et ál., 2014).

Las circunstancias concretas de este proceso aún están en estudio, pero parece bastante claro que tiene que ver con el inicio de una conquista pastoral decidida y efectiva de los pastizales elevados (incremento de coprófilos), provocando la proliferación de matorrales seriales (piornales, brezales, jarales), y, sobre todo, la colonización por parte del roble melojo del antiguo areal del pinar.

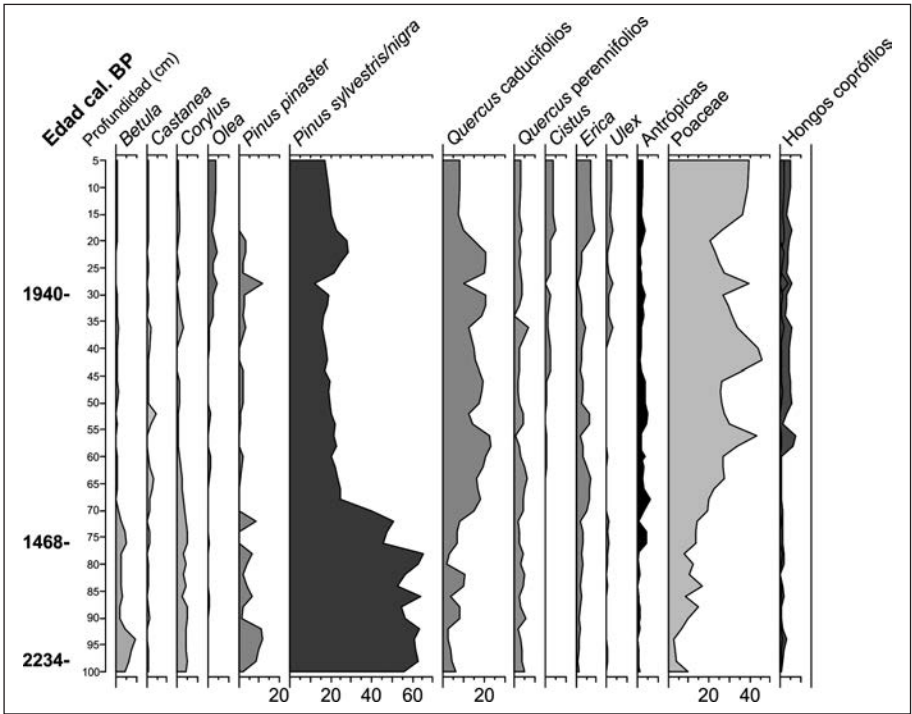


Fig. 50. Diagrama palinológico de la turbera del Pozo de la Nieve, valle de Iruelas (modificado de Luelmo Lautenschlaeger, 2015).

5.5. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Benito Garzón et ál. (2007, 2008a) han estimado un área potencial de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* de 27 418 km² en la península ibérica frente a los 6431 km²

de distribución real. En escenarios climáticos futuros (A2), estiman que en el año 2020 esta especie tendrá un área de distribución de 22 250 km², en el 2050 de 4858 km² y, finalmente, en el año 2080 de apenas 465 km². Según estos datos el riesgo de extinción y desaparición de las poblaciones ibéricas de pino cascalbo puede ser muy fuerte a finales del siglo XXI. Estos datos corroboran lo apuntado por Martín Benito et ál. (2008, 2010) respecto a las poblaciones del sureste peninsular, quienes refieren el impacto negativo de la aridez futura en el crecimiento del pino cascalbo y el estrés hídrico subyacente.

Los bosques de *Pinus nigra* albergan serias dificultades de regeneración a lo largo y ancho de toda su área de distribución, que afectan a sus seis subespecies, siendo la principal limitación para su gestión ambiental y su conservación (Serrada et ál., 1994; Tíscar, 2005). Tales hechos derivan de multitud de factores, abióticos y bióticos, cuya naturaleza aún no está clara, existiendo muchas contradicciones al respecto. Estos hechos son aún más evidentes en el límite sur de su área de distribución en la península ibérica, en las montañas Béticas (Tíscar, 2005).

En general, el éxito de la reproducción en *Pinus nigra* está muy condicionado por la severidad climática estival, particularmente la intensidad de las sequías (Trabaud y Campant, 1991; Habrouk et ál., 1999; Tíscar, 2007). A su vez, el aumento de las precipitaciones estivales tiene un efecto favorable sobre su crecimiento, mientras que el calor excesivo en este mismo periodo actúa como un factor negativo inhibiendo su desarrollo (Creus y Saz, 2001). Algunos estudios dendrocronológicos han revelado cómo ciertas severas sequías del último siglo han afectado negativamente a las poblaciones ibéricas de pino cascalbo, reduciendo su crecimiento radial durante la segunda mitad del siglo XX, tanto en poblaciones naturales como cultivadas (Andreu et ál., 2007; Linares y Tíscar, 2010; Camarero et ál., 2013; Sánchez Salguero et ál., 2013). Al tener un temperamento de media sombra (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979), la existencia de grandes claros en los bosques también puede dificultar igualmente su regeneración natural. Por ello, no debe extrañarnos que el área idónea potencial de este pino fuera menor durante el Último Máximo Glacial que a posteriori, ya que la mejoría climática del Holoceno permitió su expansión por muchos territorios de la península ibérica, particularmente en la zona centro-oriental.

El calentamiento progresivo que está experimentando el clima está afectando ya a algunas masas de pino laricio del sur peninsular, aumentando su defoliación (Sánchez Salguero et ál., 2012, 2013). Otro de los efectos que el aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación producirán en *Pinus nigra* será la falta de sincronización entre la floración de las flores masculinas y las femeninas, pues la liberación del polen se producirá antes de que los conos femeninos estén receptivos (Alizoti et ál., 2010).

El pino cascalbo es, a pesar de las limitaciones expuestas, una especie resistente al fuego, siempre y cuando sean incendios de superficie de baja intensidad (Fulé et ál., 2008; Touchan et ál., 2012). En este sentido, su gruesa corteza es considerada el rasgo morfológico más importante relacionado con su resistencia al fuego (Tapias et ál., 2004), aunque su supervivencia tras los incendios también

está determinada por la edad del árbol y el nivel de daño que hayan sufrido su copa y su tronco (Ordóñez et ál., 2006). *Pinus nigra* es capaz de soportar regímenes de fuego recurrentes entre 30 y 750 años (Leys et ál., 2014), aunque resiste otros inferiores a 30 años (Christopoulou et ál., 2013, 2014). En las últimas décadas, sus masas en la península ibérica se han visto asoladas por intensos y muy severos incendios de copa (Ordóñez et ál., 2005, 2006). Esta tendencia, en buena lógica, supone una amenaza más a la conservación de estos bosques tan singulares, que en el caso de la Sierra de Gredos son considerados relictos y marginales.

Los escenarios de cambio climático del futuro no solo señalan un incremento global de la temperatura y un descenso de las precipitaciones, sino también la ocurrencia de incendios cada vez más frecuentes e intensos relacionados con las nuevas condiciones climáticas (Mouillot et ál., 2002; Moriondo et ál., 2006; Moreno, 2009). El gran problema que tiene *Pinus nigra*, a diferencia de *P. pinaster*, es que no cuenta con un banco de semillas aéreo que pueda dispersarse tras un fuego (Habrouk et ál., 1999; Ordóñez et ál., 2005), ya que carece de piñas serótinas (Retana et ál., 2012), por lo que su regeneración natural tras un incendio de copa estará únicamente limitada a la supervivencia local de la fuente semillera que hubiera permanecido en el suelo, lo cual raramente o nunca ocurre (Trabaud y Campant, 1991; Pausas et ál., 2008; Retana et ál., 2002). Esto es así, pues uno de los factores que más incide en la escasa regeneración que presenta este pino es la predacción que sufren sus semillas por escarabajos, ardillas, aves, roedores u hormigas; la cual puede limitarla completamente en años poco productivos (Del Cerro et ál., 2006; Tíscar, 2007; Lucas et ál., 2010).

Sus posibilidades de regeneración, en poblaciones afectadas por incendios, dependerán exclusivamente de la dispersión a larga distancia de semillas procedentes de poblaciones vecinas que no se hayan quemado, o a partir de individuos aislados que hayan sobrevivido a los efectos del fuego (Ordóñez y Retana, 2004). En cualquier caso, la dispersión de dichas semillas hacia áreas quemadas no implica necesariamente que la regeneración tenga éxito (Retana et ál., 2012). Tanto factores bióticos como abióticos, tales como vegetación existente o tipo de suelo, estrés hídrico, competencia intra e interespecífica, o predacción tras la dispersión (Trabaud y Campant, 1991; Ordóñez et ál., 2004, 2006; Gil Tena et ál., 2013), más algunos citados antes, pueden influir negativamente en dicha regeneración hasta limitarla completamente (Christopoulou et ál., 2014).

En definitiva, si ya de por sí la regeneración natural a partir de sus semillas tiene limitaciones, mayormente por la fuerte predacción que sufren, el cascalbo estará más limitado según el clima futuro sea más térmico y seco: la fertilización y la fecundación serán mínimas, germinará menos, crecerá menos, el fuego limitará severamente su regeneración natural, etc. Con ello, la diversidad genética, es decir sus posibilidades de adaptación frente a nuevas condiciones, se reducirá. Todos estos hechos, en un futuro, tendrán consecuencias desastrosas sobre la regeneración natural del pino cascalbo, de ahí que no sea nada extraño que los modelos de distribución futuros de esta especie prácticamente estén anunciado su extinción anticipada. En efecto, el área de distribución peninsular de *Pinus*

nigra ha disminuido considerablemente en las últimas décadas, fruto de grandes incendios forestales, a pesar de que sus bosques estén protegidos por la directiva de la Red Natura 2000 dentro del hábitat 9530 que engloba los ‘pinos (sub)mediterráneos de pinos negros endémicos’ (Regato y Del Río, 2009; Gil Tena et ál., 2013). De hecho, no hay más que comparar la que sería su área de distribución idónea con la real para darnos cuenta de la dimensión de estos hechos.

Exceptuando quizá la población de pino cascalbo de Navalacruz, la única que realmente forma una masa forestal más o menos continua en la vertiente norte de la Sierra de Gredos, el resto de poblaciones gredenses de *Pinus nigra* están abocadas a su extinción. Las masas que se sitúan en los contrafuertes meridionales de la Sierra de Arenal, desde el puerto del Pico hasta Guisando, se han visto sometidas a intensos y devastadores fuegos durante las últimas décadas, que han hecho que muchas de estas poblaciones hayan desaparecido y solo persistan ejemplares aislados en lugares inaccesibles o pequeños bosquetes protegidos al amparo de arroyos o bosques riparios como ocurre con la población del río Pelayo. Lo mismo podría decirse de las poblaciones situadas al sur de la Sierra del Valle (Casavieja, Piedralaves, La Adrada, Sotillo). El fuego ha sido un factor determinante en la regresión del pino cascalbo al sur de Gredos (Génova y Moya, 2012). En estas poblaciones las condiciones de germinación del pino cascalbo no son nada favorables, por lo que la regeneración raramente se produce (Regato et ál., 1995). La gran población de Iruelas, en cierta manera ha seguido los mismos avatares, pero hoy en día es la colonización de su hábitat por parte del pino resinero una de las principales amenazas que la acechan.

Pero también ha sido un factor determinante el pastoreo voraz que ha acabado con las pocas plántulas que apenas intentaban crecer en medios sumamente inhóspitos. Esto sin contar la predación derivada de roedores, aves e invertebrados; más aún, con la que ejerce la emblemática cabra montés sobre las piñas del cascalbo (Gómez Manzaneque, 2009). Y en paralelo a estos hechos, la desaparición de la cobertura arbórea ha dado lugar a que muchos ejemplares de pino cascalbo de esta parte meridional de la Sierra de Gredos aparezcan hoy como árboles únicos, individuos aislados y solitarios en áreas no hace mucho quemadas. Aunque sean fértiles y capaces de producir semillas, cuando estas caigan al suelo, si sobreviven a los predadores, se enfrentarán a unas condiciones de insolación terribles que probablemente las impidan germinar. El Pino de la Centenera, un ejemplar centenario que sobrevive en el collado del mismo nombre, el único que hoy queda de los no muchos ejemplares que existían antes del gran incendio de 2009, es probable que siga estando solo hasta que acabe por sucumbir.

En el valle de Iruelas el pino cascalbo tiene más probabilidades de sobrevivir, pues la incidencia de los incendios ha sido mucho menor y aún hoy muchos de estos pinos conviven en el seno de formaciones mixtas con otros pinos (resinero o serrano) e incluso quercíneas (robles) o castaños. Pero su futuro no está asegurado. Los más majestuosos se refugian entre alisos y fresnos.

Otro factor que ha afectado sobremanera a muchos ejemplares de pino cascalbo en la Sierra de Gredos es el derivado del proceso de ‘desventrado’, una

actividad tradicional que en las montañas gredenses ha incrementado la mortalidad de este pino (García, 2009), consistente en la extracción de teas o pequeñas astillas de duramen resinoso del corazón de árboles vivos. Estas se utilizaron como alternativa a las velas y se han comercializado en mercados ambulantes hasta hace poco tiempo (Arias et ál., 2011). Los cascalbos desventrados muestran por ello un tronco ahuecado en su parte basal, sobre todo en los ejemplares más añosos. Dicha oquedad, para más inri, se ha utilizado con mucha frecuencia para hacer hogueras al resguardo del viento.

Sin lugar a dudas, a parte de los incendios y el pastoreo, uno de los fenómenos que en gran medida más ha afectado a las masas de pino cascalbo de Gredos ha sido el de la resinación. A principios del siglo XX, la resina fue un producto estrella en la explotación de los pinares de *Pinus pinaster* de la cara sur de la Sierra de Gredos, al que quedaban subordinados el resto de usos del monte (Génova et ál., 2009b). Aunque el pino resinero, haciendo honor a su nombre, fue la especie más resinada, también lo fueron, en menor medida, los pinos cascalbos o laricios de estas montañas gredenses.

Al iniciarse el siglo XX, el método tradicional de resinación consistía en extraer la corteza del pino, la capa viva o cámbium, junto con una lámina delgada de madera de una de las caras o tiras longitudinales del tronco del árbol. En los años 60 del siglo pasado se cambió el método, procediéndose a extraer solo la corteza y el cámbium, aplicando además un estimulante químico que incrementaba la producción resinosa. De esta manera el esfuerzo a realizar era menor y la madera no perdía valor. La resina se recogía en unos vasos de barro (potes) y se transportaba en mulas dentro de tinajas hasta zonas concretas de cada monte, donde a posteriori se depositaba en bidones al uso.

La empresa Unión Resinera era la encargada, por entonces, de llevar la mie-ra a la destilerías, donde obtendrían, de la resina, aguarrás y colofonia (Génova et ál., 2009b). Destilerías hubo en Arenas de San Pedro y en Las Cruceas (valle de Iruelas), y estuvieron funcionando hasta los años 60; aunque posteriormente dejaron de hacerlo y entonces la resina se transportó a otras destilerías situadas en Nava de Arévalo (Ávila) o Coca (Segovia). La caída del precio de la resina hizo que se abandonara esta actividad a finales de los años 80, aunque actualmente se



Fig. 51. El conocido Pino Bartolo, en Guisando, es un árbol monumental protegido por la administración, aunque el desventrado de su tronco lo puso en grave peligro.

está retomando en muchas zonas del valle del Tiétar, con la diferencia de que los vasos no son de barro sino de plástico.

Actualmente, aún sobreviven muchos pinos cascalbos cuyo tronco fue desventrado para la obtención de teas, es decir de astillas de madera del centro del tronco impregnadas en resina. Estas se llevaban a unos hornos o pegueras (topónimo frecuente al sur de Gredos incluso en los apellidos de sus habitantes) en los cuales se extraía la pez, una sustancia resinosa y quebradiza de color amarillento que se obtenía echando en agua fría el residuo dejado por la trementina tras eliminar el aguarrás. Ambos, aguarrás y pez, tuvieron una importancia vital en la economía rural de la vertiente meridional de Gredos a mediados del siglo XX.

Las referencias históricas a pez y pegueras abundan en documentos fechados al menos a principios del siglo XV, lo que da a entender la relevancia de esta actividad en los territorios gredenses desde hace siglos. Esta, sin lugar a dudas, tuvo un impacto negativo en los pinares altimontanos de Gredos, pues si bien fundamentalmente se realizaba sobre pinos resineros, como hemos dicho, también se utilizaron los cascalbos. Hay que tener en cuenta que la extracción de la tea supuso abrir en dos los árboles, desventrarlos completamente; proceso este que se llevó a cabo sobre todo en los ejemplares más viejos y añosos. No es de extrañar que muchos perecieran por entonces, aunque otros han llegado relativamente intactos a nuestros días.



Fig. 52. El pastoreo voraz en la alta montaña ha sido uno de los factores principales que ha ido acabando con los pinares altimontanos de la Sierra de Gredos, especialmente el de cabras y ovejas a partir del periodo visigodo.

6. *PINUS PINASTER* AITON

El pino negral o resinero (*Pinus pinaster*), nombres vernáculos en la Sierra de Gredos, es uno de los pinos ibéricos más característicos y fáciles de identificar, a pesar de la gran diversidad en su aspecto fruto de su adaptación a climas y ambientes enormemente variados en el seno de un área de distribución muy fragmentada. Fuera de su hábitat natural es catalogada como una de las cien especies invasoras más problemáticas (Lowe et ál., 2000). Se trata de una especie forestal de gran importancia económica para la producción de madera y celulosa en el suroeste de Europa (Brendel et ál., 2002; Pot et ál., 2005).

6.1. DESCRIPCIÓN Y TAXONOMÍA

Árbol de tamaño mediano (20-40 m), de copa irregular relativamente abierta, cuyo tronco alcanza un perímetro máximo de 1.2 m (salvo raras excepciones 1.8 m). En individuos adultos, con copas bien desarrolladas, las ramas basales suelen ser horizontales y paralelas entre ellas (Alía et ál., 1996). Ramas de tonos castaños a grisáceos. La corteza del tronco es de color grisáceo a pardo al principio, posteriormente marrón-negruzca, a veces rojiza o anaranjada, gruesa y muy agrietada. La forma en que las placas de la corteza se fragmentan, su tamaño, color y rugosidad, son rasgos muy variables entre sus poblaciones. Las acículas son muy largas, envainadas de dos en dos en cada fascículo, persistentes durante varios años (3-4 por regla general, aunque pueden durar 8 años) y de color verde oscuro brillante (a veces con tonalidades amarillentas). Sus acículas son las más rígidas, gruesas y largas (15-25 cm) de todos los pinos peninsulares (Alía et ál., 1996). Las flores aparecen desde finales de marzo a principios de mayo. Las masculinas son numerosas y aparecen agrupadas en espigas de 6-7 cm, de color amarillo a pardo-rojizo y formas cilíndricas y apuntadas.

Las piñas son grandes (8 a 22 cm de largo y 4 a 6 cm de ancho cuando están cerradas), cónicas y más o menos simétricas, con apófisis salientes y ombligos punzantes (Amaral Franco, 1986), de color marrón-rojizo brillante en su madurez (a los 2 años). A menudo aparecen en grupos de 2-3, raramente aisladas, erectas, con una inserción en las ramas sentada o casi sentada (sésiles a subsésiles) y son caducas. Las apófisis de todas las escamas del estróbilo son más o menos similares. Los piñones miden apenas 8-10 mm y están provistos de un ala persistente de 20-25 mm que facilita su dispersión por el viento. Las piñas maduran a finales del verano siguiente a la floración y una vez abiertas pueden ensancharse hasta 8-12 cm. La

producción de frutos en el pino resinero comienza en un estado temprano, normalmente entre 15 a 20 años, con una recurrencia regular de copiosa producción cada 1-2 años y una alta producción de semillas (Alía et ál., 1999b).

Sus sistemas de reproducción y la producción de semillas están en relación con el régimen de incendios, con su intensidad y frecuencia como con su tamaño y distribución espacial (Miguel et ál., 2002). Las poblaciones sometidas a fuegos recurrentes de gran intensidad suelen desarrollar piñas serótinas (permanecen cerradas durante un largo tiempo con las escamas adheridas entre ellas mediante una resina solidificada) y un banco de semillas aéreo muy importante que facilita la regeneración y persistencia de la especie (Keeley y Zedler, 1998). Los conos seróticos, al contrario, son raros o ausentes en núcleos que no sufren incendios de copa (Tapias et ál., 2001). En cualquier caso, el grado de serotinia, es decir la proporción de piñas serótinas, varía considerablemente entre las poblaciones, y entre individuos de una misma población, dependiendo de la tipología de los regímenes de incendio y su frecuencia (Tapias et ál., 2001, 2004; Gil et ál., 2009; Hernández Serrano et ál., 2013). Por poner un ejemplo, el grado de serotinia varía desde una estimación del 0% en Portugal hasta el 73% en Argelia, con valores del 29.73% en el caso de las poblaciones de Arenas de San Pedro en la Sierra de Gredos (Tapias et ál., 2004; Budde et ál., 2014).



Fig. 53. El pino negral o resinero (*Pinus pinaster*) es una especie de gran valor forestal y económico para la producción de madera y celulosa, aunque en Gredos la tradición resinera está fuertemente arraigada.

La taxonomía intraespecífica de *Pinus pinaster* es relativamente compleja, pues se han descrito numerosísimas razas o variantes geográficas (Resch, 1974; Destremau et ál., 1982; Alía y Martín, 2002), y aún persiste una importante controversia acerca de sus potenciales subespecies. Además, esta especie tiene numerosas sinonimias (*Pinus escarena*, *P. glomerata*, *P. hamiltonii*, *P. laricio*, *P. maritima*, *P. mesogeensis*) (Farjon, 2001), que en cierta manera coinciden con algunas de las categorías infraespecíficas que han sido descritas.

Teniendo en cuenta que Aiton (1789) describió por primera vez el tipo de esta especie a partir de un ejemplar cultivado en el Jardín Botánico de Kew, cuyo origen es desconocido, asignar el tipo de *Pinus pinaster* a alguna de las sucesivas subespecies que han sido descritas resulta confuso y problemático (Greuter et ál., 1984; Gaussen et ál., 1993). Hasta que no se realice un estudio detallado de esta especie, que incluya una investigación histórica del material utilizado por Aiton y la correspondiente tipificación correcta del nombre específico, es recomendable tratar esta especie como monotípica o uniespecífica, es decir sin subespecies (Price et ál., 1998).

Los primeros trabajos sobre la taxonomía de *Pinus pinaster* (Tutin et ál., 1964; Mirov, 1967; Gaussen et ál., 1993), describían dos subespecies: una mediterránea o subsp. *pinaster* Aiton (=subsp. *hamiltonii*, =subsp. *mesogeensis*; pino resinero o negral) y otra atlántica o subsp. *atlantica* Villar (pino marítimo). Amaral Franco (1986), en el capítulo correspondiente de *Flora iberica*, sostiene que los caracteres diagnósticos de las mismas (detalles menores en la anatomía de las hojas) no se mantienen constantes ni siquiera en su área de origen, por lo que considera que no parece justificada su separación. A lo sumo, llega a admitir una cv. Atlántica, un cultivar fruto de alteraciones sufridas por esta planta mediterránea al ser cultivada en regiones atlánticas.

Alía et ál. (1996) no están de acuerdo con las apreciaciones de *Flora iberica*, considerando que tales diferencias entre las dos subespecies sí son constantes, como muestra la estructuración de la variabilidad genética de la composición en terpenos (Baradat y Marpeau-Bezard, 1988). Barbero et ál. (1998), en su estudio monográfico de los pinares de la Cuenca Mediterránea, sí admiten las dos subespecies en *Pinus pinaster*: subsp. *atlantica* y subsp. *mesogeensis* Fieschi & Gaussen.

Más recientemente, Farjon (2001, 2010, 2013) ha reconocido tres subespecies en *Pinus pinaster*:

- subsp. *pinaster* Aiton (la tipo), de las costas atlánticas de España, Francia y Portugal, aunque admite que el área de distribución natural de esta es incierto por la larga historia de su cultivo. La subsp. *atlantica* es sinónima de esta, lo cual complica más aún la taxonomía de la especie, pues por regla general la subsp. *pinaster* se asignaba a las poblaciones mediterráneas. Rivas Martínez et ál. (1991) elevaron a la categoría de subespecie algunas poblaciones andaluzas del Sector Malacitano-Almijarense-Rondeño (subsp. *acutisquama* (Boiss.) Rivas Mart., A. Asensi, Molero Mesa & F. Valle), sobre suelos dolomíticos y serpentínicos, aunque no ha sido reconocida ni en *Flora iberica* ni en *Flora Europaea* (Amaral Franco, 1986; Gaussen et

ál., 1993), y Farjón (2001) la considera una sinonimia de la subsp. *pinaster*. Sinonimias de esta subespecie son también aquellas categorías taxonómicas –a nivel específico, subespecífico o varietal– citadas como *maritima*, *nova-zelandica*, *nigrescens*, *minor*, *syratica*, *scarina*, *monspeliensis*, *neglecta*, *detritis*, *sancta-helenica*, *helenica*, *cortearia*, *lemoniana* y *pendula*.

- subsp. *escarena* (Risso) K. Richt., con una distribución fragmentada tanto en las costas del Mediterráneo Occidental (España, Francia Italia, Malta, NO de África) como en el interior de España, donde contactaría con la subespecie anterior hacia el noroeste. Las sinonimias de esta subespecie corresponden a todas aquellas categorías (especie, subespecie o variedad) citadas como *hamiltonii*, *mesogeensis*, *iberica*, *laricio*, *maghrebiana*, *minor* o *prolifera*.
- subsp. *renoui* (Villar) Maire, una subespecie muy rara de la que solo se conocen dos poblaciones amplias y disyuntas en las costas mediterráneas del norte de África, la más grande de ellas en Marruecos y la otra entre el NE de Argelia y el NO de Túnez.

Según la clasificación anterior, las poblaciones de la Sierra de Gredos de *Pinus pinaster* pertenecerían a la subsp. *escarena*; lo que está de acuerdo con las apreciaciones de Alía et ál. (1996) y Sierra de Grado (1996), quienes consideran que las poblaciones gredenses tienen un comportamiento muy diferente de las poblaciones atlánticas y de la Meseta castellana, contradiciendo lo apuntado por Baradat y Marpeau-Bezard (1988), quien en su estudio terpenico situaban las poblaciones de Gredos dentro de la denominada raza atlántica.

6.2. DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

El pino negral o resinero es una conífera que se distribuye de manera natural y fragmentada por el suroeste de Europa y el norte de África; es decir por los países costeros del Mediterráneo Occidental: España, oeste de Italia (Liguria y Toscana), sur de Francia y Marruecos, con pequeñas poblaciones entre Argelia y Túnez e incluyendo algunas localidades insulares como Córcega o marginalmente en Cerdeña, Sicilia y Pantelaria (junto a las costas de Túnez), llegando al litoral atlántico de España, Francia y Portugal.

Vive entre el nivel del mar y los 800 m de altitud, aunque en Marruecos, donde su área de distribución es básicamente montañosa, entre el Rif y el Medio y Alto Atlas (Wahid et ál., 2006), puede encontrarse a 2100 m. La discontinuidad de las zonas montañosas en el Mediterráneo Occidental, donde está presente, ha provocado el aislamiento de poblaciones relativamente cercanas. Este hecho, en combinación con el impacto antrópico ejercido sobre sus bosques desde la Prehistoria en la Cuenca Mediterránea, puede explicar su actual distribución natural tan dispersa. Esta, además, está delimitada por las divergentes condiciones ecológicas que presenta en su área de distribución, así como por las fuertes diferencias genéticas existentes entre sus poblaciones a escala global y regional (González Martínez et ál., 2004).

La península ibérica es considerada una de las áreas fundamentales de distribución del pino negral, ocupando 1.68 millones de hectáreas, de las cuales se supone que 0.6 millones proceden de repoblaciones (Alfá et ál., 1996; Blanco Castro et ál., 1997). La especie presenta una distribución discontinua fruto de los eventos históricos que han afectado a sus poblaciones, principalmente la incidencia del fuego y los incendios, así como de la interacción con otras especies forestales como *Pinus halepensis* (Gómez et ál., 2005; Grivet et ál., 2011). Es interesante señalar que su distribución ibérica presenta como rasgo más distintivo su ubicación en las laderas de los sistemas montañosos peninsulares, a excepción de los bosques que aparecen en la Meseta castellana sobre el manto arenoso de Tierra de Pinares o algunos sobre arenales costeros.

En la península ibérica, *Pinus pinaster* forma normalmente bosques puros (pinares) y a veces mixtos, generalmente con quercíneas. Ocupa suelos mayoritariamente silíceos, aunque a veces vive en suelos básicos y dolomías cristalinas, e incluso en suelos arenosos y pobres donde pocas especies arbóreas pueden sobrevivir. Su rango altitudinal va del nivel del mar a los 1700 m. Es una especie frecuente en territorio peninsular, aunque es difícil establecer el origen natural o cultivado de ciertas poblaciones. *Pinus pinaster* se distribuye fundamentalmente por el noroeste (Galicia, occidente de Asturias, Sierra del Teleno), el litoral atlántico (desde Setúbal hasta el Miño), el norte (Sierra de Oña), los arenales de la Submeseta Norte (sur de la Cuenca media del Duero), el Sistema Central (sierras

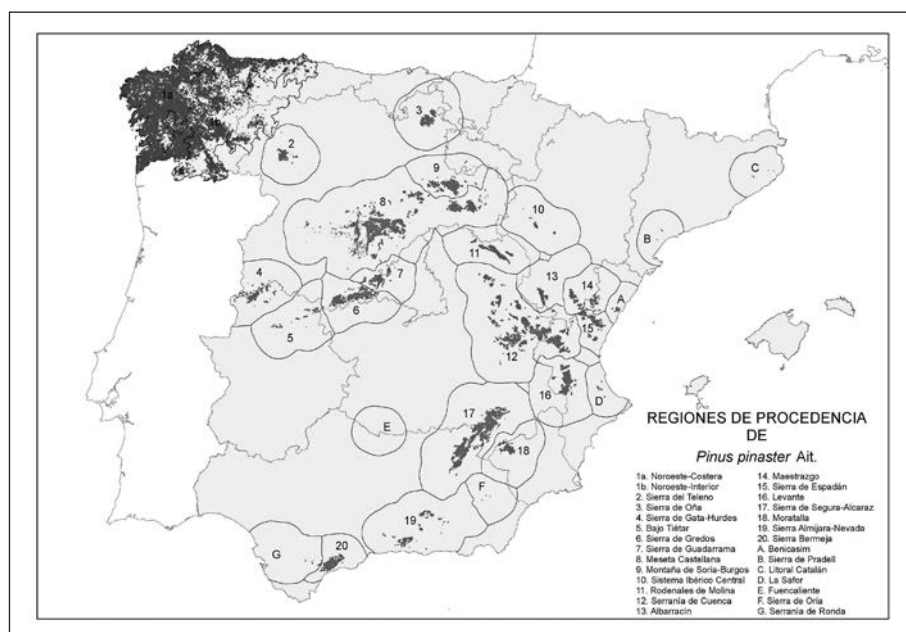


Fig. 54. Regiones de procedencia de *Pinus pinaster* en la península ibérica (www.magrama.gob.es). Las números 5 y 6 engloban las poblaciones del Bajo Tiétar y la Sierra de Gredos.

de Gata y Bajo Tiétar, Gredos y Guadarrama), el Sistema Ibérico septentrional y central, el Sistema Ibérico meridional (rodenales o areniscas rojas de las sierras de Albarracín, Gúdar y el Espadán, Serranía de Cuenca), Sierra Madrona, la costa mediterránea (litoral catalán y levantino, Sierra de Pradell), las dolomías del Sistema Bético (sierras alicantinas, sierras de Alcaraz, Cazorla, Segura, Almijara, Tejeda, Nevada, Oria y Ronda) o las peridotitas de Sierra Bermeja.

La gran importancia ecológica y económica del pino negral reside en su gran capacidad adaptativa a multitud de situaciones y hábitats. Ocupa sustratos, topografías y situaciones climáticas muy variadas, desde el piso montano subhúmedo (600 mm) a zonas semiáridas (300-400 mm) en el Levante mediterráneo y Bajo Duero. Soporta regímenes pluviométricos muy diversos, desde territorios con lluvias frecuentes todo el año a otros con fuertes sequías estivales. Vive desde zonas sumamente frías en invierno (Meseta castellana) a otras con climas templados cerca de la costa. A nivel edafológico prefiere suelos silíceos sueltos y arenosos, pobres en nutrientes y escasamente fértiles, aunque bien drenados, como granitos, areniscas, cuarcitas, esquistos y gneises cuya alteración produce ese manto arenoso bien drenado y poco fértil. Puede ocupar también sustratos calizos (margas, dolomías, peridotitas, arcillas).

En la Sierra de Gredos, *Pinus pinaster* se distribuye de manera natural (0.0392 ha) por su vertiente meridional, el valle del Tiétar, desde Candeleda al oeste hasta la cabecera del río Tiétar al este (Sierra del Valle y Cerro de Guisando), alcanzando también la fosa del Alberche y el valle de Iruelas al norte (hasta Navaluenga) por el puerto de Casillas; y la Peña de Cenicientos, Almorox y el entorno el embalse de San Juan al sur y este ya en las provincias de Madrid y Toledo (Sierra de Grado et ál., 1990; Sierra de Grado y Alía, 1993). En la Sierra de Malagón es muy abundante en la Comarca de Pinares (0.015 ha) en el valle medio del Alberche, y alguna mancha dispersa alcanza incluso Las Parameras. En estos territorios aparece fundamentalmente entre (400)600-1400(1800) m de altitud, sobre suelos graníticos (granito adamellítico de dos micas) y esquistos cristalinos de metamorfismo tardi-hercínico (Alía et ál., 1996). También abunda en el borde mismo de las gargantas, sobre depósitos cuaternarios y rañas. En cualquier caso, frecuente suelos muy arenosos de tipo regosol eútrico y cambisol eútrico/húmico. En la provincia de Ávila este pino ocupa unas 100 542 ha, aunque su área se ha reducido drásticamente por los incendios.

A pesar de la enorme diversidad de hábitats y condiciones ecológicas en las que vive en la península ibérica, *Pinus pinaster* es considerada una especie este-noica, con exigencias ecológicas muy rigurosas y una tolerancia baja para ciertos parámetros de su hábitat, especialmente los relacionados con las condiciones óptimas de precipitación de otoño en la Región Mediterránea (Gandullo y Sánchez-Palomares, 1994). Estos datos implican que su regeneración está limitada a menudo por condiciones de aridez, particularmente las poblaciones más xéricas. Por ello, no debe extrañar que las lluvias otoñales y primaverales, relacionadas directamente con la formación de la semilla y la germinación, son los factores principales que facilitan la emergencia en la regeneración natural de este pino (Rodríguez García y

Bravo, 2013). No obstante, las precipitaciones en invierno y verano también afectan positivamente dicha regeneración (Ruano et ál., 2009). Estudios dendroclimatológicos realizados en poblaciones de pino resinero del Sistema Central (Bogino y Bravo, 2008; Bogino et ál., 2009a) corroboran lo antes dicho, demostrando que el crecimiento radial de esta especie está condicionado por la precipitación, especialmente por las lluvias producidas justo antes y durante la estación de crecimiento.

Al hilo de lo anterior, *Pinus pinaster* es considerada una especie que evita las sequías gracias a una densidad estomática alta en suelos secos (Granier y Loustau, 1994; Picon et ál., 1996; Fernández et ál., 2000). Es decir, de alguna manera lo que hace es posponer la desecación adoptando estrategias que minimicen la pérdida de agua. De hecho, está bien adaptada a condiciones de aridez, habiendo desarrollado mecanismos específicos de tolerancia como el ajuste osmótico (acumulación de osmolitos como prolina, glutamato y azúcares), cierre estomático, mayor eficiencia en el uso del agua y cambios en la distribución de la biomasa. Estos parámetros varían entre sus diversas poblaciones e incluso a nivel intrapoblacional (Nguyen y Lamant, 1989; Chambel et ál., 2007; Aranda et ál., 2010; Sánchez Gómez et ál., 2010).

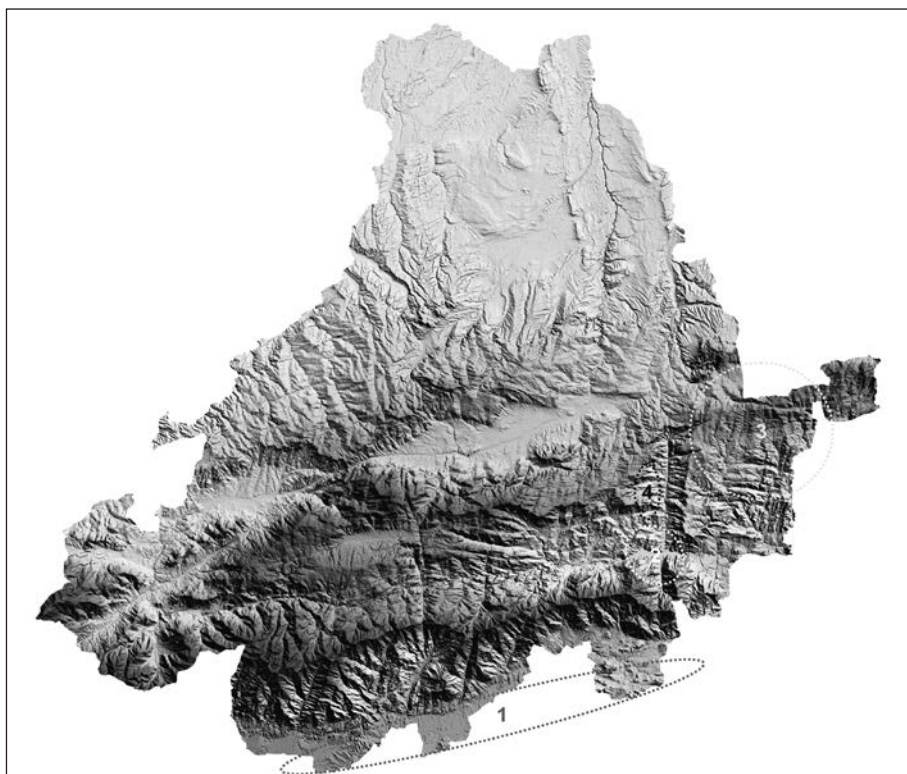


Fig. 55. Poblaciones de *Pinus pinaster* en la Sierra de Gredos: 1, valle del Tiétar; 2, valle de Iruelas; 3, Comarca de Pinares; 4, Sierra de las Parameras.

Entre los parámetros fisiológicos más estudiados, a tal respecto, uno de los más informativos es el potencial de agua, que provee información sobre el estado tanto de la planta como del suelo. Durante periodos de déficit de agua, la expresión de algunos genes se modifica, dando lugar a una estricta regulación de la respuesta de estrés fisiológico controlada por muchos factores. Entre los genes implicados en dicha respuesta, las proteínas dehidrinas son las más relevantes en cuanto al estrés por deshidratación (Grivet et ál., 2011). La producción de estas proteínas está inducida en respuesta a la deshidratación en periodos de estrés ambiental como la aridez, bajas temperaturas, heladas o incremento de la salinidad. En este pino se han identificado al menos cinco dehidrinas (Velasco et ál., 2012), en condiciones de estrés hídrico, que protegen el metabolismo celular.

Pinus pinaster es una especie que muestra cierta facilidad de regeneración natural (Rodríguez et ál., 2008), aunque las diferencias estacionales a nivel poblacional suponen diversas capacidades regenerativas en cada masa, que van desde nulas a excesivas (Rodríguez García y Bravo, 2012, 2013). Hay consenso acerca del carácter heliófilo del pino resinero, aunque el efecto de la luz sobre sus poblaciones no está muy estudiado en áreas mediterráneas. En general, las mayores densidades de regeneración se producen más en masas abiertas que en densas (Rodríguez et ál., 2008).

La regeneración natural del pino resinero tras los incendios suele ser elevada, precoz y abundante (Calvo et ál., 2008); aunque solo ciertas poblaciones muestran rasgos de adaptación a los incendios (Gil et ál., 2009), de ahí que aquellas que, por ejemplo, carezcan de piñas serótinas son más proclives al fracaso en su



Fig. 56. Incendio de un pinar de pino resinero en el valle del Tiétar.



Fig. 57. Procesionaria del pino.

regeneración natural, dependiendo, también, de la intensidad y severidad de los incendios (Tapias et ál., 2004; Vega et ál., 2008).

Algunos autores (Martínez Sánchez et ál., 1995; Núñez y Calvo, 2000) han propuesto que la viabilidad y germinación de las semillas del pino resinero están influenciadas por las altas temperaturas alcanzadas en los incendios; pues no hay que olvidar que la regeneración de la especie depende sobre todo de que la semilla germine, factor muy sensible a las fluctuaciones de la temperatura.

Pinus pinaster, como *P. nigra* y *P. sylvestris*, son germinadores obligatorios (Keeley y Zedler, 1998), dependiendo exclusivamente de sus semillas en los procesos de regeneración, sea cual sea la perturbación que se haya producido. Las semillas del pino resinero son más grandes

que en los otros dos pinos altimontanos gredenses, los cuales además tampoco soportan temperaturas tan altas como las de *Pinus pinaster*, por lo que las de este último pino tienen mayor probabilidad de sobrevivir al aislar mejor el embrión (Escudero et ál., 2000). En paralelo, el tiempo medio de germinación difiere en las tres especies (Álvarez et ál., 2005).

Las semillas del pino resinero tienen dormancia física gracias a que sus semillas son más duras e impermeables que las del pino laricio o el albar, lo que implícitamente supone el retraso de la germinación en espera de que las condiciones ambientales sean las adecuadas. Al tener la testa o endospermo más duro, el pino resinero también muestra cierto tipo de dormancia mecánica en su proceso de germinación, demorándolo igualmente al ofrecer más resistencia al crecimiento del embrión. Tras un incendio, por regla general las semillas de *Pinus pinaster* tardan unos días en empezar a germinar, esperando que las condiciones ambientales sean propicias.

A diferencia de las semillas, la supervivencia de las plántulas del pino resinero tras un fuego suele ser elevada (Álvarez et ál., 2005) pero no está influenciada por la temperatura, aunque por regla general el número de plántulas aparecidas sea mucho menor que el número de semillas del banco depositado en el suelo (Núñez y Calvo, 2000). Es decir, no todas las semillas germinan o no todas las plántulas sobreviven (Ferrandis et ál., 1996; Valbuena y Calvo, 1998). Este alto porcentaje de supervivencia de las plántulas, en cualquier caso, parece estar relacionado con el notable tamaño de las semillas y con su bajo índice de mortalidad (Reyes y Casal, 2001, 2002).



Fig. 58. Pinares de *Pinus pinaster* en Casavieja por debajo del pional.

6.3. FLORA Y VEGETACIÓN

La historia biogeográfica de *Pinus pinaster* ha sido motivo frecuente de controversia (López Sáez, 2012) y aún persiste el debate acerca de la diferenciación entre aquellas poblaciones que pueden ser consideradas autóctonas y las que no (Alía y Martín, 2002). Algunos botánicos han mencionado explícitamente su carácter indígena en la península ibérica (Gil et ál., 1990; Gil, 1991), y dos asociaciones fitosociológicas han sido descritas e incluidas dentro de la alianza *Junipero phoeniceae-Pinion acutisquamae* (Nieto et ál., 1991; Rivas Martínez et ál., 1991, 2001, 2002; Rivas Martínez, 2011): *Quercococciferae-Pinetum acutisquamae* (pinares resineros edafoixerófilos ultramáficos de Sierra Bermeja que se acompañan de coscoja) y *Pinetum acutisquamae* (pinares resineros edafoixerófilos que crecen sobre dolarenitas en la Sierra de Almijara). No obstante, lo más común ha sido considerar esta especie como invasora del matorral esclerófilo o de bosques de hoja caduca (Rivas Martínez, 1987). Alía et ál. (1996), acertadamente, señalan que precisar el carácter autóctono de las poblaciones actuales de pino negral puede llegar a ser especulativo, pues las repoblaciones en el pasado se hicieron tanto dentro como fuera de su área primitiva. No obstante, el registro paleoambiental permite hoy dibujar cuál fue esta durante los últimos milenios y por lo tanto considerar como naturales aquellas poblaciones que han mantenido una continuidad histórica.

En general, podría decirse que la literatura florística y fitosociológica no es compatible con la idea de la existencia de poblaciones naturales de esta especie, sugiriendo su carácter alóctono fruto de repoblaciones históricas. Incluso, cuando desde el ámbito fitosociológico se han considerado algunos de estos pinares como indígenas, sus poblaciones se asocian a situaciones topográficas y edáficas (peridotitas) particularmente inestables o inmaduras, siendo tratadas como comunidades forestales xeroedáficas.

En el caso de la Sierra de Gredos, entre los trabajos publicados sobre su vegetación (Rivas Martínez, 1964, 1975, 1987; Rivas Martínez et ál., 1986, 1987a, 1987b; Sánchez Mata, 1989), en ninguno se considera *Pinus pinaster* una especie espontánea o natural de estas montañas, sino que a menudo se asume que sus poblaciones proceden de una antigua repoblación. Ciertamente es, no obstante, que estas afirmaciones se hicieron mucho antes de que los datos paleoambientales de Gredos tuvieran la calidad cuantitativa y cualitativa que hoy ostentan (López Sáez et ál., 2014). Como se detallará en el apartado siguiente, actualmente se cuenta con datos suficientes para demostrar la naturalidad de los pinares resineros en la vertiente meridional gredense (Génova et ál., 2009b).

Los pinares de *Pinus pinaster* de la Sierra de Gredos son bosques relativamente densos y extensos que ocupan una amplia franja altitudinal (400-1800 m), especialmente en la vertiente sur (valle del Tiétar). En la mayor parte de su distribución gredense, los pinares de resinero suelen constituir formaciones arbóreas monoespecíficas. Aun así, aunque el pino resinero sea la especie arbórea dominante en la mayoría de sus bosques, no es raro que en ocasiones otros árboles formen parte de su cortejo florístico, ya sean coníferas o frondosas.

El pino resinero se acompaña de encinas (*Quercus rotundifolia*) y enebros (*Juniperus oxycedrus*) en el piso mesomediterráneo, de manera dispersa a lo largo de todo el valle del Tiétar, desde Candeleda hasta Sotillo de la Adrada, generalmente por debajo de 500 m en la Subprovincia Carpetano-Leonesa. Un par de manchas de pino resinero y encina conviven también en la Comarca de Pinares. En estas formaciones, los pinares comparten muchos de los elementos arbustivos que caracterizarían los encinares: romero (*Rosmarinus officinalis*) en situaciones térmicas, cornicabra (*Pistacia terebinthus*) en estaciones más húmedas, cantueso (*Lavandula stoechas*), *Pteridium aquilinum*, *Tuberaria guttata* y retama (*Retama sphaerocarpa*) en ambientes más degradados donde aún perdura un suelo forestal.

Hacia occidente, la oceanidad del clima es más manifiesta, lo que conlleva un cambio de subprovincia biogeográfica y de las especies arbóreas que acompañan al pino resinero. Así, en muchos pinares de Candeleda y El Raso, en otros tantos de Arenas de San Pedro y Guisando, y solo en puntos esporádicos del Barranco de las Cinco Villas o Pedro Bernardo, son los robles melojos (*Quercus pyrenaica*) los que se instalan en el seno del pinar con gran parte del cortejo arbustivo que caracteriza los melojares luso-extremadurenses del piso mesomediterráneo bajo un clima húmedo a 400-750 m (Sánchez Mata, 1989): *Arbutus unedo*, *Viburnum tinus*, *Phillyrea angustifolia*, *Daphne gnidium*, *Lonicera implexa*, *Rubia peregrina*, *Asparagus acutifolius*, *Cistus psilosepalus*, *C. populifolius*, *Cytisus multiflorus*, *Halimium ocymoides*, *Erica umbellata*, *E. arborea*, *E. scoparia*, *Calluna vulgaris*, *Tuberaria lignosa*, *Pistacia terebinthus*, *Polygala microphylla*, etc. En ocasiones estas formaciones se enriquecen con alcornocos (*Quercus suber*) y quejigos (*Q. faginea*).

A cotas más elevadas, entre 900 y 1400 m aproximadamente, el roble melojo también acompaña al pino resinero bajo el ombroclima subhúmedo que caracteriza este tramo altitudinal de la Subprovincia Carpetano-Leonesa, en su Sector Bejarano-Gredense, en estas montañas. En estas formaciones mixtas no

están presentes los elementos termófilos citados. *Cistus laurifolius*, *C. ladanifer*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Rosa corymbifera*, *Santolina rosmarinifolia*, *Rubus ulmifolius*, *Helichrysum stoechas*, *Thymus masthicina*, *Cytisus multiflorus*, *C. scoparius*, *Genista florida*, *G. cinerascens*, etc., son frecuentes en estos pinares situados a mayor cota. Estas formaciones mixtas abundan a oriente del valle del Tiétar en forma de manchas dispersas en El Arenal, el Barranco de las Cinco Villas, Mijares, Piedralaves y Casillas.

En el valle de Iruelas también es frecuente esta asociación entre pinos resineros y robles; muy abundante, por cierto, en el extremo más oriental de la sierra, el cerro de Guisando. Es probable que el melojo se incorporara al pinar en muchos otros lugares donde hoy le sustituye el castaño: El Tiemblo, Casillas, Barranco de las Cinco Villas. En Mijares y El Hornillo, el avellano (*Corylus avellana*) aparece esporádicamente entre los pinos resineros.

El pino resinero forma masas mixtas, con dominancia de uno u otro, con el pino piñonero (*Pinus pinea*), en dos áreas muy concretas situadas hacia el este: una que se extiende entre Piedralaves y Sotillo de la Adrada (600-750 m), que más tarde se prolonga hacia Madrid y Toledo para extenderse por la Peña de Cenicientos y Almorox, ya en la cuenca del Alberche; otra entre Cebreros y El Hoyo de Pinares (850-970 m) y que hacia Madrid alcanza Robledo de Chavela. En la primera de ellas, sobre suelos profundos, abunda el alcornoque. Finalmente, en cotas elevadas (hasta los 1800 m) el pino resinero llega a contactar con pinos altimontanos (*Pinus sylvestris* y *P. nigra*). Esta situación se observa puntualmente en la Sierra del Arenal y en la del Cabezo, en La Abantera, y en la del Valle hacia el este tanto en su vertiente meridional (Tiétar) como septentrional (Iruelas; aunque aquí el contacto es a menor altitud). Al norte de la Sierra de Gredos, pinares mediterráneos



Fig. 59. Pinares de Piedralaves: en estos pinares se entremezclan el pino resinero y el piñonero, y a veces alcornoques.

y montanos forman pequeñas masas mixtas en Navalacruz y Hoyocasero; incluso dos pequeñas manchas se observan en Las Parameras. Hacia el oeste de la provincia de Ávila, otras dos manchas mixtas se sitúan en la garganta de los Caballeros y en San Bartolomé de Béjar.

Los pinares de pino resinero de Gredos se han visto afectados por numerosos incendios durante todo el siglo XX y lo que llevamos del presente, siendo posiblemente la conífera con mayor área quemada en toda la Región Mediterránea. Estos hechos han conllevado una gestión continuada de estos bosques tanto para su mantenimiento y explotación (resina, madera) como para la prevención de nuevos fuegos. Esta reiteración de incendios hace que la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) sea un elemento común en estos pinares, junto a otras especies de la misma familia (*Halimium ocymoides*), a veces constituyendo arbustedas impenetrables (jarales) en aquellas zonas más degradadas. La germinación de las semillas de esta jara se estimula por el calor, el cual incluso logra que el banco de semillas durmientes que permanece en el suelo reponga aquellas que fueron destruidas por el fuego (Pérez y Moreno, 1998). Si tras un fuego se eliminan los troncos quemados de los pinos, las jaras pringosas pueblan rápidamente el área incendiada, pero tras unos años entrarán en competencia con leguminosas arbustivas (*Cytisus* sp.) muy afines también a este tipo de fenómeno. De momento, los datos acerca del efecto del jaral sobre la regeneración de los pinares resineros son contradictorios, habiéndose documentado tanto interacciones positivas como negativas (Rodríguez García et ál., 2011a, 2011c; Rodríguez García y Bravo, 2013).

El estrato herbáceo de los pinares de pino resinero no es muy variado, cualitativamente hablando, tanto a nivel de especies como de familias botánicas. Gramíneas (*Agrostis castellana*, *Aira caryophyllea*, *Anthoxanthum aristatum*, *Avena barbata*, *Briza maxima*, *B. media*, *Bromus sterilis*, *Vulpia ciliata*, etc.) y compuestas



Fig. 60. En los pinares resineros más umbrosos suele ser muy frecuente el helecho águila.

son las más frecuentes (*Andryala integrifolia*, *A. laxiflora*, *Anthemis arvensis*, *Crepis capillaris*, *Galactites tomentosa*, *Hypochaeris glabra*, *Lactuca chondrilliflora*, *Leontodon longirrostris*, *Logfia arvensis*, *L. gallica*, *L. minima*, *Senecio jacobea*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, *Taraxacum vulgare*, *Tolpis barbata*), sobre todo en estaciones más secas y en situaciones post-incendio; aunque algunas leguminosas (*Anthyllis lotoides*, *Biserrula pelecinus*, *Coronilla dura*, *Lathyrus angulatus*, *L. sphaericus*, *Lupinus angustifolius*, *L. hispanicus*, *Ornithopus compressus*, *O. perpusillus*, *O. pinnatus*, *Trifolium arvense*, *T. campestre*, *T. glomeratum*, *T. hirtum*, *T. pratense*, *Vicia hirsuta*, *V. lutea*, *V. sativa*), escrofulariáceas (*Bellardia trixago*, *Linaria sparteae*, *Misopates orontium*, *Parentucellia viscosa*), rubiáceas (*Crucianella angustifolia*), primuláceas (*Asterolinon linum-stellatum*), polygonáceas (*Rumex angiocarpus*), valerianáceas (*Centranthus calcitrapa*), cariofiláceas (*Cerastium glomeratum*, *Scleranthus annuus*, *Silene colorata*, *S. latifolia*, *Spergularia rubra*) y campanuláceas (*Campanula lusitanica*, *Jasione montana*) pueden llegar a ser localmente abundantes, especialmente en pastizales más húmedos.

En algunos enclaves especialmente rocosos, tales como roquedos graníticos masivos, grandes berrocales, e incluso en el entorno de algunos arroyos y ríos de la vertiente meridional de Gredos, el pino resinero forma comunidades permanentes en las que a veces cobra relevancia el enebro (*Juniperus oxycedrus*). Es probable que, en breve, estas formaciones sean consideradas desde un punto de vista sintaxonómico.

Finalmente, hay que señalar que en la recopilación llevada a cabo por Génova et ál. (2009b), acerca de las superficies repobladas en la Sierra de Gredos, en pocos casos se menciona el uso del pino resinero en su vertiente sur en la segunda mitad del siglo XX. Únicamente se refiere la repoblación de 1132 ha en Candeleda

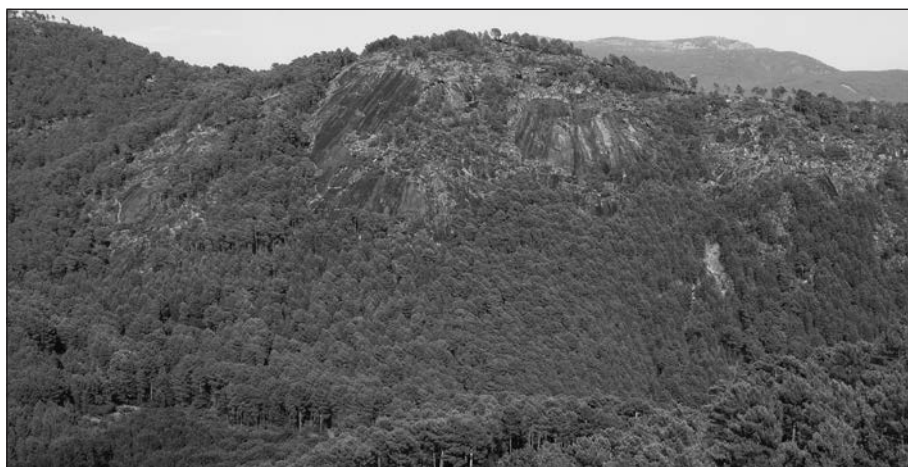


Fig. 61. De momento no se ha definido ninguna asociación fitosociológica que recoja los pinares de *Pinus pinaster* de la Sierra de Gredos. Esta situación cambiará toda vez que se tenga en cuenta su historia biogeográfica. En algunos enclaves rocosos, como este cerca de Arenas de San Pedro, el pino negro forma comunidades permanentes.



Fig. 62. Comunidades permanentes de pinos resineros en el Cerro del Covacho (Guisando). En el entorno de este cerro se ubica el Pino Monumental de la Víbora y no lejos el denominado Pino Pulpo.

y en el proindiviso de este municipio con el de Arenas de San Pedro, así como el semillado de muchas zonas para cubrir los rasos provocados por los incendios ante la falta de regeneración del arbolado. Con todo ello queremos señalar que aunque se hayan repoblado algunos lugares meridionales con este pino, lo fueron en la justa medida de la necesidad de incrementar la masa arbolada. Sin embargo, aquellas zonas ya forestadas, particularmente ciertos enclaves donde el pino resinero forma comunidades permanentes, quedaron intactas al proceso repoblador y se han mantenido hasta hoy, probablemente desde hace milenios, constituyendo formaciones singulares que merecen un tratamiento fitosociológico.

6.4. HISTORIA BIOGEOGRÁFICA

En los últimos años, un buen número de investigaciones paleobotánicas han demostrado el carácter natural de *Pinus pinaster* en la península ibérica desde el Pleistoceno y su supervivencia durante las etapas más frías de la última glaciación. De hecho, en el suroeste peninsular, en la zona de Doñana y a muy baja altitud, se han documentado macrorrestos de *Pinus pinaster* asociados a *P. nigra* con más de 40 mil años de antigüedad (Postigo Mijarra et ál., 2010b).

En el centro de Portugal, el análisis antracológico de diversos yacimientos arqueológicos (Figueiral, 1995; Figueiral y Terral, 2002) documenta la presencia de este pino en zonas costeras y del interior hará 33 mil años durante el Solutrense. En Levante, el registro polínico de la turbera valenciana de Navarrés (Carrión y van Geel, 1999; Carrión et ál., 2000), muestra la fluctuación sincrónica entre espectros dominados por *Pinus pinaster* y otros por formaciones de *Quercus* durante los últimos 30 mil años; siendo reseñable el hecho de que en periodos glaciares el pino resinero, aún experimentado cierta retracción, consiguió sobrevivir en zonas

refugio acompañado de árboles deciduos (*Corylus*, *Fraxinus*, *Quercus*) y arbustos mediterráneos (*Arbutus*, *Erica arborea*, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia terebinthus*, *Myrtus communis*, *Viburnum tinus*). Un panorama similar, en términos de interacción específica, se detecta en la secuencia del lago de Siles en Jaén durante los últimos 20 mil años (Carrión et ál., 2000; Carrión, 2002). En ambos casos, el pino resinero retrocedió considerablemente durante el Último Máximo Glaciar y el Dryas reciente, recuperando su importancia a mediados del Holoceno (8 mil años). El pino resinero también domina los espectros polínicos de la cueva valenciana de Malladetes entre 30-15 mil años (Dupré, 1980, 1988).

Al sur de la Sierra de Gredos, en el valle medio del Tajo junto a Talavera de la Reina (Toledo), hay evidencias polínicas de la presencia regional de *Pinus pinaster* hace 40-30 mil años en el depósito de Puente Pino, en los momentos de mayor termicidad; y también a finales del Último Máximo Glacial (18-17 mil años) en la secuencia de Puente del Arzobispo (Martín Arroyo, 1998; Martín Arroyo et ál., 1999; Ruiz Zapata et ál., 2004, 2009).

En la Submeseta Norte, un tronco fosilizado de *Pinus pinaster* se recogió en la turbera soriana de Quintana Redonda, emplazada a apenas 1000 m (Mallada, 1892). En la misma, Palacios (1890) documentó abundantes estróbilos de pino resinero. El registro polínico de esta turbera (García Antón et ál., 1995) demuestra la dominancia de los pinos (80-90%) durante todo el Holoceno, sin que en ningún momento se asista a la sustitución de estos por frondosas, aunque sí se señala que probablemente *Pinus sylvestris* fuera la especie mayoritaria al principio, dado su carácter microtermo que la permitiría vivir a baja altitud, y progresivamente *P. pinaster* iría cobrando mayor importancia. Un panorama parecido se documenta también en el estudio polínico de la turbera de Calatañazor, a apenas 15 km de la anterior (Menéndez Amor, 1975). Abundantes troncos fosilizados, con más de 7 mil años de antigüedad, fueron localizados en la desembocadura del río Tajo (García Amorena et ál., 2007). En el noreste de Portugal, de nuevo restos antracológicos de pino resinero se documentan en el Holoceno Medio durante el Neolítico (Figueiral, 1991), y a posteriori durante la Edad del Bronce y el periodo romano (Figueiral, 1996). En el yacimiento prerromano de Pintia, en Valladolid, también aparecen macrocarbones de pino resinero relacionados con el uso de su madera como combustible y en la construcción (Rubiales et ál., 2011).

En la Submeseta Sur, en la provincia de Toledo, hay muchísimas evidencias sobre la presencia de *Pinus pinaster* en distintos momentos del Holoceno Medio y Reciente (López Sáez et ál., 2015b). Aparece en el registro polínico del yacimiento neolítico de Castillejos hace 6000-5500 años colonizando depósitos de arenas fluviales; permaneciendo en esta comarca del valle de Huecas dos milenios más, en el Calcolítico, posiblemente formando un paisaje en mosaico con los encinares (Bueno et ál., 2002, 2005; López Sáez et ál., 2009c). Los carbones de *Pinus pinaster* son muy frecuentes entre la Edad del Bronce y la del Hierro (2800-2000 años) en yacimientos de las comarcas toledanas de la Mesa de Ocaña, La Sagra y La Jara; demostrando el uso de su madera en los quehaceres diarios de los pobladores de tales asentamientos. En el Cerro de la Mesa, al sur de Gredos junto al río

Tajo, el pino resinero se documenta tanto en el registro antracológico como en el palinológico de este yacimiento, en un momento especialmente térmico donde conviviría con encinas y acebuches hace 2760-2355 años, probablemente en dominios aluviales arenosos (Chapa et ál., 2013). Finalmente, en la villa romana de El Saucedo, en una llanura aluvial distante 3 km del río Tajo, de nuevo el registro palinológico pone en evidencia la presencia de pinares resineros en la región entre los siglos III y IV d.C., que se corrobora con el antracológico pues este demuestra el uso mayoritario de la madera de *Pinus pinaster* (Castelo et ál., 2012). Lo mismo acontece en la villa romana de Carranque, junto al río Guadarrama, entre los siglos II-IV d.C.; así como en otros puntos de la geografía toledana en cronologías romanas (López Sáez et ál., 2009d, 2015b).

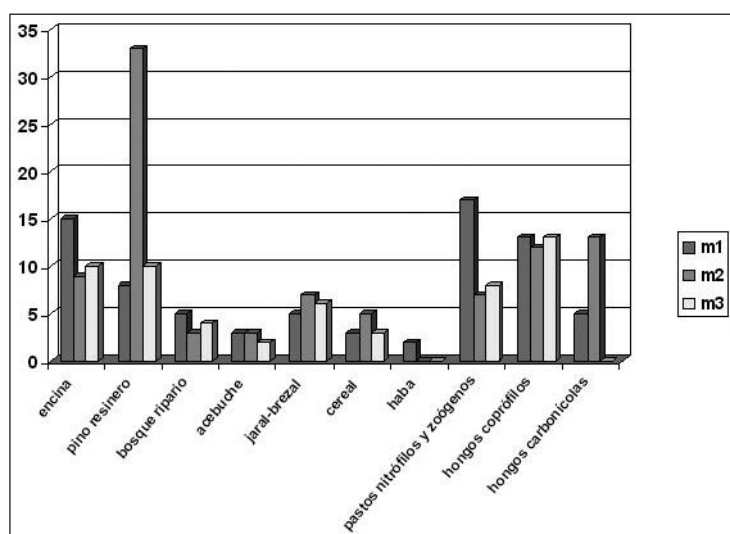


Fig. 63. Espectros palinológicos del yacimiento neolítico de Castillejos (Toledo), en los cuales se demuestra la presencia de pino resinero durante el Holoceno Medio.

Carbones de pino resinero forman parte del registro arqueológico del yacimiento de la Edad de Hierro de Castillejos II en Badajoz, fechados en 2250 años (Alcalde et ál., 2004a; Rubiales et ál., 2009). Restos leñosos, del Holoceno Medio y Reciente, aparecen también en distintos puntos de la Meseta Norte y el Sureste (Rodríguez Ariza, 2000; Alcalde et ál., 2004a, 2006); siendo abundantes en la Cuenca del Duero (Rubiales et ál., 2005, 2007; Morla Juaristi et ál., 2009; Hernández et ál., 2011; Morales Molino et ál., 2011). Interesantes son los restos antracológicos de pino resinero en Hontalbilla –siglos V-VIII d.C.– dentro del manto de areas que caracteriza la Tierra de Pinares segoviana (Alcalde et ál., 2004a); pues esta misma continúa luego hacia el norte de la provincia de Ávila. Algunas secuencias polínicas muy detalladas, como las de Camporredondo y El Carrizal de Cuéllar, en el manto arenoso de la Tierra de Pinares, en Valladolid

y Segovia respectivamente (Franco Múgica et ál., 2001, 2005; García Antón et ál., 2011), dan cuenta de la persistencia milenaria de pinares (probablemente de resinero) durante todo el Holoceno, que en ningún momento son sustituidos por otras formaciones forestales. Algo parecido ocurre en algunas regiones orientales bajo influencia mediterránea o en el entorno de las Béticas (Carrión et ál., 2001a, 2001b, 2003a, 2003b, 2004, 2007), e incluso en el Estrecho de Gibraltar (Carrión et ál., 2008).

En la vertiente meridional de la Sierra de Gredos, sobre el valle del río Tiétar, la secuencia polínica de la turbera de Lanzahíta (López Sáez et ál., 2010b) demuestra la dominancia de un denso pinar de *Pinus pinaster* durante unos 2700 años; reflejando, como muchos otros registros peninsulares, la resiliencia multimilenaria de estos pinares. La gran importancia de este registro paleoambiental es, a parte de demostrar la naturalidad de las formaciones de pino resinero al sur de Gredos, que es la primera, a nivel peninsular, que fue tomada directamente en una turbera situada en el entorno inmediato de un bosque de *Pinus pinaster*. Esto, indudablemente, permite arrojar luz sobre una tañida problemática que este estudio ha resuelto: el pino resinero, como tal, es una especie presente en la vertiente meridional de la Sierra de Gredos desde hace milenios.

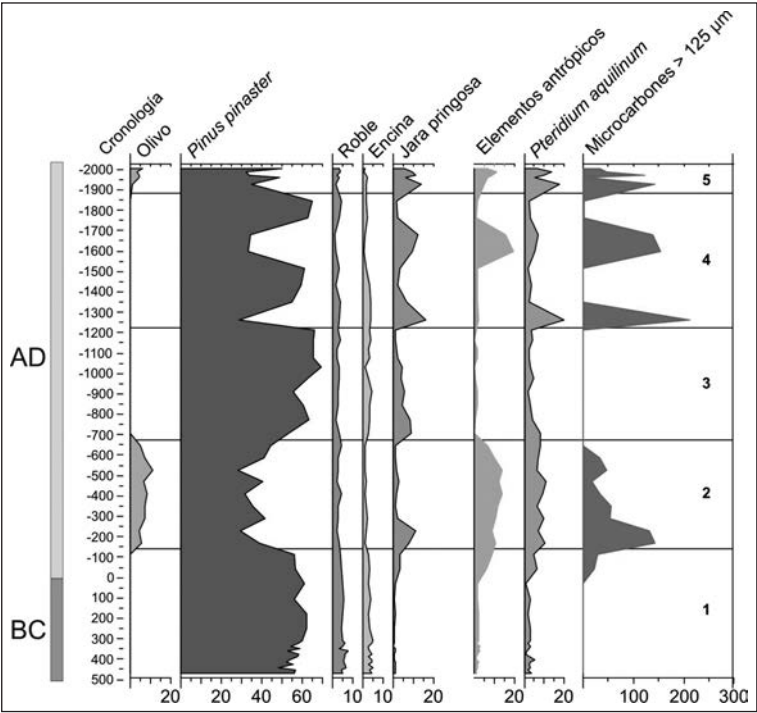


Fig. 64. Secuencia polínica de la turbera de Lanzahíta (588 m) que recoge la historia de un pinar de *Pinus pinaster* durante 2700 años. La cronología se expresa en BC (antes de Cristo) y AD (Anno Domini).

En definitiva, las investigaciones paleobotánicas sugieren que muchas poblaciones peninsulares de pino resinero deberían ser consideradas dentro de los estudios fitosociológicos. El registro fósil demuestra sin ambigüedad el carácter natural e indígena de *Pinus pinaster* en la península ibérica, en muchas zonas de su territorio desde el Pleistoceno y especialmente a lo largo del Holoceno.



Fig. 65. Depósito higroturboso de Lanzahíta.

Nicolás y Gandullo (1967), en su primera obra monográfica sobre los pinares españoles dedicada en exclusiva al pino resinero, asemejaban las poblaciones gredenses a las astur-galaicas, tanto por las características físico-químicas de sus suelos (poco evolucionados, de tipo ranker de pendiente o pardos ácidos) como por la calidad de su madera. Esto les llevó a sostener el carácter alóctono de dichas masas forestales que habrían sido motivo de repoblación en zonas anteriormente ocupadas por formaciones de caducifolias (melojares y encinares).

Blanco Andray (1985) apuntaba, por su parte, que efectivamente muchos de estos pinares de la Sierra de Gredos tendrían carácter alóctono, al menos en algunas de sus localizaciones, sin que ello significara que su ubicación actual sea fruto de repoblaciones recientes, las cuales, de hecho, habrían quedado registradas en la documentación correspondiente. Este último autor afirmaba que el pino resinero, en el pasado, habría ocupado áreas mucho más restringidas que en la actualidad, a partir de las cuales se habría extendido favorecido por el ser humano o por causas naturales: inicialmente subsistiría junto a melojares de *Quercus pyrenaica* manteniendo un estado coevolutivo avanzado, pasando por un estado intermedio de deforestación del melojar que facilitaría el desarrollo del pino, lo que consiguientemente acarrearía fenómenos de rejuvenecimiento edafológico por erosión, explicando así esos suelos con tan poca evolución en los que hoy viven estos pinares en la Sierra de Gredos.

Sierra de Grado (1996) vino a arrojar luz sobre lo antes dicho, confirmando el carácter espontáneo de *Pinus pinaster* en la Sierra de Gredos, al afirmar que desde una perspectiva dinámica el pino negral pudo haber competido ventajosamente frente a otras especies arbóreas, en particular frondosas como las quercíneas, ya que en las laderas de grandes pendientes de Gredos, bajo suelos pobres en nutrientes y escasísima capacidad de retención de agua, su frugalidad le habría permitido sobrevivir en áreas muy desfavorables para las frondosas. Lo afortunado de su constatación es que la sustentaba, entre otras cosas, en el registro palinológico. Pero también recogía un hecho sumamente importante, igualmente citado por otros autores (Gil et ál., 1990; Gil, 1991), como es que no existe constancia histórica alguna ni documento escrito que demuestre que estas montañas de Gredos fueron repobladas con pinos resineros, salvo en fechas ya muy recientes del siglo pasado. Por ejemplo, señala que en los inventarios iniciales de los proyectos de ordenación de las montañas de Gredos, cuyo texto más antiguo data de 1885, ya se citaba el pino negral como una de las especies arbóreas con más amplia representación y pies añosos. A su vez, relata la ingente toponimia gredense que hace mención a pinos y pinares.

En el mismo sentido, Génova et ál. (1992) citan un documento singular, la Cosignación de Rentas enviada por el Cardenal Gil Torres al Obispado de Ávila en 1250, en el que citan bajo el epígrafe de 'pinares' los montes de Arenas de San Pedro, La Parra, Lançahíta (Lanzahíta), Navaluenga, El Burgo del Fondo (Burgohondo), La Adrada, Santa María del Riemblo, El Berraco (El Barraco), etc. Como señala Sierra de Grado (1996), resulta muy difícil imaginar y aventurar que los escasos pobladores de estas montañas de Gredos, allá por el siglo XIII d.C., que eran básicamente pastores trashumantes, tuvieran a bien roturar las empinadas laderas, supuestamente pobladas de quercíneas, con el objetivo de realizar una repoblación con pinos resineros de la magnitud que se le supone.



Fig. 66. La Abantera (Macizo Oriental de Gredos). Diversos registros palinológicos (Lanzahíta, Serranillos, Fuente del Pino Blanco) emplazados junto a esta montaña han permitido demostrar la naturalidad de los pinares de pino resinero.

Los cambios climáticos cuaternarios han jugado un papel fundamental en la estructura y diversidad genética de esta especie. Su distribución actual puede entenderse, desde un punto de vista filogeográfico, como resultado de eventos climáticos acontecidos durante la última glaciación y procesos de recolonización postglacial posteriores. Numerosos estudios genéticos realizados en el pino negral, a lo largo de toda su área de distribución, vienen a demostrar que los mayores valores de diversidad genética, diferencias poblacionales y riqueza alélica se encuentran en la península ibérica (González Martínez et ál., 2001; Derory et ál., 2002); donde además se han localizado varios refugios glaciares cercanos a las costas mediterráneas (González Martínez et ál., 2005).

Las poblaciones peninsulares de *Pinus pinaster* albergan una variabilidad genética muy compleja, con genotipos que muestran una adaptación muy marcada hacia condiciones ecológicas locales (Alía et ál., 1995, 1997; Salvador et ál., 2000). De hecho, en España se han reconocido 28 territorios ecológicos o regiones de procedencia con poblaciones que muestran una adaptación local muy pormenorizada: una de ellas corresponde a la Sierra de Gredos (Alía et ál., 1996).

Zonas calientes de diversidad en haplotipos se localizan en el centro y sureste, existiendo una tendencia clinal de la variación genética en las direcciones sur-norte y este-oeste (Bucci et ál., 2007). Por supuesto, los procesos históricos regionales ocurridos en el pasado han afectado esta diversidad genética, y el hecho de que algunas poblaciones marginales no difieran mucho de la población central más próxima, dan cuenta de estos hechos, sobre todo en localidades del sur y este peninsular (González Martínez et ál., 2005). Tal variabilidad genética es explicada parcialmente por selección natural en su adaptación a la aridez y por deriva genética, resultado de la fragmentación poblacional tan evidente que muestra esta especie en toda su área de distribución debida a la presión humana o a factores naturales (Ribeiro et ál., 2001; González Martínez et ál., 2002).

La existencia de un centro de origen para *Pinus pinaster*, en el suroeste de la península ibérica a finales del Plioceno (3 Ma), fue hipotetizada inicialmente por Baradat y Marpeau-Bezard (1988), basándose en la composición terpénica de diversas poblaciones así como en el registro fósil del sur de Portugal (Río Maior), donde Teixeira (1945) documentó restos terciarios de una especie similar (*Pinus praepinaster*), llegando a proponer rutas de migración de la especie antes y después de la última glaciación.

La hipótesis preglacial presuponía la presencia de tres rutas distintas dirigidas hacia i) el norte de Portugal, España y Francia, ii) el sur de España, Francia e Italia, y, iii) el norte de África. La hipótesis postglacial, por su parte, asumía que la migración ocurrió únicamente a partir de las dos primeras anteriores rutas. Los mismos autores admitían que los sucesivos periodos glaciares del Pleistoceno habrían interrumpido el avance hacia el norte de las poblaciones de pino negral, e incluso haber reducido su presencia a refugios dispersos en el sur de la península ibérica, particularmente durante un periodo pleniglacial (0.35 Ma).

Estos autores venían a proponer la existencia de refugios glaciares en el suroeste peninsular, desde los cuales el pino negral habría recolonizado hacia el

norte el resto de la península ibérica, Francia e Italia, y hacia el sur el norte de África. La ya citada documentación de macrorrestos de pino negral en Doñana, con más de 40 mil años de edad, podría confirmar esta hipótesis.

En un trabajo posterior, Burban y Petit (2003) identificaron tres amplias regiones fijadas gracias a sus mitotipos heredados vía materna (haplotipo mitocondrial): un linaje oriental que incluiría Cataluña, el sureste de Francia, Córcega, Italia, la isla de Pantelaria, Túnez y Argelia; otro occidental englobando la mayor parte de la península ibérica, Francia atlántica y el islote de Punta Cires en Marruecos; y, finalmente, un último específico de Marruecos. Estudios genéticos posteriores, utilizando diversos marcadores (terpenos, isoenzimas, microsatélites nucleares), mostraron una estructura más afinada de esta variación genética del pino negral, distinguiendo dos zonas putativas híbridas, el Estrecho de Gibraltar y el noreste de la península ibérica/sureste de Francia (González Martínez et ál., 2004), poniendo en entredicho la asunción de considerar el suroeste peninsular el centro de origen de la especie.

Finalmente, Bucci et ál. (2007), utilizando marcadores cloroplásticos (cpSSR), heredados vía paterna, rechazaron por completo ese origen suroccidental de *Pinus pinaster*, describiendo seis reservas genéticas en el área de distribución del pino negral: Francia continental, Córcega, noroeste y centro de España, sur de España, Marruecos y Túnez. El trabajo de estos autores demuestra la existencia de refugios glaciares en el sur y este de España y en la costa atlántica de Portugal, como también sugirieron Salvador et ál. (2000), Ribeiro et ál. (2001) y González Martínez et ál. (2007), desde los cuales se produjo una recolonización hacia el centro de España y del norte peninsular tras el Último Máximo Glacial (25-15 mil años atrás). También consideran que la aparición de una ruta de recolonización africana hacia el este para alcanzar Italia, e incluso el occidente de Marruecos, es plausible, aceptando lo propuesto por Vendramin et ál. (1998). Todos estos datos corroboran lo apuntado por los resultados paleobotánicos, antes comentados, en los cuales el



Fig. 67. Pinares de pino resinero en las faldas de la Sierra del Arenal (Macizo Central de Gredos).

pino resinero estaba presente hará unos 30 mil años tanto en el sureste peninsular como en Portugal. Probablemente estos pinares, por entonces, constituirían una banda continua que conectaría el este de la península ibérica con el oeste portugués a través del suroeste peninsular (Doñana), presentando un área de distribución mucho más extensa que la actual (Postigo Mijarra et ál., 2010b).

Lo interesante del estudio anterior, en cuanto a las poblaciones de *Pinus pinaster* de la Sierra de Gredos se refiere, es que demuestra que la máxima diversidad de haplotipos se encuentra en poblaciones del sureste y centro peninsular, lo que les lleva a considerar estos territorios *hotspots* de biodiversidad intraespecífica. Ciertamente es, no obstante, que las poblaciones del centro de España estudiadas proceden de la Meseta castellana que no del Sistema Central (De Lucas et ál., 2009b; De Miguel et ál., 2012), sobre las cuales Bucci et ál. (2007) afirman que su gran diversidad proviene de la mezcolanza de reservas genéticas del Atlántico y del Mediterráneo; y, lo que es más importante en nuestro caso, de las múltiples y variables poblaciones que habitan en las montañas que circundan la Submeseta Norte que no fueron muestreadas, entre ellas las de la Sierra de Gredos.

Al respecto de lo anterior, De Lucas et ál. (2009a), con el objetivo de comprobar si la Meseta castellana fue efectivamente una zona de contacto entre los acervos genéticos Atlántico y Mediterráneo, genotiparon diversas poblaciones mediante nSSR, una de las cuales procedía de la localidad gredense de Arenas de San Pedro. Fruto de su trabajo, determinaron que las poblaciones de pino negral de la Submeseta Norte (Cuéllar, Segovia) constituyen un acervo genético singular, cuyo origen no es ni Atlántico ni Mediterráneo, ni siquiera una mezcla de ambos. A partir de estos datos consideraron tres hipótesis para explicarlo: I) rápida colonización de la región a partir de uno o varios refugios glaciares del este peninsular; II) existencia de refugios crípticos en la propia zona, y, III) introducción antrópica de material foráneo (la consideran poco probable).

La hipótesis I plantea que las poblaciones de pino negral de la Meseta castellana podrían haber divergido bastante rápido de sus poblaciones mediterráneas de origen debido a los cuellos de botella de su colonización y posterior expansión (De Lucas, 2009). Es decir, la población original se habría reducido drásticamente, y el acervo genético que llegaría a la Meseta castellana correspondería no al global de la población originaria sino solamente al de los supervivientes. Bajo este escenario, los nuevos alelos generados durante la expansión de la población tendrían mayor probabilidad de persistencia debido a la alta tasa de mutación de los microsatélites.

Considerando la estrecha relación genética existente entre las poblaciones del Mediterráneo y la Meseta castellana, así como la ausencia de señales de mezcolanza con las poblaciones portuguesas (Atlántico), lo más probable es que los pinares castellanos deriven de los del este peninsular mediante un proceso de expansión este-oeste. La diversidad genética de las poblaciones portuguesas es muy baja (Salvador et ál., 2000; Bucci et ál., 2007), mientras que altos niveles de diversidad genética se han documentado tanto en poblaciones mediterráneas como de la Meseta castellana, de ahí las evidentes relaciones entre ambas.

En cuanto a la hipótesis II, a pesar de que el registro fósil es parco y poco informativo, especialmente para momentos anteriores al Holoceno, no hay que descartar que refugios crípticos u ocultos para *Pinus pinaster* pudieran haber existido en la Meseta castellana. Se ha sugerido que los refugios crípticos se localizarían en hábitats reducidos donde las condiciones microambientales favorables habrían permitido la persistencia, en parches aislados, de especies generalistas adaptadas a un amplio abanico de hábitats (Willis y van Andel, 2004). Se conocen muchos testimonios paleobotánicos, antracológicos y palinológicos, citados antes, que demuestran la importancia que tuvo el pino resinero en la Meseta castellana durante gran parte del Holoceno (Franco Múgica et ál., 2001, 2005; Hernández et ál., 2011), ocupando ambientes de mantos de arenas y dunas donde difícilmente podría subsistir cualquier otra especie arbórea, como las quercíneas que apenas pueden regenerar en este tipo de sedimentos. Queda claro pues el importante papel que jugaron los pinares mediterráneos en los paisajes cuaternarios de la Cuenca del Duero, cuyo carácter espontáneo está fuera de toda duda (Gil et ál., 1990; Blanco Castro et ál., 1997).

La enorme habilidad del pino resinero, para adaptarse a condiciones climáticas y edáficas muy variadas, le habrían permitido sobrevivir durante el Último Máximo Glacial en refugios cerca de las costas atlánticas y mediterráneas pero también en el interior peninsular. Según Bhagwat y Willis (2008), durante este periodo de detrimento climático muchas especies, en el sur de Europa, se protegieron en las laderas de las montañas y en los fondos de valle, habiendo actuado estos segundos como potenciales corredores para la propagación de las especies.

De Lucas et ál. (2009a) aceptan la propuesta anterior para el valle del río Cega, en Segovia, donde se localizan las poblaciones de pino resinero estudiadas por ellos en Cuéllar, confirmando que dicho valle fue un área refugio y corredor para una reserva genética vicariante de pino resinero y de otras especies como *Pinus sylvestris*, *P. nigra* o *Populus tremula* que vivieron en la comarca durante los periodos glaciares (Robledo Arnuncio et ál., 2005) y actualmente en las montañas que rodean la Submeseta Norte.

Siguiendo el razonamiento anterior, las poblaciones gredenses de *Pinus pinaster* también podrían considerarse herederas de un *pool* genético vicariante, fruto de su aislamiento durante el Último Máximo Glacial, en un área refugio que englobaría el valle del Tiétar al sur de la Sierra de Gredos y los territorios que desde aquí se extienden hasta el río Tajo. Este valle también pudo actuar como corredor para la expansión de la especie en un sentido este-oeste o viceversa, y también sur-norte o viceversa a través de la fosa del Alberche medio. La existencia de poblaciones relictas de otras especies de pinos (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*) y castaños (*Castanea sativa*) en estos valles justifica esta propuesta.

Como señalan De Lucas et ál. (2009a), las poblaciones de pino resinero de Cuéllar y Arenas de San Pedro muestran una notable diferenciación genética, destacando la importancia de las cadenas montañosas (Sistema Central) como barreras al flujo genético. A pesar de todo, mientras no se tengan evidencias fósiles

de la presencia de *Pinus pinaster* en el Pleistoceno, tanto de la Meseta castellana como de la Sierra de Gredos, su consideración como áreas de refugio glacial para esta especie debe ser tomada como hipotética, aunque el registro paleoambiental apunte en este sentido, ya no solo en estos territorios sino por igual en la Submeseta Sur donde prácticamente ha desaparecido y las únicas evidencias con que se cuenta proceden de los estudios paleobotánicos llevados a cabo en yacimientos arqueológicos de la región.

La principal limitación que se encuentra para confirmar que el valle del Tiétar fue un refugio glacial para *Pinus pinaster*, o para los otros dos pinos antes citados, es que no hay estudios genéticos detallados de estas poblaciones gredenses, salvo la ya mencionada de Arenas de San Pedro en el caso del pino resinero. Sería ideal poder contar con este tipo de datos para singularizar, desde un punto de vista genético, estos pinares gredenses. Más aún, para entender mejor el papel de barrera al flujo genético que pudo suponer la Sierra de Gredos, sería aconsejable llevar a cabo estudios de este tipo en todas las poblaciones de pino resinero de la Meseta castellana, donde esta especie se extiende

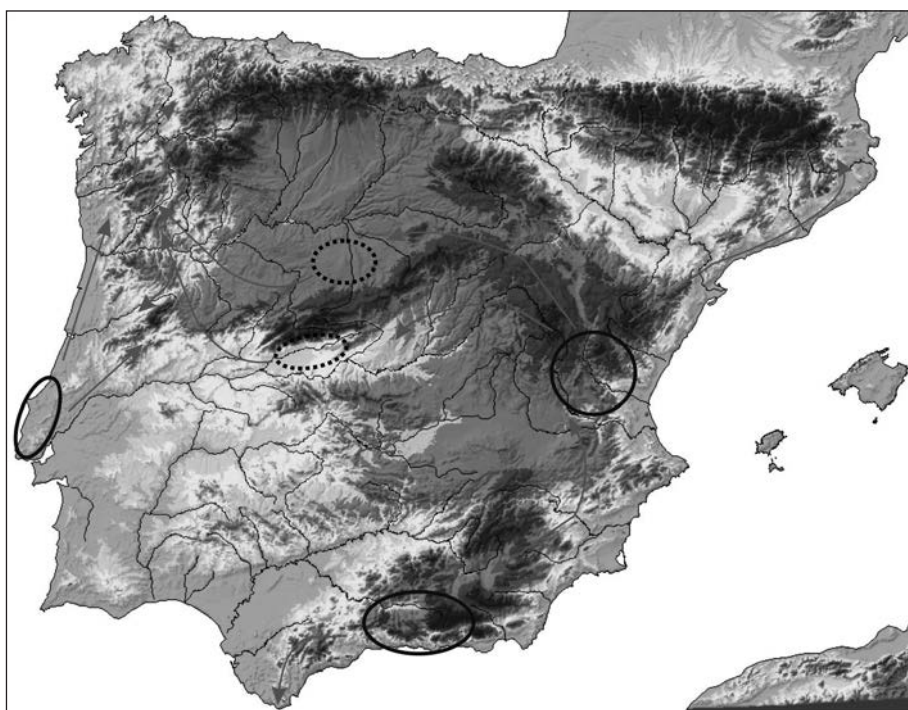


Fig. 68. Refugios glaciares putativos de *Pinus pinaster* en la península ibérica. Los círculos continuos señalan los citados en la bibliografía (Salvador et ál., 2000; Ribeiro et ál., 2001; Burban y Petit, 2003; González Martínez et ál., 2004, 2007; Bucci et ál., 2007; De Lucas et ál., 2009b). Los círculos discontinuos indican los dos refugios que se proponen, gracias al registro paleoambiental, al sur de la Sierra de Gredos y en la Meseta castellana (Tierra de Pinares). Las flechas marcan las rutas de colonización postglacial más probables.

abundantemente en la conocida Tierra de Pinares, entre las provincias de Ávila, Segovia (incluye la localidad citada de Cuéllar) y Valladolid.

En el ámbito del Sistema Central o la Meseta castellana, desafortunadamente, no se conocen registros paleopalinológicos preholocenos suficientemente detallados, pues los que parecen corresponder al Tardiglaciario no cuentan con dataciones radiocarbónicas que los fechen. Otros proceden de yacimientos arqueológicos con un detalle cronológico muy limitado. Además, hay que tener en cuenta que la separación taxonómica de *Pinus pinaster* del resto de pinos, a nivel de su morfología polínica, es relativamente reciente en secuencias gredenses. Por todo ello, aún resulta muy difícil discernir el papel de las poblaciones de pino resinero de la Sierra de Gredos en el seno de las rutas migratorias de la especie. Dada la diversidad genética que parecen mostrar las ‘relativamente’ cercanas poblaciones de la Submeseta Norte, resultaría fantástico poder contar con datos de igual importancia (marcadores moleculares nucleares, cpSSR, mtSSR) para estas poblaciones gredenses, pues con seguridad arrojarían datos asombrosos que permitirían reforzar lo que el hasta ahora escaso registro polínico ha demostrado: la resiliencia milenaria de pinares de pino resinero al sur de la Sierra de Gredos (valle del Tiétar) y probablemente también en la fosa del Alberche. Contar con este tipo de datos, además, ofrecería una magnífica oportunidad para testar la hipótesis acerca de un posible refugio glacial de esta especie en dichas montañas gredenses.

6.5. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

El escenario que se ofrece, al combinar los datos genéticos con la evidencia fósil, es que la distribución presente del pino resinero en la península ibérica puede ser explicada teniendo en cuenta la ubicación de sus refugios glaciares, las restricciones ambientales del pasado, su expansión durante el Holoceno, el impacto antrópico, y, finalmente, la dinámica de sus poblaciones respecto de otras coníferas mediada por el fuego (Gómez et ál., 2005; Fernandes y Rigolot, 2007).

Los modelos al pasado realizados por Benito Garzón et ál. (2007), muestran (i) como el área de idoneidad actual de *Pinus pinaster* es muy semejante a su distribución real presente, quizá con mayor importancia en el norte peninsular y en algunos puntos de la Cantábrica, así como en la Meseta Norte castellana y el Sistema Central; (ii) durante el Holoceno Medio, su área de distribución sería muy similar a la idónea actual aunque más fragmentada, con menor aparición en el suroeste y la Meseta castellana, aunque presente en todo momento en la Sierra de Gredos; (iii) en el Último Máximo Glacial su área de distribución estaría muy restringida (apenas un 12% de la idónea) al noroeste, no estando presente en el resto del territorio peninsular.

Para el Holoceno Medio, el modelo coincide relativamente con lo señalado en el apartado anterior y con esa abundante base de datos paleobotánicos que demuestra la presencia de este pino en la Meseta castellana y el Sistema Central, el entorno de las Béticas así como en Portugal. No obstante, la fragmentación que señala en la Submeseta Norte de sus poblaciones no se corresponde con las numerosas evidencias antracológicas y palinológicas que demuestran una extensión mayor

de los pinares negrales en esta área. El modelo ECHAM3 tampoco ubica el Levante mediterráneo como un territorio donde *Pinus pinaster* estuviera presente hace 6 mil años, mientras que la secuencia de Navarrés es muy significativa a tal respecto tal y como se señaló. El modelo UGAMP sí recoge estas poblaciones levantinas. Al menos para este momento temporal, el Holoceno Medio, los modelos de distribución del pino negral basados en datos paleoclimáticos no parecen ser demasiado precisos o concordantes con la realidad aportada por los estudios paleobotánicos, variando bastante según el modelo de circulación atmosférica elegido. El UGAMP parece ajustarse mejor a las evidencias paleobotánicas conocidas en la península ibérica.

El modelo correspondiente al Último Máximo Glacial es igualmente complicado de cotejar con datos ya no solo palinológicos sino también moleculares. Estos últimos, por ejemplo, ubicaban sin ningún tipo de ambigüedad áreas refugio para esta especie en el sur y este peninsular, pero estas poblaciones no aparecen en el modelo ECHAM3, que tampoco recoge los refugios putativos glaciares que se hipotetizaron tanto en el Sistema Central como en la Meseta castellana.

El modelo UGAMP, en cambio, es mucho más acertado de nuevo, pues aunque sea mínimamente ofrece idoneidad para el pino negral hace 21 mil años tanto en puntos dispersos del litoral y montañas interiores del Levante mediterráneo como en el Sistema Central. Puede que tales divergencias deriven, precisamente, de que las áreas refugio son precisamente eso, refugios para una vegetación que consiguió sobrevivir en áreas más o menos amplias cuyas condiciones microclimáticas diferían de las de su entorno circundante. Probablemente el grado de resolución de algunos modelos de distribución de especies en el pasado no sea lo suficientemente fino como para recoger estas áreas refugio, por lo que de alguna manera se obvia una información que en el caso de *Pinus pinaster* tiene gran relevancia por estar relacionada directamente con su historia biogeográfica, su origen y las rutas de migración postglacial de la especie. Al menos para el pino resinero, el modelo UGAMP es el que mejor se adecua de nuevo a las evidencias paleobotánicas y moleculares hasta ahora comentadas.

Los modelos de cambio climático futuro predicen una reducción y sustanciales cambios en los regímenes de precipitación en la Región Mediterránea, área de distribución principal de *Pinus pinaster*. Debido a ello, lo esperable en el futuro sería un desplazamiento hacia el norte de sus poblaciones peninsulares, o en altitud en el caso de la Sierra de Gredos. Benito Garzón et ál. (2011) señalan que las poblaciones ibéricas más meridionales de pino resinero serán aquellas que mostrarán un grado de supervivencia más elevado, desplazándose hacia territorios septentrionales gracias a su preadaptación a climas cálidos como los que se preveen se producirán en el futuro. Según ello, las poblaciones atlánticas del noroeste peninsular se verán seriamente afectadas, disminuyendo su área de distribución y su supervivencia notablemente al estar mal adaptadas y ser menos tolerables a las sequías que otras poblaciones peninsulares.

Benito Garzón et ál. (2008a) han estimado un área potencial actual de *Pinus pinaster* de 77 698 km², mucho más elevada que los 21 606 km² de distribución real. En escenarios climáticos futuros (A2), estiman que en el año 2020 esta especie

tendrá un área de distribución de 60 263 km², en el 2050 de 52 360 km² y, finalmente, en el año 2080 de 31 968 km². Como puede apreciarse de estos datos, la reducción progresiva en la distribución del pino resinero es muy evidente a lo largo del siglo XXI. En cualquier caso, este pino, como el piñonero, al ser especies típicamente mediterráneas, sufrirán una reducción de su área de distribución mucho menor que lo que se estima para los pinos altimontanos (*Pinus nigra* y *P. sylvestris*).

A pesar de que muchas áreas actuales se perderán, es probable que tanto el pino resinero como el piñonero sean capaces de colonizar nuevos hábitats creados por el cambio climático futuro, principalmente áreas que actualmente cuentan con un clima de tipo submediterráneo. Es decir, los pinares mediterráneos se desplazarán tanto en altitud como en latitud. Moreno (2005) ha predicho que el centro de la península ibérica será mucho más árido que otros territorios peninsulares. Según ello, especies con una distribución en ámbitos más continentales, como la encina (*Quercus rotundifolia*), se verán seriamente amenazadas por la progresiva aridificación del clima; mientras que otras de ámbitos menos continentales (*Quercus suber*, *Q. ilex*, *Pinus halepensis*, *P. pinaster*) podrían ser capaces de mantenerse bajo las nuevas condiciones climáticas e incluso experimentar cierta expansión (Benito Garzón et ál., 2008a).

Las poblaciones gredenses de *Pinus pinaster* son calificadas como mésicas, dada la alta disponibilidad de agua que tienen en el clima subhúmedo que habitan (Gandullo y Sánchez-Palomares, 1994; Grau et ál., 1999). Estas poblaciones han mostrado ser vulnerables a la cavitación; al efecto hidrodinámico que puede ocurrir en el xilema cuando el potencial de agua es tan elevado que el aire disuelto en el agua se expande ocupando la superficie celular, lo cual puede dar lugar al embolismo o colapso del xilema. Este fenómeno suele producirse en situaciones de estrés hídrico asociadas a aridez. Sin embargo, estas poblaciones de Gredos tienen una gran plasticidad frente a la sequedad, pudiéndola soportar tan bien como otras poblaciones xéricas de las costas mediterráneas que, en principio, deberían estar mejor adaptadas, en los escenarios de cambio climático futuros que prevén un aumento significativo de la aridez (Correia et ál., 2010; Corcuera et ál., 2011).

Los escenarios de cambio climático para el futuro sostienen un incremento sustancial de la frecuencia de los incendios naturales y de las áreas quemadas en la Región Mediterránea ibérica (Mouillot et ál., 2002; Moriondo et ál., 2006; Moreno, 2009). Estos cambios en el régimen de incendios pueden conducir a severas limitaciones en la capacidad de regeneración forestal tras los fuegos, lo que potencialmente implicaría la modificación de la composición florística en especies de los bosques mediterráneos (Peñuelas y Filella, 2001; Peñuelas et ál., 2002; Lloret et ál., 2004).

En este escenario supuesto, especies adaptadas al fuego, como el pino resinero, serían más propensas a expandirse (Calvo et ál., 2003; Vega et ál., 2008), siempre y cuando las condiciones climáticas y las especificidades locales (textura del suelo, disponibilidad hídrica, etc.) permitieran su regeneración natural (Rodríguez García et ál., 2011b). La provincia de Ávila se cuenta entre aquéllas con una densidad en el número de incendios más alta en toda la Unión Europea, y también entre

las que el porcentaje de áreas quemadas durante los últimos 20 años es igualmente muy alto (San-Miguel y Camia, 2009). Por todo ello, Ávila es, a nivel europeo, de las provincias que mayor riesgo corren de sufrir incendios en el futuro (Redondo et ál., 2008; Jappiot et ál., 2009) que afectarán a sus masas boscosas.

El pino resinero es una especie que puede ser considerada como propensa y adaptada a ecosistemas donde los incendios son frecuentes, particularmente por la densidad de un sotobosque que recibe suficiente luz y que constituye una biomasa combustible considerable para fuegos de alta intensidad (Fernandes y Rigolot, 2007). De hecho, los bosques de *Pinus pinaster* son los más afectados por los incendios en la península ibérica (Vega et ál., 2011), y esta especie ha desarrollado rasgos adaptativos –gruesa corteza, piñas serótinas con escamas grandes, acículas largas no compactadas, autopoda de ramas inferiores– que han jugado un papel decisivo en su supervivencia tras el fuego.

Fernandes et ál. (2008) consideran al pino resinero una especie con una apreciable resistencia a los incendios, similar a la que muestra *Pinus pinea*, con un grado de supervivencia muy alto en comparación a la mayoría de especies europeas del género. Sin embargo, Catry et ál. (2010), estudiando masas mixtas de pino resinero y piñonero del centro de Portugal, señalan ciertas diferencias en el grado de mortalidad entre ambas especies. Evidentemente, las condiciones del hábitat, teniendo en cuenta el amplio espectro ocupado por *Pinus pinaster*, y el desarrollo de los rasgos adaptativos al fuego en cada población, serán definivas en los niveles de resistencia a los incendios que puedan detectarse interpoplacionalmente (Rodríguez García y Bravo, 2012).

Otro factor a considerar, en el seno de los escenarios de cambio climático futuro relacionados con una mayor incidencia de los incendios, es la mortalidad de *Pinus pinaster* asociada a la extensión y desarrollo de ciertas plagas. Vega et ál. (2011) han demostrado como ciertos coleópteros perforadores o barrenadores del tronco (escolítidos de los géneros *Ips* y *Tomicus*) atacan con gran virulencia los troncos quemados de rodales de pino resinero provocando una mortalidad post-incendio muy alta en toda la península ibérica. Estos datos incentivan el considerar esta posibilidad en los modelos de distribución de este pino en los escenarios futuros.



Fig. 69. En terrenos inestables el pino resinero no tiene competencia. Sería un tipo de comunidad permanente.

7. *PINUS PINEA* L.

El pino piñonero (*Pinus pinea*) es un pino mediterráneo cuyas mayores extensiones se localizan en la península ibérica, siendo de una de las especies forestales más importantes, desde un punto de vista ecológico, económico y social dentro de la Cuenca Mediterránea. Su rusticidad y fácil cultivo suponen una preciada alternativa en la regeneración de ambientes degradados y en la recuperación de zonas forestales. Además, es un árbol frutal de gran interés económico por la producción de piñones.

7.1. DESCRIPCIÓN Y TAXONOMÍA

Pinus pinea es un árbol de notable tamaño que puede alcanzar 25-30 m de altura en suelos profundos y fértiles, aunque por lo general oscila entre 10-12 m en las estaciones menos favorables y 21-22 m en rodales de buena calidad. Sin lugar a dudas, una de las características fisionómicas que mejor distinguen a este pino es su inconfundible forma en estado adulto, constituido por un tronco grueso, ramificado solo en la parte superior, recto y cilíndrico, formando una copa amplia, densa y aparasolada (Amaral Franco, 1986). Su corteza es pardo-rojiza y escamosa, aunque se va resquebrajando a medida que el árbol crece, transformándose, cuan adulto, en un ritidoma gris oscuro provisto de grandes placas de color castaño-rojizo delimitadas por grietas profundas.

El crecimiento del pino piñonero es rápido, incluso en ejemplares más longevos. En su juventud su ramificación es verticilada y su copa esférica; pero a medida que crece va perdiendo las ramas inferiores; y las superiores, en cada nudo, tienden a engrosarse tanto como la guía principal o a veces más, confiriéndole así su característica forma de corimbo o paraguas (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979). Las acículas de los individuos adultos son verde oscuras, algo arqueadas y rígidas, punzantes y ásperas en sus márgenes; miden de 10 a 15(20) cm de largo y 1-1.5(2) mm de ancho, aparecen en fascículos de 2 y permanecen en el árbol unos 3-4 años. La floración varía según la región geográfica, aunque en general se produce entre marzo y junio. Las flores masculinas se disponen en espigas alargadas localizadas en la base de los brotes laterales, y presentan estambres de color amarillo vivo. Los conos floríferos femeninos, por su parte, aparecen en el ápice de los brotes dominantes más vigorosos del año, son ovoideos, de 20 mm de largo, verdosos o rojizos, a menudo solitarios o a veces en grupos pequeños ubicados sobre pedúnculos erectos.

A diferencia de otros pinos mediterráneos, la polinización en el pino piñonero se inicia a los tres años. Sus piñas son globosas, erectas, patentes, casi horizontales o colgantes sobre un grueso pedúnculo, subsentadas, solitarias u opuestas, rara vez verticiladas en grupos de tres. Cuando están maduras, las piñas llegan a medir 8-15 cm de largo por 7-10 cm de ancho; siguen siendo globosas o ligeramente ovadas, muy gruesas y de color pardo-rojizo, lustrosas, con escamas que aparecen ensanchadas hacia el ápice y escudete ancho romboidal, ligeramente prominentes y provistas de apófisis gruesas convexas y ombligos obtusos (Amaral Franco, 1986). Cada escama porta dos grandes piñones.

En la primavera o verano del año siguiente a la fecundación, es decir al tercer año desde la polinización, las piñas se abren por deshidratación liberando sus piñones. Estos son gruesos, con un ala rudimentaria ancha, articulada y muy corta, desprendible con facilidad. Estos hechos limitan muy mucho la dispersión del pino piñonero, cuyos piñones básicamente quedan resguardados bajo la copa del propio árbol madre, restringiéndose su diseminación a largas distancias a la realizada por roedores o aves que predan sobre sus semillas.

Los piñones tienen un gran valor nutricional por su contenido en tocoferoles y triacilglicéridos (Nasri et ál., 2009), de ahí su gran valor comercial (Barranco y Ortuño, 2004). Su peso es muy variable, aunque en general no pasa de 1 gramo, estando en correlación con las características del hábitat y el régimen de producción, irregular en el tiempo (vecería), con ciclos donde las piñas producen pocos piñones y años en los que hay una gran producción tanto de piñas como de piñones. Miden 15-20 mm de largo por 7-11 mm de ancho, tienen formas aovadas-oblongas, aplanados en su cara inferior, con una cubierta leñosa muy dura que se recubre en su madurez de un polvillo pardo oscuro a negruzco. La producción de semillas se inicia a edades relativamente tempranas (15-20 años), dispersándose estas por gravedad debido a su peso o a la acción de pequeños vertebrados.

Desde un punto de vista taxonómico, únicamente se conoce una variedad denominada *Pinus pinea* var. *fragilis* Du Hamel que produce piñones con la cubierta externa blanda, un carácter mendeliano recesivo, resultado posiblemente de una única mutación cromosómica (Macchia, 1974; Fady et ál., 2004). Esta variedad se ha encontrado en varias ocasiones, de manera espontánea, en diversos bosques de España e Italia, aunque carece de valor comercial (Mutke et ál., 2012).

7.2. DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Pinus pinea es un pino mediterráneo que se distribuye de manera natural y discontinua por el norte y este de la Región Mediterránea, desde Portugal a Siria, incluyendo las costas occidentales del Mar Negro y el Líbano, a lo largo de 4000 km (Fady et ál., 2004). Cubre aproximadamente 480-650 mil ha, a altitudes medias y bajas, restringido generalmente a arenales y dunas costeras o a enclaves silíceos (arenas) de poca altitud hacia zonas de interior (Barbero et ál., 1998; Quézel y Médail, 2003). Las poblaciones más importantes (75%, 470 mil ha) se

encuentran en la península ibérica, en Portugal (9%, 80 mil ha), Turquía (6%, 50 mil ha) e Italia (5%, 40 mil ha), bajo condiciones ecológicas variadas desde el nivel del mar a los 1400 m de altitud (Montoya, 1990). En cualquier caso, su rango natural de distribución es difícil de establecer, pues ha sido ampliamente cultivado en toda la Cuenca Mediterránea desde tiempos históricos (Mirov, 1967), por lo que su área actual es considerablemente mayor y no solo restringida a hábitats arenosos. La estimación de su superficie es también compleja pues a menudo el pino piñonero se encuentra compartiendo su hábitat, como especie dominante o subordinada, con otras especies de pinos (*Pinus pinaster*, *P. halepensis*), *Quercus* (*Q. rotundifolia*, *Q. faginea*, *Q. suber*), e incluso con enebros y sabinas (*Juniperus communis*, *J. oxycedrus*, *J. thurifera*, *J. phoenicea*) (Mutke et ál., 2012).

El pino piñonero es una especie heliófila, xerófila y relativamente termófila, requiriendo abundante luz, especialmente en la copa para su fructificación; aunque en sus primeros años de vida es capaz de desarrollarse bien bajo un dosel arbóreo protector, pero también puede hacerlo a plena luz. Requiere una precipitación media anual superior a 250 mm, recibiendo en su área de distribución ibérica entre 400 y 800 mm anuales, de los cuales 100-150 mm proceden de lluvias estivales, aunque en algunas zonas del suroeste apenas lluevan 50-75 mm en verano (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979). Soporta, por tanto, largos periodos de humedad ambiente muy reducida y cuenta con una gran resistencia a los vientos, incluidos los costeros que llegan impregnados de sal.

Su requerimiento de un clima cálido lleva a este pino a vivir en los pisos termo y mesomediterráneo de bioclima subhúmedo (veranos secos y calurosos, inviernos suaves y lluviosos), en áreas de la península ibérica donde la temperatura invernal no baja de 0°C, soportando en cambio máximas estivales de hasta 40°C (Fady et ál., 2004). No soporta, por tanto, heladas tardías fuertes ni continuadas, aunque en algunos puntos de su distribución meridional, en Andalucía, se hayan podido documentar esporádicamente temperaturas de hasta -13°C. Ante tales condiciones, el pino piñonero es una especie bien adaptada a la aridez, aunque esta resistencia decrece con la edad. En sus primeros años de vida la plántula elude la falta de agua mediante un crecimiento muy rápido de sus raíces, llegando a profundizar más de 1 metro en el primer año si la textura del suelo lo permite.

Desde un punto de vista edáfico, *Pinus pinea* no es muy exigente en cuanto a la naturaleza del sustrato. La mayor parte de sus poblaciones ibéricas se asientan en depósitos cuaternarios y neógenos, siendo también frecuentes localizaciones en rocas ígneas ácidas (granitos y afines) y materiales calizos terciarios, a veces en rocas cristalinas que se disgregan en arenas finas. Por regla general, se desarrolla muy bien sobre suelos frescos y profundos, especialmente en arenosos, tanto del interior como arenales costeros y dunas fijas litorales o interiores. Aunque prefiera suelos silíceos, puede vivir en calizos miocénicos continentales siempre y cuando no sean muy pesados ni arcillosos (Amaral Franco, 1986). Rehuye las arcillas fuertes, las margas y los yesos, no colonizando nunca saladares a pesar de soportar cierta salinidad en sus estaciones litorales. En la Meseta Norte, el pino piñonero es capaz de vivir en condiciones litológicas muy particulares, concretamente sobre litosuelos del páramo

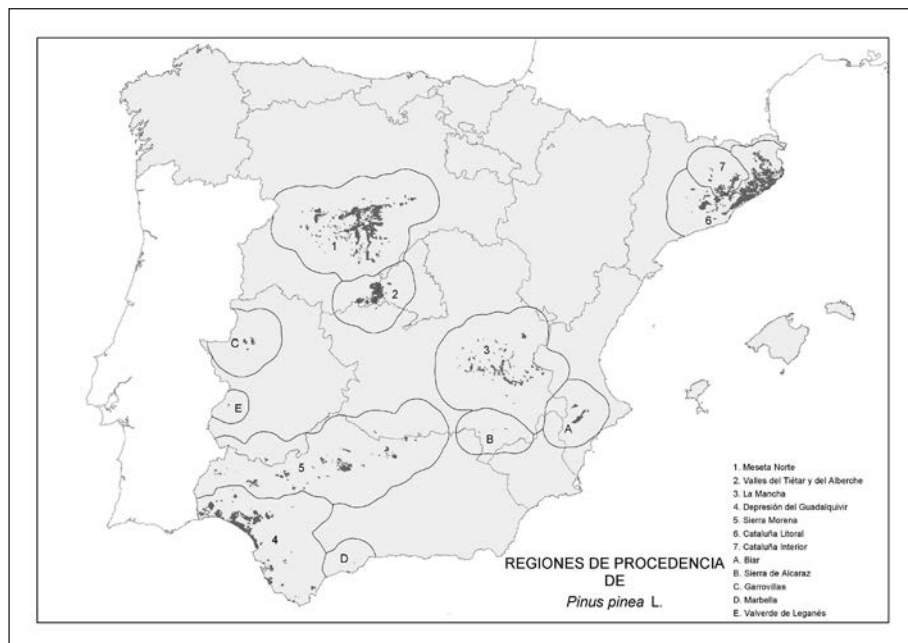


Fig. 70. Regiones de procedencia de *Pinus pinea* en la península ibérica (www.magrama.gob.es). La número 2 engloba las poblaciones gredenses, tanto del valle del Tiétar como del Alberche.

calizo y en cuevas provistas de margas, calizas y yesos, donde a veces el pH es muy elevado (hasta 8.8), bajo texturas más compactas que las de la estación típica –arenas sueltas y profundas de campiña– para la especie (Gordo et ál., 2007).

En la península ibérica, *Pinus pinea* se distribuye de manera natural por amplias regiones en ambientes con influencia costera, como la depresión del Guadalquivir (Parque Nacional de Doñana), el litoral meridional portugués y el catalán, y bajo clima continental en ambas submesetas y en los valles del Tiétar y del Alberche, aunque también aparecen rodales o pies dispersos en Mallorca, el litoral alicantino y malagueño, y zonas del interior (Albacete, Cáceres, Barcelona, Alicante). En estos territorios, el pino piñonero puede formar masas puras o mixtas con alcornoques, encinas y pinos resineros (Prada y Mutke, 2008). Extensas repoblaciones se han efectuado en Córdoba, Jaén, Ciudad Real, Cáceres y Badajoz.

El pino piñonero vive en Gredos sobre suelos muy permeables de textura arenosa, llegando a sustituir al pino resinero bajo condiciones edáficas limitantes para este. Normalmente se concentra en los piedemontes y lomas bajas del tramo alto del valle del Tiétar, donde por debajo de los 1000 m y en laderas de solana este pino termófilo forma densos bosques entre Sotillo de la Adrada y Piedralaves, a menudo mezclándose con pinos resineros, encinas y alcornoques. También abunda en la Comarca de Pinares en la zona del Alberche al este de la provincia de Ávila.

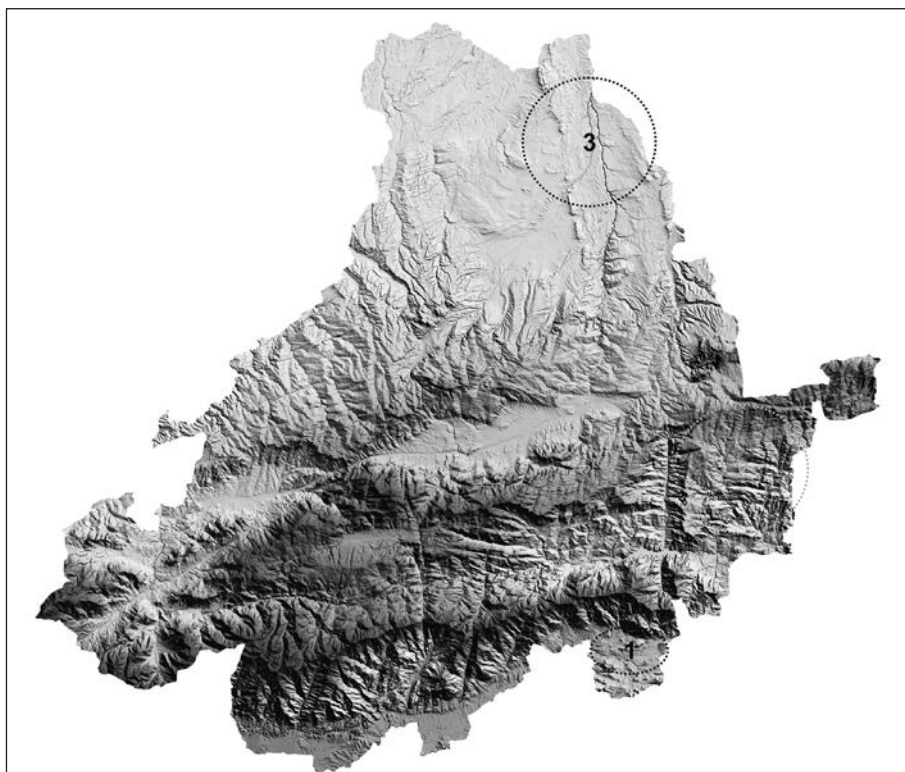


Fig. 71. Poblaciones de *Pinus pinea* en la Sierra de Gredos y Ávila: 1, valle del Tiétar; 2, Comarca de Pinares (valle del Alberche); 3, Comarca de Arévalo (Tierra de Pinares).

El pino piñonero es citado en las ordenanzas de La Adrada, pero nada se dice de él en las de Arenas de San Pedro y Mombeltrán (Luis López, 1993; Ser Quijano, 1998). De alguna manera, los documentos históricos vienen a demostrar que la distribución en el pasado de este pino mediterráneo no fue, en Gredos, muy diferente de la actual, circunscrito al Macizo Oriental en su vertiente meridional y al Bajo Alberche, donde ocupa, junto a las poblaciones madrileñas de estos valles, unas 30 mil ha en unas condiciones edáficas, climáticas y orográficas relativamente diferentes al hábitat típico de esta especie en las zonas del interior peninsular (Calama et ál., 2014).

La gestión tradicional de las masas abulenses de pino piñonero ha estado dirigida a un tipo de producción multifuncional: piñas, actividad ganadera y leña de encinas (Montero et ál., 2003). El progresivo abandono de tales actividades, la incidencia repetida de los incendios, y, en definitiva, una presión creciente e inabordable del pastoreo ha dado lugar a que estos pinares, en Gredos, sean formaciones muy abiertas e irregulares en las que prácticamente solo persisten ejemplares grandes productores de piña (Calama y Montero, 2007); abundando otras especies forestales como enebros, encinas o pinos resineros, conformando a menudo masas



Fig. 72. Extensos pinares de pino piñonero en la Tierra de Pinares. En el municipio de Hoyo de Pinares estos bosques encuentran su máxima expresión. En los parajes de Valdejuán, Umbría del Muro y Los Arrascaderos, entre otros, se localiza el mejor monte natural de *Pinus pinea* de montaña de toda la provincia de Ávila.

mixtas donde la regeneración natural del pino piñonero está seriamente comprometida (Calama et ál., 2014). Esta situación es alarmante y evidente en el Bajo Alberche, en la denominada Comarca de Pinares, pero es más llevadera en el Tiétar, donde extensos bosques de pino piñonero aún perduran al sur de Gredos entre Sotillo de La Adrada y Piedralaves. De hecho, el pinar de piñoneros de La Adrada es una de las mayores representaciones de este pino en el centro peninsular.

En el suroeste de la provincia de Madrid y en el norte de la de Toledo, el pino piñonero constituye bosques relativamente extensos en los municipios de Cenicientos, Cadalso de los Vidrios, Pelayos de la Presa, San Martín de Valdeiglesias y Almorox, sobre suelos arenosos ácidos y berrocales graníticos o gneísicos superficiales, ocupando cerros de poca altura. En Toledo, sus masas se extienden sobre unas 1479 ha, en forma de un pinar maduro en excelente estado de conservación, que en algunos sectores se mezcla con encinas. Estos bosques de pino piñonero toledados y madrileños, junto a los presentes en el sur de Ávila, forman parte de la región de procedencia para esta especie denominada ‘Valles del Tiétar y Bajo Alberche’ (Prada et ál., 1997). Todos ellos son citados en documentos medievales.

7.3. FLORA Y VEGETACIÓN

Durante mucho tiempo, la distribución natural del pino piñonero ha sido motivo de fuerte controversia dentro de la comunidad científica. Es cierto, como han reconocido muchos autores, que discernir su rango natural resulta enormemente complicado al ser una especie muy vinculada a la expansión de diversas culturas que poblaron el Mediterráneo.

Martínez García y Montero (2004) recogen toda una serie de referencias bibliográficas sobre autores que han considerado que el pino piñonero es autóctono de la Cuenca Mediterránea; así como de otros que limitan su rango natural exclusivamente al Mediterráneo Oriental y Asia Menor; u otros, que esgrimen su naturalidad en el Mediterráneo Occidental, particularmente en la península ibérica. No profundizaremos en esta cuestión, pues se tratará a posteriori al hablar de la historia biogeográfica de este pino, salvo para confirmar, como han demostrado los estudios paleobotánicos, que el pino piñonero es una especie que estuvo en la península ibérica desde el Pleistoceno Superior, por lo que no deben quedar dudas sobre el carácter natural y autóctono de este pino en territorio peninsular (Costa et ál., 1990; Blanco Castro et ál., 1997; Gil, 1999). A pesar de ello, la opinión más generalizada durante la segunda mitad del siglo XX, particularmente entre algunos investigadores forestales, ha sido que los pinares de pino piñonero ibéricos fueron introducidos en la península ibérica hace mucho tiempo, y que el área de distribución natural de este pino se restringue al Mediterráneo Oriental (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

Esta última corriente de opinión provocó que los pinares de *Pinus pinea* no tuvieran la consideración geobotánica que merecían y tampoco un tratamiento fitosociológico adecuado a su carácter natural. Rivas Martínez (1966), por ejemplo, en su estudio de las comunidades psamófilas de las costas gaditanas que habitan sobre arenas, incluyó los pinares dunares de pino piñonero dentro de comunidades dedicadas al alcornocal, no concendiéndle al pinar carácter climácico como formación forestal desarrollada pues los consideró introducidos. Años más tarde, en su estudio de los sistemas dunares móviles de Doñana, García Novo et ál. (1975) seguían un discurso parecido al conceder carácter climácico solo a los sabinares costeros, olvidándose de los pinares piñoneros. Rivas Martínez et ál. (1980), en su estudio detallado de la vegetación de Doñana, volvían a insistir en la misma idea, que también aceptaron Asensi y Díez Garretas (1987). En definitiva, los pinares de pino piñonero de las costas suroccidentales de Andalucía y el Algarve, quizá los más significativos y característicos a nivel peninsular, no eran considerados naturales y por tanto no recibieron entonces tratamiento fitosociológico alguno como comunidades climácicas.

Poco a poco, la situación anterior ha ido cambiando, aunque no mucho. Pérez Latorre et ál. (1999) consideraron al pino piñonero como una especie autóctona en Andalucía formando comunidades permanentes de medios edafoxéricos (arenas y dunas fijas), aunque dentro de su esquema sintaxonómico apenas le concedieran un papel secundario formando parte de los sabinares costeros; muy a pesar de que la documentación histórica y arqueológica en el occidente andaluz sea extremadamente copiosa, citando en multitud de ocasiones los pinares de pino piñonero (Martínez García y Montero, 2004). Los pinares costeros de pino piñonero sobre dunas forman parte del hábitat 2270 recogido en la Red Natura 2000, pero aún así dentro de la descripción de este se sigue insistiendo en su carácter introducido y artificial, considerándolos como una facies de sustitución de formaciones clímax de especies de *Quercus* de hoja perenne de *Quercetalia ilicis* o *Cerantonio-Rhamnetalia* (Gómez Serrano y Sanjaume, 2009).

Tampoco cambia mucho la situación en la descripción del hábitat 9450 de los pinares mediterráneos, donde los pinares ibéricos de pino piñonero (subtipo 42.83) se siguen considerando fruto de plantaciones antiguas naturalizadas, aunque afortunadamente se cita el registro paleoambiental para poner sobre la mesa el posible carácter autóctono de los pinares continentales que aparecen sobre arenas en las provincias de Valladolid y Segovia, destacándose también los presentes en Gredos (Ruiz Benito et ál., 2009). Estos pinares piñoneros no costeros, desde un punto de vista sintaxonómico, se incluyen dentro de formaciones de *Cisto-Lavanduletea*, *Stauracantho genistoidis-Halimietalia commutati* y *Coremation albi*, pero en ningún caso los pinares como tal adoptan la categoría de asociación fitosociológica propia (Rivas Martínez et ál., 2001, 2002).

Los pinares de *Pinus pinea* de la Sierra de Gredos no escapan de la problemática antes comentada, a pesar de lo particular que es su hábitat en comparación con otros peninsulares. Como ya se dijo, en el valle del Tiétar conviven con pinos resineros, encinas e incluso alcornoques, a menudo sobre berrocales; mientras que en la Comarca de Pinares lo hacen fundamentalmente con resineros o cascalbos. Muchas masas de pinar son puras y el piñonero es el único pino existente.

Su flora, por tanto, no difiere mucho de la que podrían tener los encinares o los pinares resineros, aunque abundan, eso sí, ciertos elementos típicos en suelos arenosos y relativamente termófilos, caso de *Retama sphaerocarpa*, *Cistus ladanifer*, *C. salviifolius*, *C. albidus*, *Halimium umbellatum* y *Lavandula stoechas*. Estamos seguros que un estudio florístico detallado de estos pinares gredenses, como en el caso de los de pino cascalbo y pino resinero, ha de conducir a que tengan un tratamiento sintaxonómico acorde a lo que, como luego veremos, demuestra el registro paleoambiental.



Fig. 73. Los pinares de *Pinus pinea* de la Sierra de Gredos y de la Comarca de Pinares, como estos situados entre Hoyo de Pinares y Las Navas del Marqués, están enriquecidos en enebro (*Juniperus oxycedrus*) y jaras pringosas (*Cistus ladanifer*).

7.4. HISTORIA BIOGEOGRÁFICA

A pesar de su amplia área de distribución en la Cuenca Mediterránea, a diferencia del resto de pinos mediterráneos el pino piñonero tiene una diversidad genética excepcionalmente bajísima de acuerdo a marcadores isoenzimáticos, RAPD, SSAP, APLF y nSSR (Fallour et ál., 1997; Evaristo et ál., 2002, 2008; Pinzauti et ál., 2012; Sáez-Laguna et ál., 2014), composición en ácidos grasos y aceites insaponificables (Nasri et ál., 2005, 2007). De hecho, sus poblaciones contienen los más bajos niveles de diversidad genética reportados hasta el momento en una especie arbórea con una distribución tan extensa (Vendramin et ál., 2008; Rodríguez Sánchez et ál., 2010). En cuanto a marcadores cloroplásticos (cpSSR) ocurre otro tanto, a pesar de que en general estos son altamente polimórficos en coníferas: la mayoría de sus poblaciones cuentan con un único haplotipo común a lo largo de toda su área de distribución, y apenas se han diferenciado 4-5 haplotipos en todas ellas, tres en las del Mediterráneo Oriental (poblaciones del Líbano) y al menos dos en la zona central de la península Ibérica (Gómez et ál., 2000, 2002; Vendramin et ál., 2008; Soto et ál., 2010).

Lo curioso del pino piñonero es que a pesar de su prácticamente nula diversidad genética en caracteres morfológicos (por ejemplo en su crecimiento), tan baja como la variabilidad genética a nivel de marcadores moleculares, en cambio sus genotipos muestran una notable plasticidad fenotípica en respuesta a distintos parámetros abióticos (tipo de suelos, disponibilidad hídrica, etc.), tanto a nivel intra como interpoblacional (Mutke et ál., 2005, 2010, 2013; Gordo et ál., 2007; Carrasquinho y Gonçalves, 2013; Sánchez Palomares et ál., 2013). Gracias a esta valencia ecológica significativa, el pino piñonero puede subsistir en lugares poco favorables para la especie, bajo climas extremos en los que incluso es capaz de competir positivamente frente a otras especies. Esta rusticidad ha sido la razón por la cual el pino piñonero se ha utilizado para restaurar ambientes degradados, especialmente para la fijación de arenas móviles, donde llega a constituir el primer dosel arbóreo en ambientes relativamente xéricos (Mutke et ál., 2008).

Teóricamente, su extremada baja diversidad genética podría haber representado una limitación muy precaria en la adaptabilidad evolutiva de esta especie, pero gracias a esa enorme plasticidad fenotípica este relicto ha llegado a nuestros días, cuya frugalidad le ha permitido instalarse en estaciones altamente xerófilas y edáficamente muy desfavorables, como son los arenales costeros mediterráneos y atlánticos, o los ambientes de arenas pleistocenas localizadas entre el valle del Duero y el Sistema Central (Manso et ál., 2009).

Vendramin et ál. (2008) sugieren que *Pinus pinea* sufrió un severo y prolongado cuello de botella genético en un pasado de edad indeterminada; al que siguió una recolonización posterior mediada por el ser humano, que fue tan rápida como para impedir cualquier tipo de diferenciación genética interpoblacional. Estos hechos habrían convertido al pino piñonero, por decirlo de alguna forma, en algo similar a una 'línea pura' (Mutke et ál., 2008). Tal cataclismo genético ocurrió con toda probabilidad en fechas anteriores al Último Máximo Glacial, antes de que

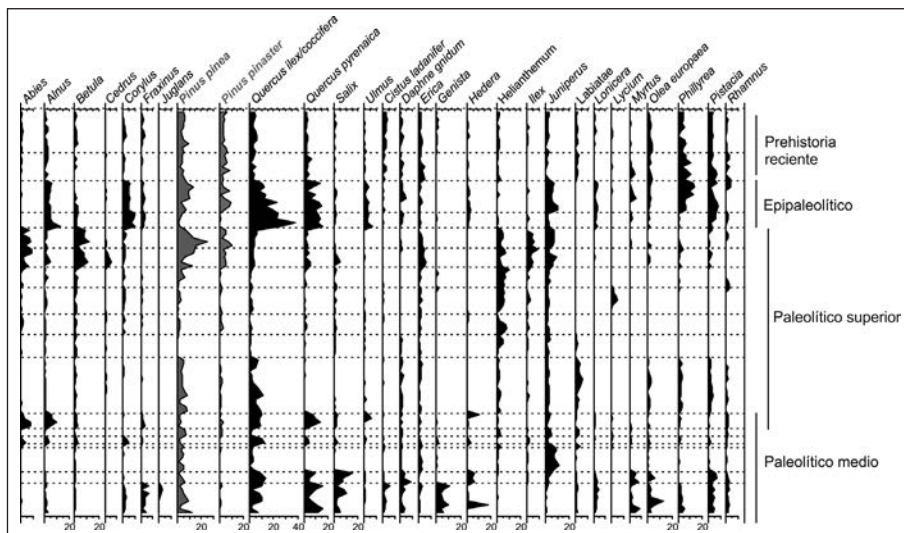


Fig. 75. Diagrama palinológico del yacimiento arqueológico de Bajondillo, en la costa de Málaga (López Sáez et ál., 2007; Cortés et ál., 2008, 2011, 2012). El pino piñonero estuvo presente en este área refugio durante los periodos fríos del Pleistoceno, junto al pino resinero. A finales del Tardiglaciario e inicios del Holoceno (final del Paleolítico Superior y Epipaleolítico), los pinares cobraron importancia gracias a la mejoría climática.

cuevas hicieron una gestión sostenible del pino piñonero, pues básicamente recolectaban sus piñas por el valor nutritivo de sus piñones, sin utilizarlo apenas como material combustible a partir de su madera (Badal, 1998, 2001).

El mantenimiento, durante miles de años, de una diversidad genética tan baja, implica necesariamente que la expansión de *Pinus pinea* tuvo que ser relativamente reciente, o que sus tasas de mutación fueron suficientemente lentas. Los primeros datos que hablan del posible cultivo del pino piñonero proceden del suroeste y este peninsular, donde se supone que esta especie empezó a ser cultivada hará unos 3 mil años (Prada et ál., 1997; Badal, 1998; Martínez García y Montero, 2004). Los piñones comenzaron a ser un producto de gran prestigio, comercializado por los fenicios y los romanos hasta puntos tan lejanos como Egipto o Inglaterra. Los estudios palinológicos y de macrorrestos del Holoceno de la península ibérica, muchos de ellos realizados en yacimientos arqueológicos, demuestran la presencia del pino piñonero a lo largo de toda su área de distribución actual e incluso en algunos enclaves del noroeste (Franco Múgica et ál., 2005; García Amorena et ál., 2007; Rubiales et ál., 2010).

Vendramin et ál. (2008) sostienen, no obstante, que la expansión del pino piñonero tuvo que producirse antes incluso de su cultivo, si se tienen en cuenta los datos paleobotánicos referidos que demuestran la supervivencia de este pino en áreas del sur de la península ibérica y sureste francés durante el Último Máximo Glacial. Las piñas y los piñones de *Pinus pinea*, en efecto, siguieron muchas de las rutas comerciales que desde el Neolítico se implantaron entre las culturas antiguas

del Mediterráneo, para las cuales esta especie siempre gozó de un gran valor económico, simbólico, cultural y espiritual. Fue un árbol sagrado dedicado a la gran madre diosa Cibeles, con un papel singular en la festividad del equinoccio de primavera (*Hilaria*) que celebraba la resurrección del amante de la diosa, Atis o Córibas, bajo la forma de este pino (Kislev, 1988; Gil, 1999, 2008).

Al hilo de lo anterior, algunos autores situaron en Anatolia (Turquía), Líbano o en la isla de Creta, el área putativa de origen del pino piñonero, suponiendo una expansión desde estas zonas por toda la Cuenca Mediterránea ligada a su cultivo por lo romanos (Mirov, 1967; Quézel, 1985); otros sugieren, en cambio, que *Pinus pinea* podría haberse distribuido de manera natural por toda la Cuenca Mediterránea (Le Maitre, 1998; Martínez García y Montero, 2004). El cómputo de datos paleobotánicos y los estudios de genética molecular en el pino piñonero vienen a demostrar que *Pinus pinea* es nativo de múltiples localidades tanto del Mediterraneo Occidental como del Oriental (Barbero et ál., 1998; Vendramin et ál., 2008; Mutke et ál., 2012). En definitiva, el pino piñonero ha sido incapaz de recuperar la diversidad genética que pudo ostentar antes de que comenzara su declive (cuello de botella), a pesar de que desde entonces hayan transcurrido miles de generaciones.

Trazar la historia biogeográfica del pino piñonero en la Sierra de Gredos es enormemente difícil, pues muchos de los estudios palinológicos realizados en estas montañas no diferencian, desde un punto de vista de su morfología polínica, las especies de pinos. En cualquier caso, como ya se vio en apartados anteriores, el pino piñonero tiene un morfotipo semejante al de *Pinus halepensis*, por lo que a menudo se citan como uno solo. No obstante, es lógico pensar que si se identifica dicho morfotipo en Gredos ha de corresponder con toda probabilidad al pino piñonero, ya que el carrasco no es una especie que medra en este territorio.

Otro problema más es que no se conoce ningún estudio paleopalinológico detallado en el área de distribución actual del pino piñonero en Gredos, por lo que el panorama se complica. Para tratar este tema debería disponerse de registros paleoambientales en el Bajo Tiétar, entre Piedralaves y Sotillo de la Adrada, que estuvieran situados a escasa cota altitudinal. Pero no es el caso. Tampoco se cuenta con registros de este tipo en la Comarca de Pinares, la otra área de distribución gredense del pino piñonero.

En definitiva, a pesar de estas limitaciones, al menos se pueden apuntar algunas tendencias gracias al estudio palinológico realizado en una turbera en la Sierra de Ojos Albos (Blanco González et ál., 2009); la cual, aun no estando directamente emplazada en el área de distribución de *Pinus pinea*, sí se encuentra lo suficientemente cerca de la Comarca de Pinares para aportar cierta información.

El registro palinológico de Ojos Albos es sumamente interesante, pues demuestra la presencia de tres especies de pinos en el oriente de la Sierra de Gredos al menos desde los inicios del siglo IV d.C. Esta sierra, entre los siglos IV y XIV d.C., estuvo poblada por formaciones mixtas de pinos serranos y robles melojos, mientras que en las zonas más bajas, particularmente hacia el sur, hacia la Comarca de

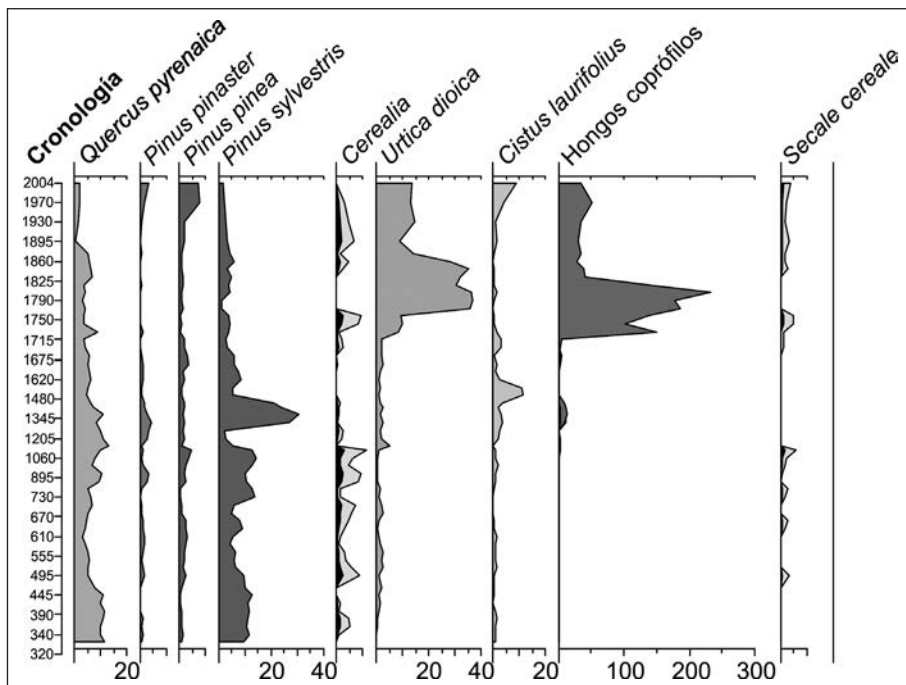


Fig. 76. Diagrama palinológico de la turbera de la Sierra de Ojos Albos (modificado de Blanco González et ál., 2009).

Pinares, se extenderían bosques de pinos mediterráneos (resineros y piñoneros). Estos pinares montanos de Ojos Albos no tendrían un buen estado de conservación, pues de hecho actividades agrícolas (versadas en el centeno y otros cereales) se detectan desde el inicio.

En la transición entre los siglos XIII y XIV, tras un notable auge alcanzado por el pinar de pino serrano, probablemente favorecido por un momento de clima más frío, se produce una deforestación brutal de estos bosques, también del roble, para irse degradando paulatinamente con el paso de los siglos hasta desaparecer en fechas actuales, pues los porcentajes de *Pinus sylvestris* a lo largo del siglo XX no alcanzan siquiera el 5%.

Las razones de este proceso deforestador son muy evidentes: inicialmente una presión pastoral pequeña pero intensiva conduciría a la retracción del pinar y el roble y al progreso de etapas seriales como los jarales laurifolios. A posteriori, durante el siglo XVIII, se produjo una actividad voraz de la cabaña ganadera, aumentando espectacularmente los hongos coprófilos y las ortigas (*Urtica dioica* es un elemento antropozógeno), retrayéndose el pinar de manera definitiva.

A parte de las circunstancias que afectaron al pino serrano, lo más reseñable del registro de Ojos Albos es que demuestra que el pino piñonero, como el resinero, ya habitaba en Gredos.

7.5. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Los modelos al pasado, realizados por Benito Garzón et ál. (2007), muestran (i) como el área de idoneidad actual de *Pinus pinea* es muy semejante a su distribución real presente, quizá con mayor importancia en el norte peninsular y en algunos puntos de la Cantábrica, así como en la Meseta Norte castellana, el Sistema Central, y el litoral suroccidental y nororiental; (ii) durante el Holoceno Medio, su área de distribución sería muy similar a la idónea actual aunque más fragmentada, con menor aparición en el suroeste y la Meseta castellana, aunque presente en todo momento en la Sierra de Gredos; (iii) en el Último Máximo Glacial su área de distribución estaría reducida a la mínima expresión en puntos aislados de la costa levantina y el litoral oriental andaluz.

Estos datos, proyectados al pasado, corroboran plenamente lo comentado en el apartado anterior de historia biogeográfica de esta especie, demostrando la existencia de áreas refugio en el Mediterráneo Occidental de las costas ibéricas durante el Pleistoceno Superior. También demuestran que el pino piñonero pudo estar distribuido, potencialmente, por amplias zonas de la Submeseta Norte e incluso el Sistema Central, donde actualmente la especie está presente en arenales interiores y berrocales graníticos que se extienden incluso a algunas poblaciones extremeñas y de la Submeseta Sur que están recogidas por el modelo en el Holoceno Medio.

Benito Garzón et ál. (2008a) han estimado un área potencial actual de *Pinus pinea* de 42 913 km², muy superior a los 2722 km² de distribución real. En escenarios climáticos futuros (A2), estiman que en el año 2020 esta especie tendrá un área de distribución de 18 772 km², en el 2050 de 9150 km² y, finalmente, en el año 2080 de 2853 km².

Un aumento de la aridez, como el previsto, posiblemente tendría un efecto muy negativo sobre especies forestales que, como el pino piñonero, tienen una

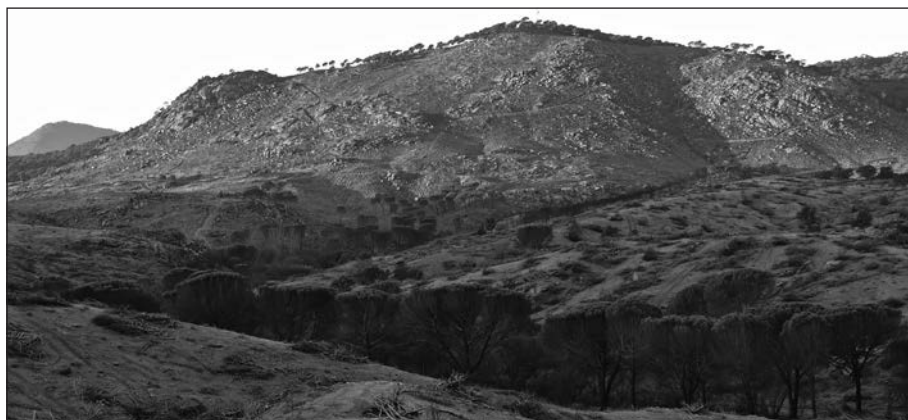


Fig. 77. Pinar de *Pinus pinea* incendiado en las cercanías de Cebreros (El Quexigal) junto al río Sotillo en agosto de 2013.

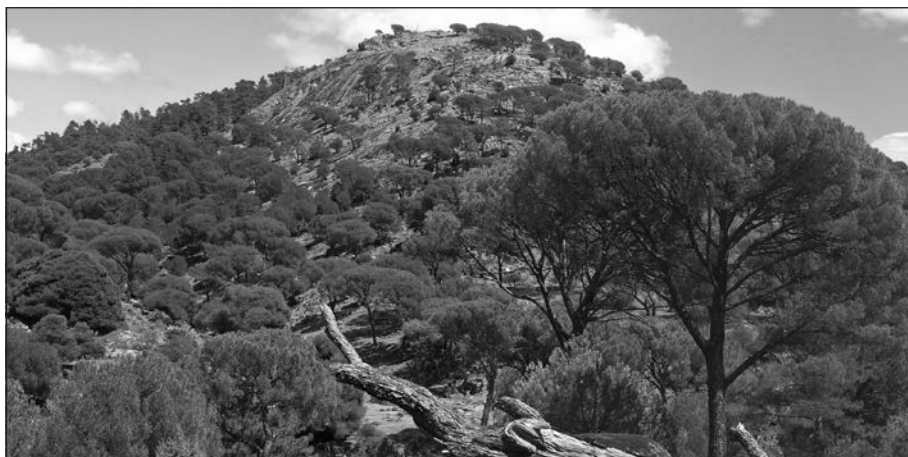


Fig. 78. Comunidades permanentes de pinos piñoneros sobre una gran laja granítica en el entorno del río Palizas, Hoyo de Pinares.

variabilidad genética bajísima. Sin embargo, gracias a su gran plasticidad fenotípica, su capacidad de adaptación la permitiría sobrevivir en los escenarios futuros (Sánchez Gómez et ál., 2009).

No obstante, la sequía futura sería especialmente virulenta no en los árboles maduros sino sobre todo en las plántulas emergidas en el otoño anterior, ya que distintos modelos realizados con esta especie demuestran una gran mortalidad de estas frente a la aridez (Manso et ál., 2014).

La supervivencia del pino piñonero a los incendios es sumamente variable, aunque los datos conocidos apuntan a que es más resistente que otros muchos pinos mediterráneos (Fernandes et ál., 2008). De alguna manera, si efectivamente el futuro nos va a traer un incremento sustancial de los incendios forestales, es probable que el pino piñonero juegue con ventaja frente a otras especies de pinos. Pero no hay que olvidar, al menos en el caso de la Sierra de Gredos, que muchos de los pinares piñoneros son hoy día zonas de recreo para un turismo que habita en los pueblos de los valles, cada vez más exigente y más incongruente en su comportamiento con la naturaleza.

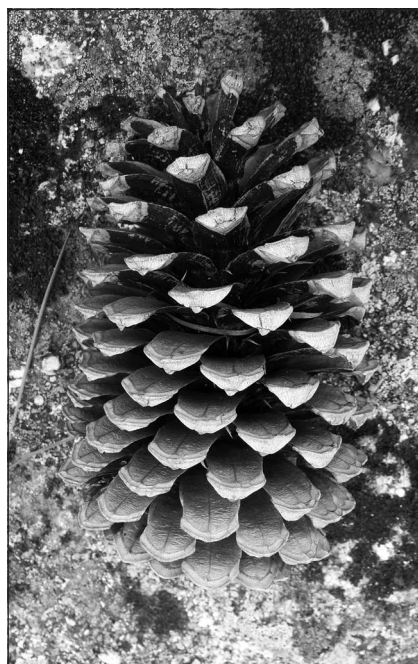


Fig. 79. Enorme piña del pino piñonero.

8. *PINUS SYLVESTRIS* L.

El pino serrano (*Pinus sylvestris*), nombre vernáculo en la Sierra de Gredos, es, sin lugar a dudas, la conífera con mayor área de distribución mundial conocida con unos 1.08 millones de hectáreas, de las cuales al menos la mitad corresponden a poblaciones aisladas (Kelly y Connolly, 2000).

8.1. DESCRIPCIÓN Y TAXONOMÍA

El pino serrano, también conocido a nivel peninsular como pino albar, pino de Valsaín, pino rojo o pino bermejo, es un árbol esbelto que puede alcanzar los 35-40 m de altura, diámetros superiores a 1 m y hasta 500-600 años de edad. Su tronco es recto y cilíndrico; aunque su porte es cónico a piramidal en los ejemplares jóvenes, con la edad va deformándose y haciéndose más asimétrico, ancho y deprimido. Las ramas son escasas y subhorizontales en la mitad inferior del tronco, más abundantes y ascendentes en la superior. La corteza del tronco es gris-verdosa al principio, y se vuelve más parduzca, corchosa y frágil a los 8-10 años de edad, cuando presenta numerosas escamas; aunque en la parte superior del tronco tiene un aspecto diferente: escamas lisas y delgadas, muy brillantes, de aspecto papiráceo y color naranja o salmón, desprendiéndose con facilidad (González Molina, 2006). Este color de su tronco es una característica distintiva de este árbol, que le dota de gran belleza ornamental en contraste con los tonos verde-azulados de su follaje.

Sus acículas son simples, rígidas, punzantes, de color verde-azulado y aparecen dispuestas en grupos de dos. Miden entre 3-6 cm de ancho y 1-2 mm de grosor. Aparecen en mayo y suelen caerse hacia el otoño, generalmente entre los 3 y 5 años. Las inflorescencias masculinas, que aparecen entre mayo y junio, forman densas espigas de 2-3 cm, de color amarillento o a veces violáceo, produciendo gran cantidad de polen. Las flores femeninas, en cambio, pueden aparecer solitarias o a menudo en pares; tienen color rojizo, de 5-6 mm de largo por 4-5 mm de ancho.

Las piñas tienen formas oblongo-cónicas, son obtusas y péndulas, sentadas o ligeramente pedunculadas, apareciendo solitarias en las ramas o por pares. Al inicio las piñas son verdes, y al madurar adquieren tonos pardos claros o ligeramente amarillentos. Miden 3-8 cm de largo por 2-3 cm de ancho. Poseen apófisis romboidales que apenas sobresalen pero que terminan en un ombligo

mocho (rara vez mucronado o punzante). Los piñones son pequeños, de apenas 3-5 mm de largo, provistos de un ala membranosa de 12-17 mm de longitud. La producción de piñas suele ser abundante aunque periódica, en intervalos de 2 a 5 años (frecuentemente 3). Las ramas del pino serrano pueden presentar piñas maduras –que dispersarán sus semillas en la siguiente temporada–, piñas en maduración, y piñas viejas que ya han dispersado las semillas. La viabilidad de las semillas es corta, por lo que la mayor parte de la germinación se produce en el primer año desde su caída, estando muy correlacionada con el diámetro del embrión y en menor medida con su longitud y la del endospermo (González Martínez y Bravo, 1999).

La descripción original del pino serrano o albar, realizada por Linneo, fue muy breve y no contenía referencia alguna a la gran variabilidad con que cuenta la especie. Taxonómicamente es una especie muy compleja, enormemente polimórfica, en la cual se han reconocido hasta 150 variedades, ecotipos o razas en su área natural de distribución, de ahí que su tratamiento taxonómico diste mucho de estar resuelto (Amaral Franco, 1986) dado que no se han realizado estudios moleculares al respecto. No obstante, como luego se comentará, los conocidos dan cuenta en todo momento de estas diferencias entre unas poblaciones y otras. En cualquier caso, ha sido y es una especie con gran importancia en las repoblaciones forestales, ampliamente extendida a lo largo de todo su rango ecológico de distribución, por lo que en muchas regiones es difícil establecer su origen natural.

Svoboda (1953) fue el primero en llevar a cabo una monografía completa de *Pinus sylvestris* mediante la descripción fenotípica y rasgos biométricos en sus bosques naturales, llegando a reconocer 35 variedades geográficas. Años más tarde, la compilación de Carlisle (1958) citaba hasta 144 denominaciones infraespecíficas diferentes. Posteriormente, Gaussen (1960), considerando otros rasgos morfológicos, reconocía solo 30 variedades; que se mantuvieron en las revisiones posteriores resumizadas por Staszkievicz (1970).

A Ruby y Wright (1976) corresponde la última revisión taxonómica profunda llevada a cabo en *Pinus sylvestris*, quienes llegan a reconocer 29 variedades y 3 razas distribuidas en 5 grupos:



Fig. 80. El pino serrano o albar (*Pinus sylvestris*) es un árbol majestuoso cuyo tronco, perlado de tonalidades anaranjadas o asalmonadas, le confiere un valor ornamental y forestal extraordinario.

- Variedades de Escandinavia: var. *lapponica* (al norte de 63ºN de latitud: Noruega, Suecia, Finlandia y probablemente Rusia), var. *septentrionalis* (latitudes 59 a 63ºN: Noruega, Suecia, Finlandia), y var. *rigensis* (sur de Suecia, Estonia, Letonia).
- Variedades del norte de Rusia y Siberia: raza ‘Noreste de Siberia’, var. *mongolica* (latitudes 50 a 55ºN en el este de Siberia y 55-60ºN en Siberia central), raza ‘Krasnoyarsk’ (al sur de la latitud 55ºN en Siberia central), var. *altaica* (montañas del Altai en el centro-sur de Siberia), var. *uralensis* (Urales), var. *rossica* (oeste de los Urales en la zona europea de Rusia). En este grupo incluyen otras variedades recogidas por Svoboda (1953), que necesitan ser estudiadas en mayor profundidad: var. *baschirica*, var. *sarmantica*, var. *scythica*, var. *kasachstanica* y var. *ucrainica*.
- Variedades centroeuropeas: var. *polonica* (Polonia), var. *hercynica* (al oeste del meridiano 15ºE: Alemania, Chequia, Eslovaquia), var. *borussica* (tierras bajas del noreste de Alemania), var. *haguenensis* (Vosgos y territorios fronterizos del oeste de Alemania, Bélgica), var. *carpatica* (al este del meridiano 15ºE, oeste de Ucrania), var. *pannonica* (Hungría), var. *vindelica* (Suiza, oeste de Austria) y var. *romanica* (Rumanía).
- Variedades británicas: var. *scotica* (cuatro pequeñas áreas de las tierras altas de Escocia), raza ‘East Anglia’ (ciertas plantaciones en Inglaterra).
- Variedades del sur de Europa y Turquía: var. *iberica* (montañas de la península ibérica), var. *nevadensis* (Sierra Nevada y Sierra de Baza), var. *aquitana* (Macizo Central francés), var. *pirenaica* (Pirineos), var. *subillyrica* (norte de Italia y sur de Suiza), var. *illyrica* (Alpes Dináricos en los Balcanes), var. *rhodopaea* (montañas del sur de Bulgaria y el norte de Grecia), y var. *armena* (Turquía, Crimea, Armenia, Georgia).

En la península ibérica se han descrito y más o menos aceptado las siguientes variedades o ecotipos (Nicolás y Gandullo, 1969; Catalán et ál., 1991): var. *catalaunica* Gaussen al este de Pirineos (Barcelona, Gerona y Lérida); var. *pyrenaica* Svob. en el centro y oeste de Pirineos (Huesca, Navarra y Zaragoza); var. *iberica* Svob. en el Sistema Ibérico, Sistema Central, Cordilleras Costeras Catalanas, Cordillera Cantábrica y norte de Portugal; y var. *nevadensis* H. Christ. en la Sierra de Baza y Sierra Nevada. Esta última, a veces es catalogada como una subespecie –subsp. *nevadensis* (H. Christ.) Rivas Mart., A. Asensi, Molero Mesa & F. Valle–. La var. *catalaunica* fue definida por Gaussen (1960), habiendo sido aceptada en *Flora Europaea* (Gaussen et ál., 1993).

8.2. DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Pinus sylvestris es una especie eurosiberiana con una amplia distribución geográfica en multitud de hábitats de Europa y Asia, cubriendo aproximadamente 135 grados de longitud geográfica y 30 de latitud (Ruby y Wright, 1976); es decir 14 mil y 2700 km de distancia respectivamente. Ocurre desde latitudes

árticas en Escandinavia (71º N en Noruega), hasta las regiones cálidas del sur de España (37º N de Sierra Nevada) y las montañas del norte de Irán; y en longitudes desde 6º O (Escocia) a 141º E en el mar de Ojotsk al este de Siberia (Boratynski, 1991).

En general habita en fitoclimas oroboreales, desde climas continentales de tipo húmedo y frío, a otros muy fríos o extremadamente fríos, pero raramente afectados por la aridez. De acuerdo a Kelly y Connolly (2000) ocuparía las zonas climáticas oceánica, suboceánica, continental, subcontinental, alpina y mediterránea, incluyendo también grandes áreas de clima moderadamente árido como la península ibérica o Turquía. En el centro y norte de Europa, en su área principal de distribución, es una especie de llanura, quedando restringida a enclaves de alta montaña en las estaciones más secas y térmicas meridionales (Barbero et ál., 1998). Al sur, su distribución queda limitada por el límite seco que marca el clima submediterráneo; por ello, en la Cuenca Mediterránea su distribución se circunscribe a emplazamientos de alta montaña, a menudo en núcleos aislados, en los cuales el pino serrano suele formar parte del límite forestal del bosque. Vive entre el nivel del mar y los 2600 m, aumentando la altitud de norte a sur (Mirov, 1967).

Como consecuencia de su amplia área de distribución, el pino serrano se ha adaptado a una gran variedad de suelos y climas; desde las montañas áridas del sur de la península ibérica y Asia Menor hasta los bosques subárticos del norte de Escandinavia y Siberia. Tal adaptación, en cuanto a sus rasgos cuantitativos se refiere (tiempo de formación de yemas, crecimiento, tamaño de semillas y resistencia a las heladas), ha seguido una distribución clinal, siendo la temperatura y la luz los parámetros más importantes (Hurne et ál., 1997; Notivol et ál., 2007; Floran et ál., 2011). Podría decirse que el pino serrano es una especie pionera que regenera fácilmente después de perturbaciones antrópicas o naturales, siempre y cuando la presión pastoral y la competencia con otras especies sean muy bajas (Mátyás et ál., 2004). Sus límites de distribución se correlacionan bien con la isoterma de -1ºC de temperatura media del mes más frío, y con la de +33ºC del más cálido (Kelly y Connolly, 2000).

El pino serrano o albar (*Pinus sylvestris*) habita en las montañas de la península ibérica, normalmente en un rango altitudinal entre 1000 y 2600 m, denotándose grandes distancias entre sus poblaciones. En España es la tercera especie forestal más abundante, cubriendo sus bosques unos 1.28 millones de ha, de las cuales un 21% son plantaciones (Mason y Alía, 2000). Es relativamente frecuente en el norte y centro peninsular (Pirineos, Cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico, Sistema Central), enrareciéndose progresivamente hacia el sur por condicionamientos de tipo climático mediterráneo (Cañellas et ál., 2000; Martínez García y Montero, 2000).

En las Béticas únicamente se conocen dos núcleos de esta especie bajo condiciones climáticas mediterráneas esteparias: Sierra Nevada y Sierra de Baza. En estas montañas andaluzas el pino serrano ocupa ciertas cumbres calcáreas del piso bioclimático oromediterráneo subhúmedo, donde sobrevive gracias al mantenimiento a nivel local de unas condiciones mínimamente óptimas para su desarrollo,

particularmente una orientación adecuada (fresca y umbrosa) y unos suelos impermeables que contrarrestan la sequedad estival de estas sierras (Olmedo, 2012). Estos enclaves béticos son indudables áreas refugio del pino serrano en su distribución más meridional europea. Habita en multitud de condiciones edáficas, siendo una especie poco exigente en cuanto a la naturaleza de los suelos donde vive: en suelos poco desarrollados, silíceos, calcáreo-dolomíticos, yesíferos, rendsinas, higroturbosos, areniscas e incluso en arenosos sedimentarios (Gil et ál., 1991; Agúndez et ál., 1992, 1994).

Desde un punto de vista biogeográfico, por tanto, los pinares serranos ibéricos se dividen en dos grupos: eurosiberianos y mediterráneos (Blanco Castro et ál., 1997).

El pino serrano requiere condiciones húmedas, siendo un pino que no resiste las sequías (Gómez y Lunt, 2007). Un ejemplo ilustrativo es el complejo mecanismo asociado a la alta mortalidad que sufre en condiciones de aridez pronunciada (Galiano et ál., 2010), o el desarrollo de traqueidas con lúmenes más anchos y paredes más gruesas para mejorar la conducción de agua y reducir los riesgos de cavitación (Martín et ál., 2010). De hecho, en las últimas décadas, en estaciones especialmente xéricas, incluso en los Pirineos, este pino ha comenzado a revertir la tendencia natural y ha crecido más de lo normal como consecuencia de la disminución de las precipitaciones asociadas al cambio climático actual (Martínez

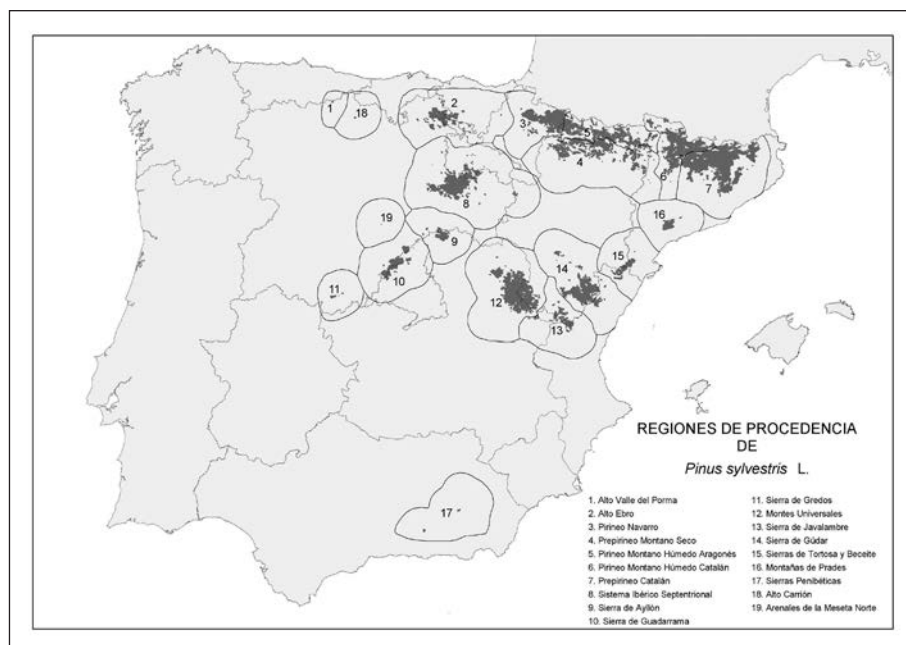


Fig. 81. Regiones de procedencia de *Pinus sylvestris* en la península Ibérica (www.magrama.gob.es). La número 11 engloba las poblaciones relictas y fragmentadas de la Sierra de Gredos.

Vilalta et ál., 2008). En paralelo, episodios de extensiva mortalidad a causa de la aridez han empezado a documentarse; lo cual se ha atribuido tanto al fallo de su sistema hidráulico (Martínez Vilalta y Piñol, 2002) —especialmente fenómenos de embolismo inducidos por sequías invernales (Peguero et ál., 2011; Voltas et ál., 2013)— como a la privación de sus reservas de carbono (Galiano et ál., 2011; Fernández de Uña et ál., 2013).

Sus poblaciones béticas, al crecer bajo condiciones abióticas extremas en el límite meridional de distribución de la especie, muestran una regeneración natural muy escasa con un elevado índice de mortalidad en los primeros años de vida (Castro et ál., 2004). Algo semejante puede afirmarse de algunas poblaciones marginales del Sistema Central (Rojo y Montero, 1996), como las gredenses meridionales. En paralelo, tal regeneración se ha visto seriamente limitada y alterada por el aprovechamiento brutal que han sufrido las masas de pinar albar a nivel peninsular (Cañellas et ál., 2000); que no solo han eliminado individuos del bosque sino que también han alterado sus condiciones naturales de luminosidad, humedad y suelo.

En cualquier caso, la regeneración del pino serrano es un proceso largo y complejo, donde los aspectos genéticos, fisiológicos, ecológicos y selvícolas tienen gran importancia (González Martínez y Bravo, 1999); sobre todo porque es el momento más crítico y está basado exclusivamente en la reproducción sexual (semillas). La competencia intra e interespecífica es un parámetro fundamental en este proceso; lo mismo que el pastoreo que lo limita someramente.

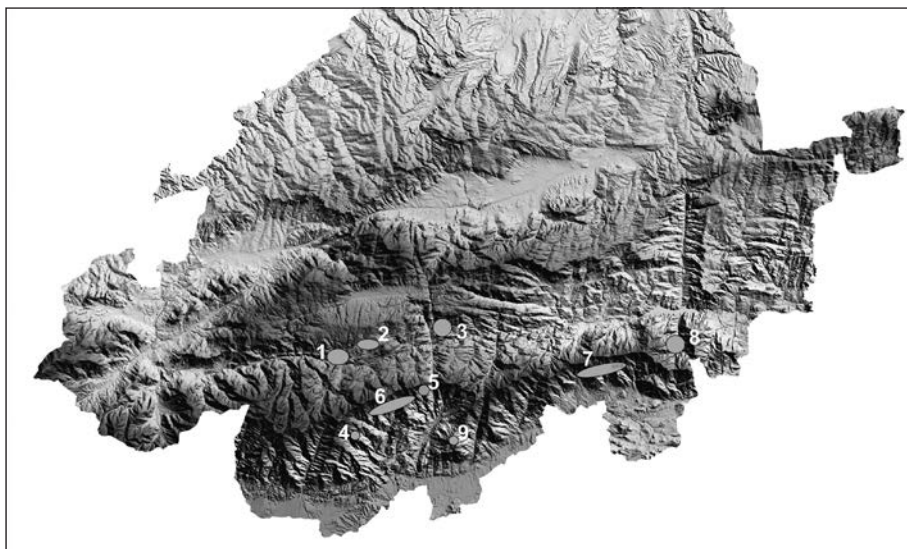


Fig. 82. Poblaciones de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Gredos. Bosques o bosquetes puros: 1, Hoyos del Espino; 2, Navarredonda; 3, Hoyocasero; 4, Chorreras de La Lancha. Bosque muy degradado fruto de los incendios: 5, La Rubía. Ejemplares aislados: 6, Sierra del Arenal; 7, Sierra del Valle; 8, valle de Iruelas; 9, La Abantera.

En la Sierra de Gredos, como en toda Castilla y León, los bosques de pino serrano se enmarcan dentro de los pinares mediterráneos (González Molina, 2006). El pino serrano aparece de manera irregular en las laderas meridionales de la Sierra de Gredos: desde la base de La Mira en Guisando y por la Sierra del Arenal hasta las inmediaciones de La Rubía en el puerto del Pico en el Macizo Central; esporádicamente por el Macizo Oriental hasta el valle de Iruelas al este. En el sur de Gredos el pino serrano aparece siempre de forma aislada, bien pequeños bosquetes o ejemplares aislados en las zonas elevadas de la sierra. Son pinos muy dañados por el paso del tiempo, los incendios, la ganadería, por la pobreza de los suelos graníticos en los que viven, a menudo añosos y varias veces centenarios. Frecuentemente buscan vaguadas más húmedas e incluso el borde de los arroyos, para limitar en cierta manera el déficit hídrico, pero sobre todo porque son los únicos reductos que quedaron a salvo de los incendios que recurrentemente han assolado estas montañas. Sin lugar a dudas, los que aún hoy subsisten lo han hecho gracias a su ubicación en enclaves muy inaccesibles. En la vertiente norte de Gredos, en cambio, ocupa unas 2 mil ha en las cuencas altas de los ríos Alberche y Tormes, donde forma notables bosques en Hoyos del Espino, Navarredonda y Hoyocasero. En la porción abulense de la Sierra de Guadarrama, el pino serrano ocupa unas 4400 ha en el entorno de los montes de Peguerinos, aunque se trata de una masa natural que ocupa una estación anormalmente seca para la especie, casi podríamos decir que en el límite de su hábitat.



Fig. 83. Pinos serranos relictos en lo alto de la Sierra del Cabezo, quizá los últimos de toda esta sierra.

El pinar de Navarredonda es uno de los escasos bosques relativamente densos y extendidos de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Gredos. Tiene una superficie de 1615 ha dentro del denominado monte de «Navahondilla, Los Llanos y Los Baldíos» perteneciente al ayuntamiento de Navarredonda de Gredos; estando inscrito en el Catálogo de Montes de Utilidad Pública con el número 98 de la provincia de Ávila desde el año 1862. Citado en diversos relatos históricos del siglo XV, a través de él transcurre una bella ruta (PR-AV-19). Situado junto al Parador Nacional de Gredos, cuyo nacimiento se debe al rey Alfonso XIII que lo ubicó aquí como punto de partida de sus jornadas de caza, es probable que se haya mantenido más o menos intacto gracias a tal protección real. Según estudios dendrocronológicos, algunos ejemplares alcanzan los 200 años (Richter, 1988; Richter et ál., 1991). Se ubica entre 1500 y 1600 m de altitud.

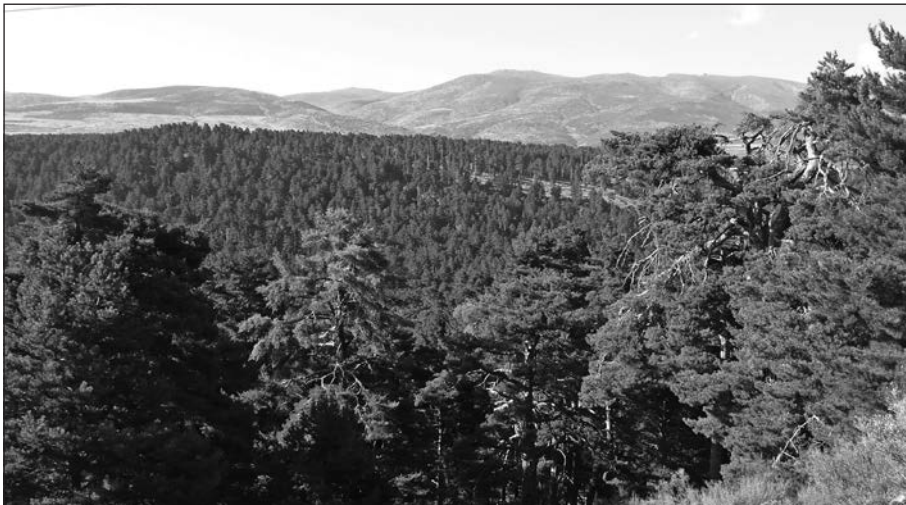


Fig. 84. Pinar de Navarredonda.

El pinar de pino serrano de Hoyocasero se extiende a una altitud media de 1300 m en unas 150 ha. Se trata de una masa pura de *Pinus sylvestris* en buen estado de conservación, aunque en algunas zonas el pino serrano se mezcla con el roble melojo. Desde un punto de vista florístico, este pinar es sumamente interesante, pues en él encuentran cobijo numerosas especies cuyo óptimo ecológico es de tipo eurosiberiano, otras típicamente mediterráneas, y, finalmente, algunos elementos ibéricos de montaña (Luceño y Vargas, 1991; Génova et ál., 2009). Entre las primeras destacan las siguientes: *Aquilegia vulgaris*, *Pulsatilla alpina* subsp. *apiifolia* (cuyos ejemplares en este bosque alcanzan tamaños desconocidos a nivel peninsular), *Convallaria majalis* (típica de los hayedos norteños peninsulares), *Anthericum liliago*, *Lilium martagon*, *Caltha palustris*, *Lychnis flos-cuculi* y *Monotropa hypopitys*. Dentro de las especies mediterráneas abundan *Polygonatum odoratum*, *Iris xiphium* y *Euphorbia nevadensis* entre otras.

En el pinar de Hoyocasero se han descrito dos especies nuevas para la ciencia como *Stemmacantha exaltata* y *Rubus hoyoqueseranus*.

Algunos ejemplares de pino serrano de este pinar cuentan con 200 años de edad (Richter, 1988; Richter et ál., 1991; Gea-Izquierdo et ál., 2015). En la actualidad este pinar se encuentra protegido en la Red de Espacios Naturales de Castilla y León y como LIC (Lugar de Importancia Comunitaria) en Red Natura 2000. Como muchos otros de Gredos, ha sido maltratado desde tiempos históricos: por un pastoreo excesivo, por talas indiscriminadas e incendios, que al final han conducido al predominio de zonas de pastizal. Díez Herrero (2001) indica, a su vez, la repoblación de ciertas áreas anexas a este pinar e incluso en el cercano puerto del Pico en los montes de El Colmenar y Orzaduro, repoblaciones estas que parecen haber tenido cierto éxito adaptativo.

En el seno de este pinar, Andrade y González-Jonte (2007) llevaron a cabo un estudio palinológico de un registro de unos 2 m, fechado en su base a principios del siglo XV d.C. En todo momento el pino serrano es el elemento mayoritario, con porcentajes siempre superiores al 60%, demostrando la naturalidad de este bosque, muchas veces puesta en entredicho, desde la Edad Media. Precisamente, a lo largo del siglo XV tuvo lugar, por toda la cuenca del río Alberche, la expansión de los cultivos de viñedo en detrimento de las masas boscosas. El pinar de Hoyocasero se libró, al parecer, de esta tendencia nociva para los bosques, pero no ocurrió lo mismo con otros tantos que probablemente, por entonces, poblaron esta comarca del norte de Gredos y de los cuales hoy no queda testigo alguno. No obstante, a lo largo de dicho siglo se generó un movimiento de protección de las masas boscosas en pos de su aprovechamiento ganadero y forestal; siendo el Concejo de Ávila quien promovió la conservación de tal riqueza evitando su paso a manos privadas (García Garcimartín, 2002). Aún así, y a pesar de las muchas ordenanzas que regularon los bosques alberchenses, durante los siglos XV y XVI las tierras de cultivo aumentaron; se quemaron, roturaron y desbrozaron muchos bosques para transformarlos en viñedos, pastos y linares; se incrementó la presión pastoral con la corta intensiva de ramas y el vareado incontrolado que impidió el desarrollo normal de los árboles; se produjeron numerosos incendios, naturales o intencionados, transformándose los montes en zonas de cultivo y pastizales; aumentó la demanda de carbón, corteza para curtir y de madera; etc. En este sentido, como señalan Andrade y González-Jonte (2007), el abuso de poder de los regidores abulenses, así como de la nobleza, permitió incumplir las normas y ordenanzas una y otra vez, roturándose y talándose bosques comunales. Fue en estos siglos, probablemente, cuando muchos pinares de pino serrano desaparecieron de la cuenca del Alberche.

Con toda seguridad, el pinar de Hoyocasero es uno de los últimos ejemplos de unos bosques, los pinares de pino serrano, que poblaron la cuenca alta del Alberche constituyendo una banda más o menos continua en el piso supramediterráneo, desde Hoyos del Espino y Navarrendonda hasta aquí, de la cual hoy solo quedan tres retazos de ellos (González Bueno y Sánchez Mata, 2007). Como veremos más tarde, estos bosques se extendieron más al oeste,

alcanzando Piedrahíta y su sierra, y probablemente también, como han demostrado los análisis palinológicos (López Sáez et ál., 2014), en las estribaciones de Las Parameras, desde la Sierra de Villafranca y La Serrota hasta la Sierra de la Paramera. Afortunadamente, el enclave botánico de Hoyocasero, único, fue protegido y conservado desde la repoblación encargada por Alfonso X el Sabio. No ocurrió lo mismo con el resto de bosques del Alberche oriental abulense que corrieron una suerte muy distinta.



Fig. 85. Pinar de Hoyocasero.



Fig. 86. Pinar de pino serrano de Hoyos del Espino.

El tercer bosque relativamente denso de pino serrano en la vertiente norte de la Sierra de Gredos se ubica en el municipio de Hoyos del Espino. Aunque los estudios paleopalinológicos han demostrado la naturalidad de estos pinares del Gredos septentrional desde hace milenios, como en el caso de Navarredonda y Hoyocasero, desafortunadamente en estas tres localidades se ha repoblado con linajes genéticos no autóctonos de pino serrano. La masa más importante de Hoyos del Espino se localiza junto al río Tormes, particularmente en el paraje del Puente del Duque, donde incluso hay algunos ejemplares monumentales de gran tamaño. Pero en general resulta difícil discernir qué zonas de este maravilloso bosque son naturales o repobladas.

En el término municipal de Guisando, en la cabecera del río Riocuevas, existe la población de pino serrano quizás más ‘auténtica’ de toda la vertiente meridional de la Sierra de Gredos. Podríamos decir que es el único bosque que aún persiste de este pino al sur de las montañas gredenses en el piso supramediterráneo. Se ubica en el paraje de las Chorreras de La Lancha o El Hoyuelo, a 1150-1200 m, dentro del Monte de Utilidad Pública n.º 10. Protegida por una gran laja granítica, esta subpoblación sigue el discurrir del río sin retirarse de él, pues de esta manera ha permanecido intacta frente a los incendios que han asolado esta comarca en los últimos años. Muchos ejemplares son varias veces centenarios y de tallas descomunales, sobrepasando de largo el metro de diámetro, como uno monumental y protegido. Como antes se dijo, en este bosque abundan pinos serranos de distintos tamaños y grosores, existiendo por tanto una buena regeneración de la masa, a pesar del inquietante peligro que suponen los circundantes pinos resineros. Algún que otro acebo (*Ilex aquifolium*) está presente, y en el entorno inmediato incluso hay salpicados algunos pinos cascalbos.

El bosque de pinos serranos de las Chorreras de La Lancha (también existe el topónimo Los Albares de La Lancha que ejemplifica la abundancia de estos pinos) es actualmente el único reducto notable de estas formaciones en el piso supramediterráneo de la vertiente meridional de Gredos. Probablemente, como se verá en un apartado posterior, su caracterización fitosociológica ha de ser la misma que los pinares situados en el mismo piso de la vertiente norte (Hoyocasero, Navarredonda, Hoyos del



Fig. 87. Magnífico ejemplar de pino serrano en las Chorreras de La Lancha.

Espino). En cualquier caso, su singularidad y excepcionalidad bien merecen un estudio fitosociológico detallado de esta formación e incluso la realización de estudios dendrocronológicos para conocer la distribución de edades de este bosque; entre otras cosas porque muestra una buena tasa de regeneración y un excelente estado de conservación.

No lejos del puerto del Pico, en el paraje denominado La Rubía o La Rubia (Cuevas del Valle), se ubica una población más o menos densa de pino serrano en el piso oromediterráneo de la Sierra de Gredos. De ella hablaremos en repetidas ocasiones, pues su caracterización florística ha permitido describir una asociación fitosociológica de estos pinares situados entre 1650 y 1800 m. Y también la citaremos como ejemplo negativo del impacto que los incendios han tenido en Gredos, particularmente en el siglo XX. Lo inquietante del pinar de La Rubía es que algunos ejemplares son centenarios, cercanos a los 300 años (Génova et ál., 2008); lo que ahonda aún más en la necesidad de su protección urgente. Apenas subsisten ejemplares aislados de lo que antaño tuvo que ser una población copiosa. En su mayoría, hoy, es un paisaje desolador de pino quemados y esqueletos.

En la Sierra del Arenal, en el extremo más oriental del Macizo Central de Gredos, tuvo que existir antaño una masa de pinos serranos relativamente copiosa, que a menor cota se mezclara con pinos cascalbos en el oromediterráneo inferior. Estos bosques se tuvieron que parecer mucho al que hoy persiste en el antes citado paraje de La Rubía. Desafortunadamente, como veremos largo y tendido a lo largo de este libro, hoy ya no existen y a lo sumo encontramos ejemplares dispersos aquí y allá, a menudo tortuosos, centenarios, bosquetes relictos de unas formaciones forestales que cayeron abatidas hace siglos por un exceso de pastoreo, por la corta de los ejemplares más emblemáticos, por los recurrentes



Fig. 88. Pinos serranos tortuosos y aislados, azotados por el viento, en Peña Horcada (Piedralaves).

incendios de estas montañas. No hablaremos en detalle de esta población de pinos serranos pues como tal no existe. De hecho, cuando describimos las poblaciones de *Pinus nigra* en esta sierra, en muchas ya constatamos la presencia esporádica de pinos serranos en las cabeceras de los arroyos de los Torneros, la Cabrilla, Majomingo y Andrinal. A ellas nos remitimos.

Lo mismo podría decirse de la situación del pino serrano en la Sierra del Valle, en el Macizo Oriental de la Sierra de Gredos. Los fuegos han acabado casi con él y su estado de conservación es altamente preocupante, pues en su mayoría encontramos ejemplares centenarios que malviven en zonas infestadas de piornos o resineros. Junto al pino cascalbo, entre Mijares y Piedralaves, el pino serrano aparece en la Sierra del Cabezo, en el Portacho de Alcarabán, en las gargantas de la Chorrera, la Serradilla, la Graja y Matavacas, así como en Peña Horcada.

No obstante, a diferencia de la Sierra del Arenal, en la del Valle aún persisten algunos bosques de pino serrano es un estado de conservación bastante aceptable, incluso en ciertas ocasiones con una densidad relativamente importante, a pesar de que en esta sierra también se han llevado a cabo repoblaciones importantes con este pino.

En Piedralaves, en la ladera oriental de la garganta Matavacas, aparece un notable bosque de *Pinus sylvestris* a 1400-1500 m en la vertiente noroccidental de Cabeza Pozo. Resulta curiosa la ubicación de este bosque, pues en el mismo cerro, pero orientado al sureste, se encuentra el ya citado bosque de cascalbos del paraje de Los Hornillos a 1360-1450 m. Se trata de una formación de pino serrano relativamente densa, copiosa en ejemplares, algunos de gran tamaño y otros más pequeños, por lo que el estado general de conservación es aceptable. Abundan los enebros rastreros y los cambriones en el sotobosque de este pinar.



Fig. 89. Pinares serranos oromediterráneos en Cabeza Pozo, Piedralaves.

En La Adrada, no lejos de las poblaciones de cascalbo que se definieron en la cabecera de los arroyos que vierten a la garganta del Charco de la Hoya, el pino serrano abunda en los parajes de El Pinarón y Pinara de la Virgen. En ambos casos lo más frecuente son ejemplares más o menos aislados, por lo general de pequeño tamaño, dentro de un gran bosque de resineros y robles melojos, generalmente cerca de los arroyos que descienden desde La Atalaya. De todas maneras, el serrano llega a ser a veces localmente abundante, acompañándose a menudo de cascalbos.

En el extremo oriental de la Sierra del Valle, bajo el cerro de Pinosequillo en Sotillo de la Adrada, aparecen algunos rodales muy interesantes de pino serrano a 1600-1650 m, en el piso oromediterráneo. Este pino, a menor cota y como ya se dijo, se mezcla con el cascalbo en los parajes de Las Trampas y Venero de las Aperturas. Dentro del mismo término municipal, en el paraje de La Balsaína se extiende un precioso y extenso pinar de *Pinus sylvestris*, en el que se intercalan a veces cascalbos, robles o resineros, y que en parte puede proceder de una repoblación.

En La Abantera (San Esteban del Valle), no lejos del Risco de la Colmena, sobreviven dos ejemplares de pino serrano. Muy cerca, junto a la turbera de la Fuente del Pino Blanco, también aparecen un par dispersos a 1400-1450 m de altitud. Esta montaña, que asemeja a una isla al sur de la cadena principal de Gredos, pudo servir de contacto entre las poblaciones orientales (Sierra del Valle) y las occidentales (Sierra del Arenal) de Gredos, de ahí que aún persistan ejemplares de estos pinos, cuyo riesgo de desaparición es enorme. Es probable que estos pinos aislados representen una antigua población más extensa (algunos topónimos, como Fuente del Pino Blanco, parecen aludir a ello) de este pino en esta pequeña elevación, pero la recurrencia de los incendios, algunos devastadores, han motivado su desaparición. Hoy sobreviven entre piornos y otros matorrales pirófilos. El registro polínico de la turbera de Fuente del Pino Blanco demuestra la importancia que tuvieron estos pinos altimontanos durante el Holoceno y cómo fueron desapareciendo progresivamente fruto de la recurrencia de los incendios (Robles López et ál., 2018).

En el valle de Iruelas, tal y como se dijo al respecto del pino cascalbo, la distribución del pino serrano es esporádica y aparece aquí y allá, bien formando pequeños rodales, bien simplemente ejemplares aislados en el seno de formaciones de melojar o pino resinero. A veces constituye rodales mixtos con el cascalbo.

Se han hecho repoblaciones con este pino en las cumbres más altas al sur del Alto del Mirlo hasta el puerto de Casillas, en ambas vertientes. En la subida a este último, así como en la senda que conduce al Pozo de la Nieve, no es raro encontrarnos con algún serrano en el horizonte. Localmente hay incluso un topónimo, La valsaína, en cuyas torrenteras hay una de las mejores poblaciones de tejo (*Taxus baccata*) de todo el Sistema Central y el único rodal más o menos puro de serranos en este valle (Molina Moreno, 1992).

A finales del siglo XIX, Laguna (1891), en su trabajo detallado de este valle, citaba la presencia dominante del pino resinero en las zonas baja y media, hasta los 1400 m, la existencia de rodales o individuos aislados de pino cascalbo en las partes media y alta, así como de pino serrano junto con este aunque normalmente a mayor altitud. Este autor, además, destaca un rodal significativo de *Pinus sylvestris* entre el puerto de Casillas y el Cerro Escusa, denominado precisamente «La Valsaína», al que antes hicimos mención.

De manera dispersa, el pino serrano abunda en el valle de Iruelas por las laderas del Escusa y en Pedro Sancho, aunque las repoblaciones de finales del siglo XX hayan aumentado su distribución.

8.3. FLORA Y VEGETACIÓN

A pesar de la importancia forestal del pino serrano en la península ibérica, la naturalidad de sus bosques ha sido puesta en entredicho durante mucho tiempo, existiendo, como con otros pinos, una enorme controversia entre posturas provenientes de la fitosociología y otras derivadas de su caracterización geobotánica. Afortunadamente, los estudios paleoambientales, tanto de tipo palinológico como de macrorrestos de esta especie, han arrojado luz sobre esta cuestión.

En los Pirineos, el pino serrano tiene su área de distribución más extensa a nivel peninsular. Se le encuentra fundamentalmente en las vertientes meridionales entre 1000 y 1700 m, aprovechando unas mayores condiciones de insolación y un clima más continental, desde Navarra al oeste hasta Ripoll en Girona al este. Huesca es la provincia que cuenta con al menos la mitad de sus poblaciones, aunque también aparece en las de Girona, Lérida, Barcelona, Navarra y el norte de la de Zaragoza. Por regla general estos pinares se asientan sobre suelos calcáreos, a menudo formando bosques mixtos con *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus uncinata*, *Quercus pubescens* e, incluso, *Q. ilex*. En la vertiente norte de estas montañas el pino serrano es mucho más escaso, y apenas aparecen ejemplares aislados salpicados entre abetales o hayedos favorecidos por los vientos húmedos y la frecuencia de nieblas procedentes del Atlántico.

Dependiendo de la altitud y el sustrato en que se encuentran estos pinares, se han descrito diversas asociaciones fitosociológicas (Rivas Martínez, 1987; Rivas Martínez et ál., 2001, 2002):

- En el piso montano, sobre sustratos básicos entre 1000 y 1700 m, se ha descrito la comunidad *Echinopartum horridi-Pinetum pyrenaicae*, de carácter xerófilo y situada en exposiciones sur. En el piso anterior y sobre los mismos sustratos, entre 1100 y 1600 m, la *Polygalo calcareae-Pinetum sylvestris* para las comunidades mesófilas de la vertiente norte.
- En el piso montano, entre 1300 y 1800 m, pero sobre sustratos ácidos, la comunidad *Veronico officinalis-Pinetum sylvestris* ocupa la vertiente sur (con carácter xerófilo), y la *Hylocomio splendentis-Pinetum catalaunicae* la norte (con carácter mesófilo).

- En el piso submontano (submediterráneo), a altitudes inferiores a los 1000 m, casi siempre sobre suelos alcalinos, no se ha descrito ninguna asociación específica para el pino serrano, sino que su presencia se ha remitido a distintas subasociaciones de robledales de *Quercus petraea*, hayedos, e incluso de fresnedas o bosques de tilo. La citada *Polygalo calcareae-Pinetum sylvestris* corresponde, en este piso, a la subasociación con pino serrano que se describió para algunos robledales pubescentes con boj.

En la Cordillera Cantábrica el pino serrano solo está presente en pequeños y localizados enclaves tanto en su vertiente meridional como en algunos puntos de la noroccidental. A menudo se los ha tratado como pinares artificiales, quizá por lo reducido de su distribución, y apenas han sido estudiados desde un punto de vista geobotánico y fitosociológico. La magnífica síntesis de estudios paleoambientales de estas montañas, realizada por López Merino (2009), demuestra sin ambigüedad que los pinares fueron parte fundamental de la vegetación de alta montaña desde el Pleistoceno Superior, siendo progresivamente sustituidos por formaciones caducifolias de quercíneas según el clima fue haciéndose más térmico al iniciarse el Holoceno, y posteriormente por hayedos cuando la actividad pastoril se incrementó notablemente (López Sáez et ál., 2006). En este sentido, en la cuenca alta del río Porma, en León, el pinar de *Pinus sylvestris* de Lillo (160 ha) es un magnífico ejemplo para ilustrar estas cuestiones. Situado entre 1300 y 1900 m, en este pinar el pino serrano convive con abedules, hayas y robles. El estudio paleopalinológico realizado en él (García Antón et ál., 1997) no deja lugar a la duda: el pino es la especie dominante en el área durante los últimos 2 mil años, junto al abedul, y únicamente en fechas recientes empieza a degradarse y a tomar preponderancia el haya al aumentar la actividad antrópica. Este estudio no es sino uno más de los muchos que ilustran hoy la importancia que tuvieron los pinares en la Cordillera Cantábrica durante todo el Holoceno (Costa et ál., 1990; García Antón et ál., 1995, 2011; Franco Múgica et ál., 2001). A pesar de lo anterior, este pinar de Lillo ha sido considerado habitualmente como una formación paraclimática del hayedo, habiéndosele otorgado la categoría de subasociación de este.

En el Sistema Ibérico, las poblaciones de pino serrano se distribuyen en distintas montañas: i) en el norte de la provincia de Burgos y Álava sobre substratos calcáreos; ii) al norte del Sistema Ibérico sobre litologías ácidas en las provincias de Burgos, Soria y La Rioja; iii) al sur del Sistema Ibérico, ya sea en el valle alto del Tajo sobre rocas calcáreas o areniscas en la Sierra de Albarracín (provincias de Cuenca, Guadalajara y Teruel), en las sierras de Gúdar y Javalambre (Maestrazgo de Teruel) y Peñagolosa (Castellón) en rocas calcáreas y areniscas, o, finalmente, en ciertas montañas de Levante o de la Cordillera Costero Catalana (por ejemplo en los Puertos de Beceite entre Castellón y Tarragona) sobre substratos siempre calcáreos, salvo en la Sierra de Prades donde aparece sobre areniscas.

- Los pinares serranos situados en Álava y Burgos constituyen la franja más septentrional de distribución de este pino en el ámbito del Sistema Ibérico,

situándose entre 600/700 y 1100 m de altitud. A pesar de ser considerados pinares naturales, incluso climáticos, de momento no se ha definido ninguna asociación fitosociológica para ellos, especialmente porque muchos autores les otorgan un carácter serial fruto de su expansión vía el pastoreo o las actividades humanas (Catón Santarén y Uribe-Echevarría, 1980; Aseguinolaza et ál., 1989).

- Los pinares situados al norte del Sistema Ibérico, siempre en litologías ácidas, aparecen entre 1000 y 1900 m. Su interpretación geobotánica y fitosociológica ha estado llena de numerosas discrepancias: unos los consideran naturales solo entre 1700 y 1900 m; otros mantienen un área potencial de estos pinares alcanzando cotas más bajas de hasta 1200 m. Los primeros sostienen que la expansión del pino serrano hacia altitudes menores estuvo mediatizada por las actividades antrópicas, concediéndoles a estos bosques un carácter pseudoclimático al invadir el área natural de formaciones caducifolias (López Gómez, 1955); aunque hay quien considera incluso que estos pinares a menor cota proceden de repoblaciones muy antiguas (Navarro, 1986; Loidi et ál., 1997a, 1997b). Actualmente, solo los pinares oromediterráneos (1750-1850 m) de esta área tienen algún tipo de consideración fitosociológica como la asociación *Vaccinio myrtilli-Pinetum ibericae* (Rivas Martínez et ál., 2001, 2002). Sea como fuere, los estudios paleopalinológicos realizados en estas comarcas septentrionales del Sistema Ibérico demuestran con claridad que el pino serrano formó densos bosques en estas montañas desde hace casi 20 mil años, siendo siempre la especie dominante tanto en el oromediterráneo como en altitudes comprendidas entre 1200 y 1000 m (Peñalba 1989, 1994; Peñalba et ál., 1997; López Merino et ál., 2008). Algunos autores, no obstante, aceptan, excepcionalmente, que los pinares serranos supramediterráneos pueden ser considerados ‘naturales’ a semejanza de los existentes en la Sierra de Guadarrama, particularmente los situados en estaciones más continentales u orografías más pronunciadas, concediendo, a algunas poblaciones de la Sierra de Urbión, la asociación *Galio rotundifolii-Pinetum pyrenaicae* (Loidi et ál., 1997a, 1997b; Rivas Martínez et ál., 2002).
- En cuanto a los pinares de *Pinus sylvestris* situados al sur del Sistema Ibérico, su interpretación geobotánica y fitosociológica también ha sufrido numerosos avatares, en particular por lo amplia que resulta esta zona geográfica entre la Serranía de Cuenca al sur y las montañas catalanas costeras al norte. Para las sierras de Gúdar y Javalambre se ha descrito la asociación *Junipero sabinae-Pinetum ibericae* del piso oromediterráneo, que se encontraría también en la Serranía de Cuenca (entre la Sierra de San Felipe y los Montes Universales) y en la transición entre el Maestrazgo turolense y el castellonense de Peñagolosa (Rivas Martínez, 1987; Rivas Martínez et ál., 2001, 2002). En el piso supramediterráneo de las anteriores comarcas, sobre suelos silíceos del Maestrazgo y los Montes Universales, se cita la asociación *Calluno-Pinetum ibericae* (Rivas Martínez et ál., 2002).

Finalmente, para la comarca de los puertos de Tortosa y Beceite, la comunidad supramediterránea, entre 1100-1200 m, de gayubas y pino serrano (*Arctostaphylo crassifoliae*-*Pinetum catalaunicae*).

En las Sierras Béticas, como se dijo, actualmente solo persisten dos pequeñas manchas de pino serrano en Sierra Nevada y Sierra de Baza, en ambos casos sobre substratos calcáreos, para las cuales se ha descrito la asociación *Daphno hispanicae*-*Pinetum nevadensis* para las comunidades situadas hacia los 1700 m de altitud en el piso oromediterráneo. Esta comunidad también pudo ocupar algunas localidades acidófilas en el pasado, como bien han demostrado varios estudios paleopalinológicos (Pons y Reille, 1988), pero actualmente el pino serrano está ausente de ellas.

En el ámbito conjunto del Sistema Central se han descrito seis comunidades fitosociológicas dominadas por *Pinus sylvestris* (López Sáez et ál., 2013). En la Sierra de Guadarrama, entre 1630 y 1920 m de altitud (Navacerrada, Navafría, Canencia), sobre suelos silíceos, fue descrita la asociación *Avenello ibericae*-*Pinetum ibericae* (Rivas Martínez et ál., 2001, 2002) en macrobioclimas orotemplados submediterráneos, húmedos a hiperhúmedos. En esta misma sierra, las comunidades xerotermófilas y mesófilas de pino albar del piso supramediterráneo se asignan a la asociación *Pteridio aquilini*-*Pinetum ibericae* descrita por los autores anteriores; formaciones estas que probablemente han sido extendidas por la acción antrópica.

En la Sierra de Ayllón, los pinares albares suprasubmediterráneos y orosubmediterráneos subcontinentales húmedos a hiperhúmedos corresponden a la asociación *Erico aragonensis*-*Pinetum ibericae*, desarrollada entre 1520 y 1800 m de altitud en suelos silíceos del piso oromediterráneo, en la que suelen faltar leguminosas arbustivas a diferencia de sus correspondientes guadarrámicos y gredenses, y en cambio abundan especies de Ericaceae (*Erica arborea*, *E. australis*, *Arctostaphylos uva-ursi*) (De la Cruz y Peinado, 1996).

Finalmente, en la Sierra de Pela se ha descrito la asociación *Ononido aragonensis*-*Pinetum ibericae*, que representa los bosques semicontinentales subhúmedos y basófilos de pino serrano del Sistema Central entre 1370 y 1445 m de altitud.

En la Sierra de Gredos, de momento, se han reconocido dos comunidades forestales dominadas por el pino serrano (Sánchez Mata, 2015):

La primera, *Echinosparto barnadesii*-*Pinetum ibericae*, fue propuesta hace unos pocos años (López Sáez et ál., 2013), representando los bosques gredenses de *Pinus sylvestris* var. *iberica* orotemplados y submediterráneos, de enclaves hiperhúmedos sobre suelos tipo ránker (xerófilos), a cotas altitudinales entre 1635 a 1770 m. Esta comunidad se ubica, desde un punto de vista biogeográfico, en la Subprovincia Carpetano-Leonesa. Se diferencian de su homónima de la Sierra de Guadarrama por la presencia de ciertos endemismos occidentales como *Echinospartum barnadesii* y *Festuca merinoi* (Sánchez Mata, 1999), y la ausencia de ciertas especies fundamentalmente orientales tales como *Juniperus*

communis subsp. *hemisphaerica* y *Festuca braun-blanquetii*. Los únicos inventarios disponibles para esta asociación gredense procedían de la zona del puerto del Pico, más en concreto del denominado paraje de La Rubía donde aparecen acantonados pequeños bosquetes, ya que en el resto de la vertiente meridional de la Sierra de Gredos el pino serrano, como se dijo, aparece a menudo en forma de ejemplares aislados (Génova et ál., 1992; López Sáez y López García, 1994; López Leiva et ál., 2009). No obstante, en fechas recientes, López Sáez et ál. (2016c) han aportado nuevos inventarios de esta asociación en la Sierra del Valle, concretamente en Cabezo Pozo (Piedralaves) y cerro de Pinosequillo (Sotillo de la Adrada); lo que viene a demostrar que estos pinares serranos del piso oromediterráneo medio tienen mayor extensión en la Sierra de Gredos de lo hasta ahora documentado. En el piso oromediterráneo inferior, los mismos autores han descrito la subasociación *pinesotum salzmannii*, a la que ya hicimos referencia al hablar de *Pinus nigra*.

Estos pinares de *Pinus sylvestris* del piso oromediterráneo medio, en la Sierra de Gredos, desde un punto de vista florístico se caracterizan por el dominio del pino así como de una cohorte de elementos arbustivos tales como *Cytisus oromediterraneus*, *C. striatus* subsp. *eriocarpus*, *Echinopartum barnadesii*, *Juniperus communis* subsp. *alpina* o *Erica arborea*, a la que acompañan algunas herbáceas como *Avenella iberica*, el citado aunque escaso cerrillo (*Festuca merinoi*), *F. gredensis*, *Luzula lactea*, *Agrostis castellana*, etc. Las representaciones gredenses de esta comunidad son extremadamente escasas, resumidas exclusivamente a la zona alta del puerto del Pico y algunos enclaves de la Sierra del Valle. Es probable que hacia la Sierra del Arenal, e incluso a la del Valle, esta comunidad tuviera hace milenios mucha importancia; pero como luego se verá, al hablar de la historia biogeográfica de este pino, tales poblaciones desaparecieron en fechas relativamente frecuentes fruto de una ingente actividad ganadera e incendios.

En el piso supramediterráneo superior de la Sierra de Gredos se ha definido una segunda comunidad para los pinares serranos, la denominada *Festuco merinoi-Pinetum ibericae* (López Sáez et ál., 2013, 2016c) que se desarrolla en ambientes húmedos. De momento, los inventarios disponibles proceden tanto de la vertiente norte de Gredos (Hoyocasero, Hoyos del Espino y Navarredonda) entre 1320 y 1570 m de altitud, como de la sur (Pinara de la Virgen en La Adrada, La Abantera en San Esteban del Valle, Chorreras de La Lancha en Guisando) entre 1170 y 1420 m. Florísticamente, en esta comunidad es muy abundante el ya citado cerrillo y otros endemismos occidentales como *Centaurea amblensis*, *Ornithogalum concinnum* y *Genista cinerascens* (= *Genista cinerea* subsp. *cinerascens*), y una densa cobertura arbustiva de *Cytisus scoparius* y *Genista florida*. Se trataría de bosques igualmente con carácter relictos, presentes en ambas vertientes de Gredos, que en el caso de la subpoblación de las Chorreras de La Lancha aparecen a una cota altitudinal extrañamente baja, aunque protegidos en el seno de un arroyo de montaña resguardado al amparo de un enorme batolito y lajas graníticas.



Fig. 90. Pinar serrano de La Rubia, junto al puerto del Pico. El cambrión (*Echinopartum barnadesii*) define esta comunidad orotemplada.



Fig. 91. El cerrillo, una gramínea de porte elevado, es frecuente en el pinar de *Pinus sylvestris* de La Rubia.



Fig. 92. *Pulsatilla alpina* subsp. *apiifolia* en flor bajo el dosel del pinar serrano de Hoyocasero.



Fig. 93. Fruto de *Pulsatilla alpina* subsp. *apiifolia*.



Fig. 94. El pinar de pino serrano del paraje conocido como Chorreras de La Lancha es un magnífico bosque que cuenta con numerosos ejemplares centenarios, alguno de ellos protegido, con una gran regeneración natural y un estado de conservación bastante bueno.

8.4. HISTORIA BIOGEOGRÁFICA

Pinus sylvestris es una especie de pino considerada relictica del Terciario (Mirov, 1967), con una historia evolutiva realmente compleja relacionada tanto con áreas refugio dispersas, en distintos puntos de Europa, como con la expansión posterior a partir de ellas (Birks, 1989; Willis y van Andel, 2004); habiendo sufrido numerosos cambios altitudinales y longitudinales durante el Pleistoceno ligados a los ciclos glaciares-interglaciares (Matías y Jump, 2012).

La conjunción de estudios palinológicos y macro-megarrestos fósiles muestra cómo el área de distribución del pino serrano empezó a expandirse hará unos 16 mil años en el centro y sur de Europa, cuando las condiciones climáticas fueron más favorables tras el Último Máximo Glacial, alcanzando los Alpes occidentales y el sur de Francia antes de catorce mil años, cubriendo todo el centro de Europa entre la fecha anterior y los 12 500 años, llegando al sur de Escandinavia entre 11 700-10 000 años atrás, a Escocia hace 9900 años, y completando su máxima distribución hará 8 mil años (Willis et ál., 1998; Cheddadi et ál., 2006; Matías y Jump, 2012). A posteriori, se produjo una retracción progresiva de sus poblaciones más meridionales (penínsulas ibérica e itálica), como consecuencia del progresivo calentamiento del Holoceno, culminando esta hará unos 3000 años en directa correlación con el incremento de la actividad antrópica.

En la península ibérica, la presencia de *Pinus sylvestris* es esporádica durante el Pleniglacial (25-15 mil años) al norte del paralelo 40°N, habiéndose documentado restos antracológicos de esta especie en la Región Eurosiberiana de la zona cantábrica (Altamira, Buxu) y en Cataluña (L'Arbreda) a baja altitud; mientras que al sur del paralelo 40°N su presencia es constante, junto a *Pinus nigra*, en todos los yacimientos portugueses estudiados así como en Levante y en las costas andaluzas (Figueiral y Terral, 2002; Figueiral y Carcaillet, 2005; Badal et ál., 2012a, 2012b), generalmente a altitudes inferiores a 500 m. En el Mediterráneo, los restos de pino serrano pueden datarse incluso en fechas anteriores, 43 mil años atrás.

Si se compara la distribución actual, tanto de *Pinus sylvestris* como de *P. nigra*, con respecto a estas localizaciones a tan baja altitud que estos pinos tuvieron durante el máximo glacial, resulta evidente que por entonces los pisos bioclimáticos actuales no se situaban de igual manera, sino que estos se habían desplazado aproximadamente unos 1000 m en altitud, implicando a su vez un descenso de la temperatura de unos 10°C (Badal et ál., 2012b). Hace 45-15 mil años, las zonas más cercanas a la costa mediterránea, tanto en Levante como en Andalucía, albergaban condiciones climáticas semejantes a las del actual piso supra-oromediterráneo; mientras que una banda geográfica, con condiciones más térmicas y mesomediterráneas, se extendería por las costas andaluzas, donde como ya se señaló se han identificado áreas refugio para pinos más termófilos como *Pinus pinea*.

Los primeros estudios filogeográficos, basados en la dinámica poblacional espacio-temporal y en la estructura de marcadores del ADN, mostraron que los refugios glaciares más importantes para *Pinus sylvestris* se encontraban en los Alpes, Balcanes y la península ibérica (Bennett et ál., 1991). Posteriormente, Sinclair et

ál. (1999) reportaron tres mitotipos (haplotipos o linajes genéticos) principales en su estudio del genoma mitocondrial en toda Europa, todos ellos presentes en poblaciones de la península ibérica. La gran diversidad observada en las poblaciones ibéricas les permitió sugerir este ámbito peninsular como el centro original de diversidad, ya que el resto de poblaciones europeas apenas mostraban una escasa o nula diversidad en su mtADN.

En un estudio posterior, Soranzo et ál. (2000), con los mismos marcadores mitocondriales, obtenían conclusiones parecidas, sugiriendo que el pino serrano sobrevivió en la península ibérica durante las glaciaciones pleistocenas, pero lo más probable es que estas poblaciones no contribuyeran a la colonización post-glacial del centro y norte de Europa, de las que diferían sustancialmente, por lo que las poblaciones septentrionales tendrían un origen común más reciente. Estas evidencias sugieren, igualmente, una fuerte subestructura de la variabilidad genética del mtADN en la península ibérica, que coincide con las variedades (o subespecies) reconocidas, particularmente con la distinción de las poblaciones meridionales de las montañas andaluzas que se individualizan muy bien del resto de poblaciones ibéricas.

El análisis de once isoenzimas polimórficas permitió a Prus-Glowacki et ál. (2003) diferenciar dos grupos heterogéneos pero distintivos entre las poblaciones ibéricas de pino serrano. El primero correspondería a las masas situadas en el noreste (Pirineo aragonés y catalán, sierras de Gúdar y Albarracín, Cordillera Cantábrica) de la península ibérica; y el segundo a las de la zona centro-occidental (sierras de Urbión, Guadarrama y Gredos; más las de Baza pero notablemente distintas). La existencia de ciertos alelos exclusivos de estas poblaciones ibéricas les llevó a admitir, como otros autores antes (Prus-Glowacki y Stephan, 1994), que estas no participaron en la colonización del resto de Europa tras las glaciaciones pleistocenas, sino que representan una reserva genética muy antigua del Terciario; muy diferente, por ejemplo, de las poblaciones de la var. *aquitana* del Macizo Central francés. En su estudio analizaron las poblaciones gredenses de pino serrano de Navarredonda de Gredos, las cuales mostraron un índice de heterocigosidad muy elevado.

La diversidad genética entre estos dos grupos coincide también con las variedades descritas, confirmando lo apuntado por Sinclair et ál. (1999) y Soranzo et ál. (2000), quienes también documentaron estos dos *pools* genéticos en las poblaciones ibéricas de pino serrano.

La combinación de estudios genéticos (mtADN) y paleobotánicos permitió a Cheddadi et ál. (2006) localizar dispersas áreas de refugio potencial para *Pinus sylvestris*, durante el Último Máximo Glacial, entre 40°N y 50°N en Europa. La existencia de macrofósiles de pino albar les llevó a ubicar estos refugios en las penínsulas ibérica e itálica, en la parte nororiental de los Alpes, y en las llanuras de Hungría y el área del Danubio. A partir de datos polínicos, corroborados con los citados macrofósiles, dibujaron la dinámica temporal de sus bosques:

- Tras el Último Máximo Glacial, antes de 14 mil años, estos pinares se distribuían por el sur de Europa, recolonizando el oeste de los Alpes y el sur de Francia;

- entre 14-12.5 mil años, habrían migrado hacia Europa Central, y siguiendo la retirada de los hielos se habrían establecido a ambos lados del mar Báltico;
- el advenimiento de una fase fría, el Dryas reciente, entre 12.5-11.5 mil años, frenó la expansión de los pinares hacia el norte y este de Europa;
- el inicio del Holoceno, hace 11.5 mil años, supuso un nuevo momento de expansión hasta ocupar, hará unos 8 mil años, su actual distribución europea.

Gracias a los marcadores mitocondriales, dichos autores distinguieron tres mitotipos, dos restringidos al norte de España e Italia, y un tercero dominando el área general de distribución de la especie. Concluyeron, en definitiva, que la distribución de tales haplotipos es consistente con la hipótesis de un origen común y reciente de las poblaciones del norte de Europa citada antes, que parece ser corroborada además por el registro paleobotánico.

Naydenov et ál. (2007), usando también mtADN, confirmaron que la contribución de los linajes ancestrales, como los ibéricos, a la distribución actual de *Pinus sylvestris*, fue asimétrica; y que los endemismos existentes (a nivel varietal) reflejan la existencia de grandes barreras geográficas a la migración de este pino y, por ende, de su componente genética. En su estudio identificaron cuatro mitotipos de mtADN, siendo la Región Mediterránea la más variada al contar con tres de ellos: i) el mitotipo AA es el más cosmopolita, pues está presente en casi todas las poblaciones analizadas; ii) el mitotipo CA es exclusivo de Asia Menor, de los Alpes Pónticos de Turquía; iii) el mitotipo AB parece estar fijado en algunas poblaciones de alta montaña de la península ibérica, aunque también se observó como una rara variante en algunas poblaciones de los Balcanes; iv) la distribución del mitotipo BA fue del todo inesperada, ya que se distribuye ampliamente por las tierras bajas de latitudes medias a septentrionales del este de Europa, prevaleciendo en la región Báltica pero siendo frecuente en Rusia al oeste de los Urales y alcanzando Siberia.

La distribución general de estos 4 mitotipos muestra una gran zona compuesta de poblaciones con una mezcla variable de los mitotipos AA y BA, sobre todo en el centro y noreste de Europa. Sus resultados sugieren una historia biogeográfica más compleja de lo inicialmente supuesto, con los ya citados refugios glaciares en las penínsulas del sur de Europa y en Asia Menor, pero también con poblaciones genéticamente diferentes en el norte de Europa.

Estos hipotéticos refugios de latitudes medias y septentrionales podrían haber contribuido significativamente a la recolonización del norte europeo, posiblemente gracias a adaptaciones genéticas distintivas durante su vicarianza glacial. Una reseña importante de su trabajo es que afirman que las poblaciones levantinas y catalanas de *Pinus sylvestris* probablemente quedaron aisladas durante las glaciaciones, pues son muy distintas del resto de poblaciones peninsulares, por lo que no contribuyeron a la recolonización de Europa.

Pyhäjärvi et ál. (2008), continuando el estudio anterior, descubrieron dos nuevos mitotipos de mtADN, uno restringido a las poblaciones turcas de *Pinus*

sylvestris, y otro exclusivo de las de Europa Central, Oriental y Septentrional. La inexistencia de este segundo mitotipo, en las penínsulas mediterráneas del sur de Europa, les llevó a sostener que los pinares albares existieron fuera de ellas durante el Último Máximo Glacial, en poblaciones más septentrionales desde las cuales pudieron expandirse con posterioridad. Es decir, que la historia biogeográfica de *Pinus sylvestris*, como la de otras especies cuya distribución fundamental ocurre en latitudes más al norte, no ha sido la típica seguida por muchos árboles que se expandieron a partir de sus poblaciones meridionales, sino que en el caso del pino serrano lo hizo a partir de refugios ya existentes en latitudes más altas (Savolainen et ál., 2011).

En cualquier caso, la fuerte adaptación local que muestran algunas de estas poblaciones septentrionales de pino serrano contrasta sobremanera con la falta de una clara diferenciación interpoblacional cuando la estructura genética ha sido analizada mediante marcadores moleculares neutros (Wang et ál., 1991; Karhu et ál., 1996; Dvornyk et ál., 2002; García-Gil et ál., 2003).

Una conclusión evidente de estos datos es que las poblaciones septentrionales de pino serrano, a diferencia de las meridionales, no encontraron barreras geográficas para su migración, y que la única selección fue la impuesta por las condiciones paleoambientales que delimitaron su distribución en el norte de Europa (Savolainen et ál., 2011).

Finalmente, Prus-Glowacki et ál. (2012), mediante el estudio de diez isoenzimas polimórficas en 51 poblaciones europeas de pino serrano, tanto en su área general de distribución como en enclaves aislados y marginales, vuelven a señalar la fuerte estructuración existente. La riqueza genética más alta (número de alelos por locus), de nuevo, la registraron en la península ibérica, seguida de las poblaciones de Escocia y los Balcanes. La variabilidad genética interpoblacional fue mucho más alta en aquellas poblaciones aisladas y marginales que en el área continua de distribución de la especie. Los niveles de heterocigosidad más elevados también se documentaron en las poblaciones ibéricas, mientras que el flujo genético fue mayor en el seno del área general de distribución. Clasificaron las poblaciones de pino serrano en cinco grupos según sus similitudes genéticas: el primero correspondiente al área general de distribución, otros dos presentes exclusivamente en España, y los dos restantes pertenecientes a Escocia y los Balcanes. Como en trabajos antes citados, concluyeron que las poblaciones ibéricas no contribuyeron nada a la colonización de Europa por parte de *Pinus sylvestris* después de la última glaciación, pues cuentan con alelos raros no presentes en otras poblaciones europeas. A su vez, confirmaron que la migración de las poblaciones desde su refugio en los Balcanes hacia el centro y el oeste de Europa ha tenido un efecto significativo en las reservas genéticas actuales de las poblaciones de pino serrano en su área continua de distribución.

Resumiendo, es cierto que la península ibérica quedó a salvo de la gran masa de hielo que ocupó la mayor parte de Europa Central y Septentrional durante el Último Máximo Glacial (25-15 mil años atrás); y que muchas especies, de flora y fauna, llegaron a refugiarse en ella huyendo de las duras condiciones climáticas

que reinaban en las latitudes más altas europeas (Ray y Adams, 2001; Gómez y Lunt, 2007). En la península ibérica muchos taxones templados encontraron cobijo, se adaptaron, a menudo sufrieron procesos de especiación, y posteriormente migraron hacia el norte según los hielos se iban retirando y la temperatura comenzaba a subir progresivamente a partir del Holoceno (González Sampériz et ál., 2010). Este no fue el caso de *Pinus sylvestris*.

Los datos conocidos confirman que poblaciones de *Pinus sylvestris* sobrevivieron en diversos refugios de la península ibérica (Béticas, Sistema Central, Pirineos) durante el Último Máximo Glacial, donde se quedaron como relictas y han llegado hasta nuestros días, pero apenas o nada contribuyeron a la recolonización hacia latitudes más altas del resto de Europa (Florian et ál., 2011). La existencia de grandes barreras geográficas, como los Pirineos, los Alpes o los Apeninos, ciertamente limitaron la expansión hacia el norte de las poblaciones meridionales de pino serrano emplazadas en las penínsulas mediterráneas (Cheddadi et ál., 2006; Labra et ál., 2006; Prus-Glowacki et ál., 2003, 2012).

La enorme variabilidad de las poblaciones ibéricas, con muchos rasgos morfológicos y moleculares distintivos entre ellas, pudo obedecer, en el seno de la propia península ibérica, a la existencia también de determinadas barreras geográficas que limitaron el flujo genético entre estas poblaciones hoy tan distantes. No solo la enorme diversidad orográfica del conjunto peninsular pudo ejercer este efecto barrera, sino también la existencia de áreas extremadamente áridas y muy amplias, como el valle del Ebro, nada favorables a la expansión del pino serrano (Alfía et ál., 2001), ni tampoco a la de otros pinos como *Pinus uncinata* que también presenta una distribución disyunta entre los Pirineos y el Sistema Ibérico septentrional (Dzialuk et ál., 2009). El progresivo aislamiento de las poblaciones ibéricas en su áreas refugio ha sido el motor no solo de sus notables diferencias genéticas sino también de su diferenciación fenotípica (Jasińska et ál., 2014) a partir de su adaptación a las condiciones locales en sus refugios aislados (Rubiales et ál., 2010).

Las poblaciones de pino albar septentrionales (norte de Europa) derivan de otros reductos relictos que se acantonaron allí mismo durante el Último Máximo Glacial, resistieron y posteriormente se expandieron dando lugar a las poblaciones actuales siguiendo el típico modelo de expansión-retracción (Cheddadi et ál., 2006). La veracidad de estos datos se basa, precisamente, en que los estudios genéticos se han realizado con marcadores moleculares mitocondriales (mtADN), que son heredados vía materna, es decir por las semillas –cuya dispersión es limitada y el flujo genético derivado de ellas también–, de ahí que la diferenciación genética antes expuesta, entre las poblaciones meridionales y septentrionales de pino albar, solo puede responder a la existencia de refugios diferentes para esta especie en el norte y sur de Europa (Naydenov et ál., 2007).

Que las poblaciones septentrionales muestren poca variabilidad entre ellas (muy inferior, por ejemplo, a la de las meridionales), se puede deber a dos causas: i) su expansión reciente, durante el Holoceno, que habría limitado su diferenciación; ii) la existencia de cuellos de botella, es decir de eventos relacionados con

un descenso poblacional drástico, que incluso pudo llevar a la especie al límite de su extinción en el norte, y que a menudo se asocian a una pérdida de diversidad genética en las generaciones posteriores al seleccionarse selectivamente aquellos caracteres relacionados con su supervivencia y que normalmente se convierten en los mayoritarios genéticamente hablando. Las poblaciones meridionales, como las ibéricas, cuya expansión ocurrió mucho antes, inmediatamente después del Último Máximo Glacial, albergan una mayor diversidad genética. Las poblaciones de pino serrano del este de Europa y Siberia, en cambio, contribuyeron notablemente a la estructura genética de las actuales poblaciones centroeuropeas a lo largo del área general de distribución de la especie (Naydenov et ál., 2007; Pyhäjärvi et ál. (2008), a las cual pudieron contribuir también los reductos situados en los Balcanes (Prus-Glowacki et ál., 2012).

La retracción de los bosques de pino serrano en la península ibérica comenzó aproximadamente hace 7 mil años en el sur y con posterioridad en el resto del territorio, normalmente ligada a dos procesos: de un lado, el calentamiento progresivo del clima según avanzaba el Holoceno; de otro, la creciente antropización de los ecosistemas de alta montaña que redujeron estos bosques.

En cuanto a las poblaciones de pino serrano de Gredos, durante mucho tiempo se ha mantenido la idea de que todas ellas procedían de repoblaciones. Pero como ya se ha visto, en los párrafos anteriores, actualmente queda claro que no es así, por lo que hay que descartar categóricamente el argumento de «repoblaciones antiguas» para interpretar, desde un punto de vista geobotánico, los pinares serranos gredenses (Martínez García, 2002).

De hecho, la primera referencia histórica a estos pinares, en Gredos, es del año 1405, cuando en Piedrahíta se constata la preocupación creciente de su población ante el deterioro de estos bosques fruto de una explotación intensiva y extensiva, y de los efectos nocivos de los incendios. Años más tarde, en 1417, otro documento relata, con suficiente exactitud, los pueblos y la cantidad de madera que debían llevar a la villa de Piedrahíta, de la cual dependían administrativamente. No obstante, entre los siglos XIV a XVI hay legajos detallados que nombran expresamente a Hoyos del Collado, Hoyos del Espino, Navarredonda y San Martín del Pimpollar como municipios propietarios de pinares, relacionándose la extensión de cada uno de ellos, su ubicación exacta y sus lindes, algunas de las cuales aún se conservan (Luis López, 1987a, 1987b). En concreto, del ya citado pinar de Hoyocasero, Mancebo et ál. (1993) recopilan algunas citas históricas que hablan de él al menos desde el siglo XII; mientras que Portabales Pichel (1952) detalla las gestiones realizadas por los técnicos de la Corona en 1568 para comprobar la calidad maderable de este pinar y su posible compra para la construcción del Monasterio de El Escorial. En las ordenanzas de La Adrada, de 1500, también se hace un inventario detallado de las dehesas del concejo y se regulan específicamente las masas de pino serrano presentes en los parajes del Buitraguillo de Piedralaves (Piedralaves), Buhera y Matarrecia (Luis López, 1993). No obstante, es probable que estas últimas estuvieran haciendo mención al pino piñonero, pues es muchas zonas de Ávila y Segovia se llama pino albar a *Pinus pinea* (Génova et ál., 2009).

Una costumbre muy arraigada en Gredos hace años era la de dar a los mozos que se iban a casar (más tarde si iban al servicio militar) un pino para ayudar en su boda (Ser Quijano, 1998). Esta se conoce al menos desde 1488 y se ha mantenido tal cual hasta finales del siglo XX. Muchos pinos centenarios cayeron abatidos fruto de ello.

Volviendo al documento de Piedrahíta, fechado el 22 de noviembre de 1405 (Luis López, 1987b), lo más reseñable de él es que nos habla de un pinar que por entonces existía y que actualmente ha desaparecido. En tales fechas ya se albergaba que su destrucción era inminente, como así fue. En particular, dicho documento se refiere al pinar de Piedrahíta incluido en el monte de Fozaduro, que en realidad pertenecía al municipio de San Martín del Pimpollar y fue explotado hasta su extenuación durante el siglo XV. Luis López (1987a) lo menciona, afirmando que este monte poseía grandes parcelas pobladas de pinos serranos, que fueron destruidas por diversos incendios ocurridos a lo largo del siglo XVI, desapareciendo estos bosques del todo a finales de dicho siglo.

Laguna (1870), en sus trabajos para la Comisión de la Flora Forestal Española, también nos citaba que en el camino entre Lanzahíta y Mombeltrán encontró «algunos ejemplares» de *Pinus sylvestris*. Su ruta pasaba directamente por La Abantera, donde como antes vimos aún persisten algunos ejemplares de pino serrano aislados entre piornos y pinos resineros. El mismo autor también nos hablaba de un ‘pinar’ en la subida desde Zapardiel de la Ribera, a orillas del Tormes, hasta el circo de Cinco Lagunas. Lo curioso de su apreciación es que citaba «escasos pinos serranos» que no bosques, una situación muy semejante a la actual a finales del siglo XIX.

En definitiva, dos son las asociaciones fitosociológicas que representan a los pinares de pino serrano en Gredos, tal y como se vió antes; es decir, dos son los tipos de bosque contituidos por este pino: unos, supramediterráneos, fundamentalmente en la vertiente norte (Hoyocasero, Navarredonda, Hoyos del Espino) y puntualmente en la sur (Guisando); otros, oromediterráneos, mucho más abundantes en el pasado por las sierras del Valle y el Arenal, actualmente restringidos a un pequeño bosque en La Rubía, no lejos del puerto del Pico, y algún rodal más en la Sierra del Valle. En estos segundos, el pino cascalbo (*Pinus nigra*) tuvo que jugar un papel fundamental en algunos lugares entremezclándose con el serrano en las cotas más bajas del piso oromediterráneo. Es probable que si se estudian estas formaciones en detalle, alguna consideración fitosocioecológica pueda ser tenida en cuenta como novedad coyuntural.

Ahora bien, olvidándonos por un momento de lo que hoy conocemos, los documentos citados antes vienen a poner sobre la mesa una cuestión que no habíamos abordado: esta es la potencial presencia de estos pinares en otros territorios gredenses donde la especie actualmente está ausente. Lo comentado para Piedrahíta es un buen ejemplo; pero bien podríamos plantearnos la misma cuestión para aquellos territorios oromediterráneos de la vertiente norte del Macizo Central; o para las alineaciones montañosas septentrionales de Las Parameras y la Sierra de Ávila de las cuales aún no se ha hablado; o, incluso, qué ocurrió en el

Macizo Occidental de la Sierra de Gredos. Para poder responder a esta problemática, en buena lógica debemos acudir al registro paleoambiental, particularmente al paleopalinológico, al ser este el que nos puede facilitar datos precisos sobre la historia biogeográfica del pino serrano en las montañas de Gredos en el pasado, discerniendo si hubo o no pinares de pino serrano en los territorios antes comentados; y, de haberlos habido, cuáles fueron las razones de su desaparición posterior y en qué momento se produjo esta. En este sentido, la recopilación realizada por López Sáez et ál. (2014) supone un punto de partida para esta discusión, al haber sintetizado la historia de la vegetación de todo el Sistema Central, incluido Gredos, durante los últimos 9 milenios.

En el periodo cronológico comprendido entre, aproximadamente, 11 mil y 6500 años atrás, las zonas más elevadas de la Sierra de Béjar (Macizo Occidental de Gredos) contaban con un paisaje relativamente abierto de pastizales de gramineas y enebros rastreros, en el cual la presencia de abedules y posiblemente pinos serranos se limitaba a ocurrencias esporádicas. Así se constata en los registros polínicos de La Covatilla (1980 m) y Presa del Duque (1600 m). A más baja altitud (1440 m en el registro de garganta del Trampal), en cambio, el paisaje estaba dominado por bosques de abedules y pinos (10-20%), apareciendo también elementos mesófilos como robles e incluso carpe (*Carpinus betulus*), favorecidos por un clima húmedo. Sea como fuere, queda claro por tanto que en los inicios del Holoceno el pino serrano estaba presente en el occidente de Gredos, fundamentalmente en el piso supramediterráneo y esporádicamente en el oromediterráneo, aunque por entonces la situación de dichos pisos no sería la misma que en la actualidad.

En el Macizo Central de Gredos, así como en Las Parameras, en el mismo marco temporal, a diferencia del oeste se confirma el desarrollo de un imponente bosque de pinos (> 50%) en las zonas más elevadas por encima de los 1400 m (registros de Hoyos del Espino y Garganta del Villar); mientras a cotas más bajas (< 1100 m) dicho pinar se sigue documentando aunque ya empiezan a cobrar importancia robles, adebules, fresnos y acebos (registros de Baterna y Riatas en pleno Valle Amblés).

Entre 6500 y 2000 años atrás, los pinares siguen dominando las zonas más elevadas de la Sierra de Gredos, tanto en Occidente (Béjar) como en su porción central. En el Macizo Central de Gredos, los registros polínicos de Los Conventos (1680 m), Cuerda del Cervunal (1840 m) y Hoyos del Espino (1450 m), demuestran la importancia que por entonces tuvo el pinar en estas montañas (50-80%), ocupando no solo el potencial piso supramediterráneo sino lo que hoy sería también el oromediterráneo, en algunos enclaves del Alto Gredos actualmente habitados por piornos y cervunales. Porcentajes similares se repiten en Narrillos del Rebollar, en la Sierra de Ávila, por lo que es factible pensar que la alineación más septentrional de las sierras de Gredos también estuvo poblada de pinos en el Holoceno Medio y Reciente. En Béjar, como en los milenios anteriores, el pinar se extendería mayoritariamente a menor cota (garganta del Trampal, dehesa de Navamuño 1480 m), y esporádicamente a mayor altitud (La Covatilla, El Quemal-Candelario 1840 m).

Es en este segundo marco cronológico cuando la antropización de los ecosistemas se incrementa notablemente, sobre todo durante la Edad del Cobre o Calcolítico (III milenio a.C: 5-4 mil años atrás), desarrollándose las actividades productivas (agricultura y ganadería) en su máxima expresión, comenzando un proceso continuo de deforestación del pinar altimontano que prácticamente se ha conducido hasta nuestros días. Este proceso es muy evidente en el conjunto de las sierras de Gredos en dicho milenio, pero con mayor intensidad hará unos 4200 años. A partir de este momento el pinar pierde su protagonismo, siendo los pastizales gramínicos, los brezales y piornales, pero sobre todo las comunidades antrópicas, las que ocupan su lugar.

En resumen, respondiendo a las cuestiones que antes se plantearon, los registros palinológicos de las sierras de Gredos demuestran, sin lugar a dudas, que todas las zonas de media y alta montaña, por encima de los 1400 m, estuvieron pobladas por pinares, posiblemente por pinos serranos y en algunas zonas incluso por pinos cascalbos. También demuestran que no solo fue la cadena principal de la Sierra de Gredos la que acaparó las principales masas de pino, sino que estas

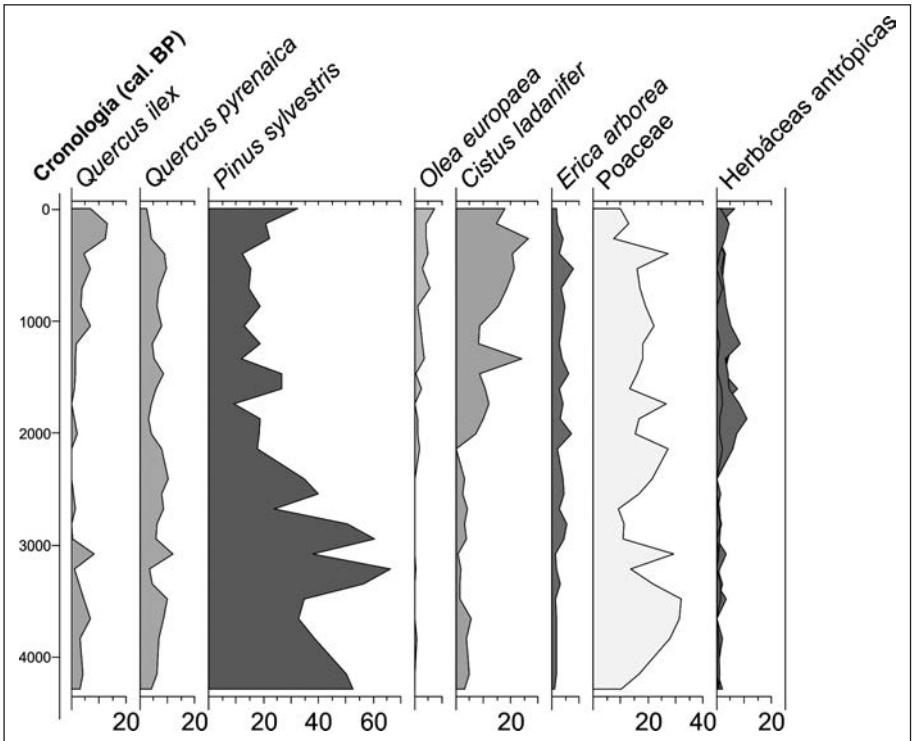


Fig. 95. Secuencia palinológica de la turbera de Narrillos del Rebollar (López Sáez et ál., 2009a). Este registro de la Sierra de Ávila demuestra cómo un denso pinar de pino serrano pobló la alineación más septentrional de las sierras de Gredos entre 4 y 3 mil años atrás; degradándose hace 2 mil años cuando las actividades productivas alcanzaron su auge.

se extendían por igual en Las Parameras y en la Sierra de Ávila. Y a lo largo de Gredos, desde el Macizo Oriental al Occidental, incluyendo las grandes cumbres del Central, los pinares representaron el paisaje más característico de los primeros siete milenios del Holoceno, entre 11 y 4 mil años atrás. Ciertamente, no obstante, que los pinares se extendían fundamentalmente entre 1400 y 1900 m, pues a cotas más elevadas su presencia empezaba a ser esporádica. Pero incluso en algunas zonas, como pudo ocurrir en el Valle Amblés, bajaron en altitud para instalarse sobre los 1000 m.



Fig. 96. Calzada romana del puerto del Pico.

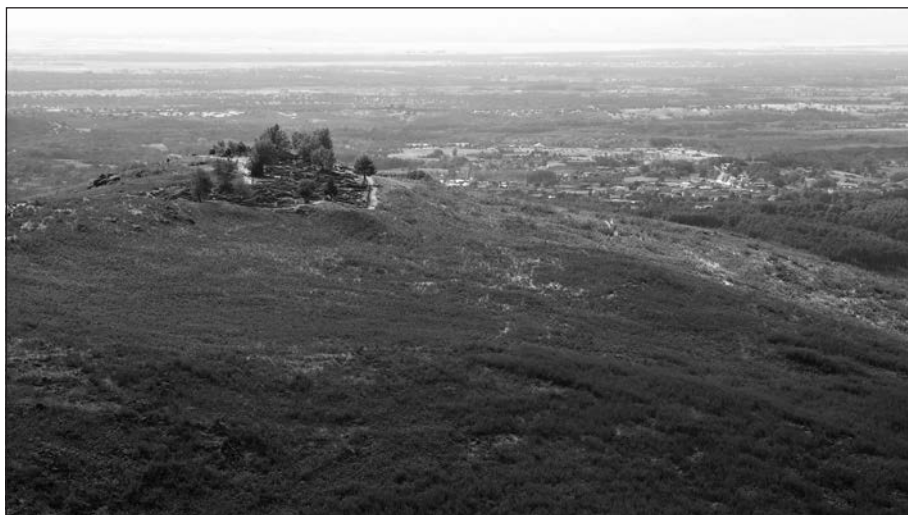
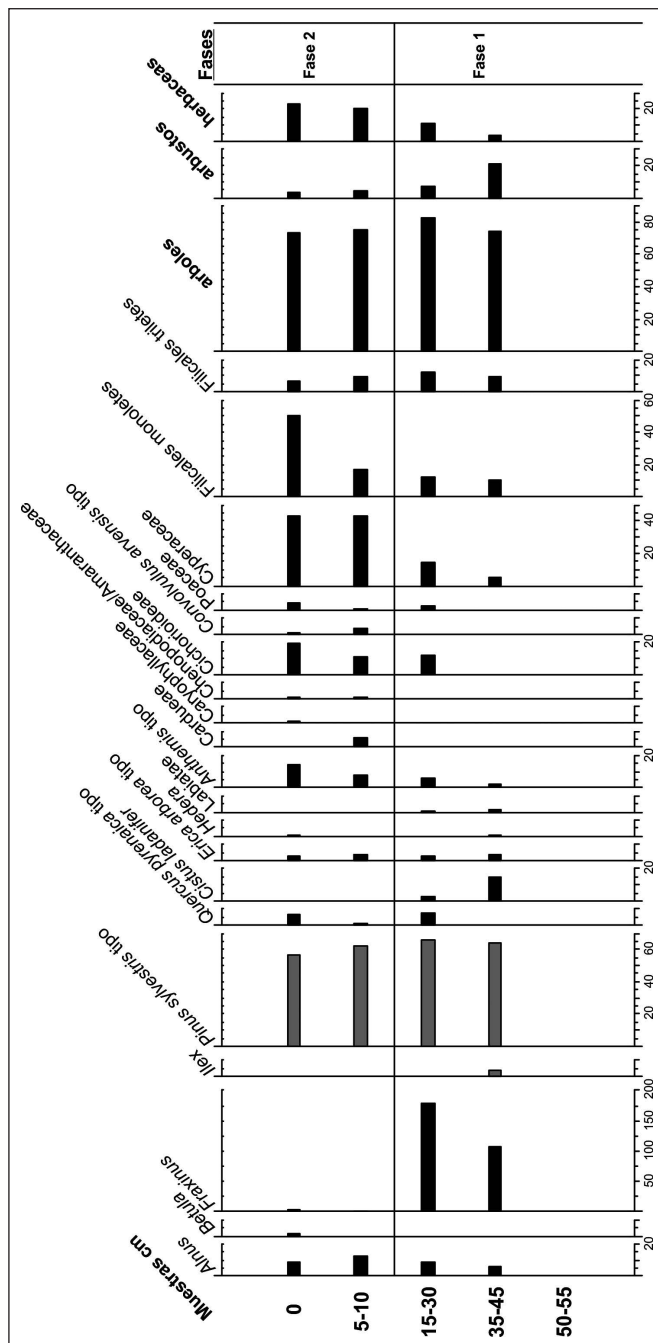


Fig. 97. Yacimiento arqueológico de El Raso de Candeleda (castro prerromano).



8.5. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Con el cambio climático que se prevee para el futuro, se ha hipotetizado que *Pinus sylvestris* reducirá sensiblemente su rango de distribución en la península ibérica, siendo probablemente desplazado a mayor altitud por taxones más tolerantes a las sequías como las especies de *Quercus* (Ruiz-Labourdette et ál., 2012). Benito Garzón et ál. (2006, 2008a, 2008b) han estimado un área potencial actual de *Pinus sylvestris* de 32 288 km², frente a los 8254 km² de distribución real. En escenarios climáticos futuros (A2), estiman que en el año 2020 esta especie ocupará 21 629 km², en el 2050 unos 3907 km² y, finalmente, en el año 2080 cerca de 926 km². Por su parte, García López y Allué (2010) estiman un área fitoclimática potencial presente de 84 447 km² frente a los 12 691 km² del año 2050. Las diferencias de estimación entre ambos trabajos son el resultado de diferentes técnicas para reconstruir escenarios futuros; por ejemplo, el escenario A2 es el más pesimista de todos, de ahí que normalmente produzca estimaciones a la baja. En cualquier caso, ambas estimaciones se asemejan en su tendencia temporal: como en el caso del pino cascalbo, la reducción progresiva del área de distribución ibérica del pino serrano será muy fuerte durante el siglo XXI. Estos hechos serán especialmente evidentes en la mitad meridional de España (montañas Béticas), donde el pino serrano prácticamente podría desaparecer, pero también en una parte muy importante del Sistema Central que incluiría por tanto las poblaciones gredenses. De hecho, algunos síntomas de este proceso de decaimiento progresivo ya empiezan a vislumbrarse en ciertas poblaciones béticas, las cuales están sufriendo severas defoliaciones (Navarro et ál., 2007; Sánchez Salguero et ál., 2012) como respuesta a un balance hídrico negativo (Martínez Vilalta et ál., 2012a).

Aunque aún no se conozca a ciencia cierta el mecanismo fisiológico implicado en la muerte del pino serrano ante condiciones de sequía, resulta evidente que su mortalidad debe ir asociada, de alguna manera, a la interacción entre aspectos hidráulicos y la economía del carbono, así como entre estos y variados factores bióticos (Martínez Vilalta et ál., 2012a). *Pinus sylvestris* es una especie isohídrica, es decir, con un control estomático muy estricto de la transpiración (Irvine et ál., 1998; Poyatos et ál., 2007), de ahí que frente al calentamiento futuro previsto es sencillo predecir el rápido consumo de sus reservas de carbohidratos, agotando los árboles y produciendo su muerte por inanición (Martínez Vilalta et ál., 2012a). Al elevarse la temperatura y producirse sequías prolongadas e intensas, como se prevee, la transpiración tenderá a reducirse drásticamente a cero, y los árboles se alimentarán básicamente de las reservas acumuladas. No obstante, estas tendencias no pueden generalizarse y dependerán del genotipo y de la plasticidad de cada población e incluso de cada individuo en el seno de esta (Martínez Vilalta et ál., 2008).

A tal respecto, Benito Garzón et ál. (2011) señalan algunas limitaciones de los modelos de distribución potencial de especies, ya que estos no suelen tener en cuenta la variabilidad genética intraespecífica y la plasticidad genotípica, pues asumen que las especies, independientemente de la población de procedencia,

responderán homogéneamente a los cambios climáticos del futuro a lo largo de su área de distribución. La inclusión de estos parámetros en los ejercicios de modelización puede alterar significativamente los modelos de distribución potencial futuros (Savolainen et ál., 2004, 2011). Teniendo en cuenta estas premisas, dichos autores hipotetizan que las poblaciones ibéricas meridionales de *Pinus sylvestris* tendrán una tasa de supervivencia relativamente alta desplazándose hacia territorios septentrionales, sugiriendo una preadaptación de estas poblaciones a climas más cálidos como los que se preveen en los escenarios climáticos futuros. En cambio, las poblaciones actuales situadas en el norte peninsular, como las del Sistema Ibérico, serán las que sufran una disminución más drástica al estar adaptadas a climas fríos y no contar con fenotipos de adaptación frente al incremento de la temperatura supuesto. Keenan et ál. (2011) señalan que las predicciones pesimistas de la situación futura del pino serrano en la península ibérica, según los datos antes expuestos, en cierta manera podrían estar sobreestimadas al basarse en un único modelo predictivo de nicho ecológico y no tener en cuenta el posible efecto fertilizador del incremento en CO₂, que aumentaría la productividad de los bosques a pesar del potencial estrés hídrico.

En el caso de la Sierra de Gredos, una de las regiones de procedencia del pino serrano (Catalán et ál., 1991), resulta evidente que las escasas poblaciones que aún hoy perviven en su vertiente meridional están muy bien adaptadas a las duras condiciones de continentalidad y xericidad que impone la alta montaña. Si en el futuro el clima se hace más térmico y árido, es factible pensar que su preadaptación las permitiría migrar hacia el norte buscando condiciones más favorables, o incluso en altitud elevando el límite superior del bosque. Las poblaciones septentrionales de Hoyos del Espino, Hoyocasero y Navarredonda, según lo anterior, podrían migrar hacia el sur buscando cotas altitudinales más altas en la propia Sierra de Gredos.

Sin embargo, Benito Garzón et ál. (2008a) señalan, precisamente, que la drástica y rápida reducción del área de distribución del pino serrano se deberá sobre todo a la falta de áreas con suficiente altitud para que este pino encuentre su hábitat más favorable, salvo quizá en las zonas más elevadas de los Pirineos y la Cordillera Cantábrica. García López y Allué (2010) afirman que actualmente muchas masas de pino serrano encuentran hábitats idóneos hacia los 1200 m o más de altitud, mientras que en el escenario futuro del año 2050 estarán situadas por encima de 1500 m, encontrándose el rango de máxima idoneidad fitoclimática actual entre 1500-1800 m y en el futuro a 1900-2300 m. Es decir, que hacia los 1800 m la futura área de distribución será más idónea para el pino serrano que la actual. De hecho, Benito Garzón et ál. (2008b) sitúan en el año 2080 el momento en que tal proceso migratorio hacia cotas más elevadas será más evidente, hasta tal punto que por entonces la especie habrá desaparecido de casi el 99% de su área actual, migrando las poblaciones restantes en altitud.

Resulta sorprendente que los distintos modelos de distribución futura del pino serrano predican una extensión potencial de sus poblaciones en ciertas áreas elevadas de la Cordillera Cantábrica, donde no debemos olvidar que actualmente



Fig. 99. Ejemplar aislado de pino serrano en Hoyos de Miguel Muñoz; testimonio mudo y solitario de lo que fueron unos densos bosques hoy desaparecidos.

apenas está presente en pequeños enclaves residuales en el alto valle del Porma y el Alto Ebro (Catalán et ál., 1991). No obstante, existen muchos indicios paleobotánicos que demuestran que la desaparición progresiva del pino serrano en estas montañas es relativamente reciente, durante el Holoceno Medio y Reciente, como consecuencia de la antropización, el pastoreo y el uso indiscriminado del fuego (Costa et ál., 1990; Rubiales et ál., 2010). Una dinámica semejante se ha producido en las poblaciones relictas gredenses aunque ya en fechas post-medievales (López Sáez et ál., 2009b, 2016b).

Atendiendo a lo anterior, los pinos serranos de la vertiente meridional de Gredos pocas posibilidades tendrían de migrar a cotas más altas para sobrevivir ante el eminente calentamiento del clima. Sí podrían hacerlo los situados en la vertiente norte (Hoyos del Espino, Hoyocasero y Navarredonda). También cabría la posibilidad de que los pinares serranos gredenses fueran desplazados hacia cotas más bajas como al parecer ocurrirá con otras poblaciones peninsulares, pero en el caso de Gredos esta es una posibilidad poco factible pues no solo entrarían en competencia directa con las quercíneas (melojares e incluso encinares en el piso supramediterráneo), sino también con otros pinos como el pino resinero (*Pinus pinaster*) cuya plasticidad fenotípica y capacidad adaptativa son más altas que en el serrano (Chambel et ál., 2007), especialmente frente a la mayor incidencia de los incendios prevista para el futuro (Fernandes et ál., 2008).

En cualquier caso, es poco probable que este pino, como los otros de Gredos, tenga el tiempo suficiente para migrar con rapidez al mismo ritmo que el cambio climático acelerado se está produciendo. En el caso de *Pinus sylvestris* se ha estimado que algunas poblaciones apenas conseguirían desplazarse unos 200 metros al año (Robledo Arancio y Gil, 2005), lo cual no parece suficiente para permitir a este pino colonizar territorios más al norte frente al cambio climático. Dado que la

capacidad de migración a partir de las semillas es limitada sobre el terreno, la evolución genética interpoblacional, mediada por la dispersión del polen, podría ser un mecanismo evolutivo adicional para hacer frente al cambio climático; no obstante, este tipo de respuesta es probable que sea muy lenta (Savolainen et ál., 2004).

Teniendo en cuenta que el pino serrano es una especie adaptada a climas fríos y húmedos, podríamos preguntarnos hasta qué punto una especie como esta, con una enorme variabilidad genética en las poblaciones ibéricas, mucho mayor que la de cualquier otro pino, podría tener mejor capacidad adaptativa frente a las condiciones que impone el clima mediterráneo y al calentamiento progresivo. Evidentemente, los escenarios futuros antes descritos presentan un panorama nada halagüeño para este pino, que prácticamente desaparecerá de amplias áreas peninsulares.

Considerando que las poblaciones actuales de pino serrano de la península ibérica siguen un patrón de distribución muy característico en 'islas' montañosas aisladas desde hace milenios, sería esperable que entre ellas se denotara una sustancial diferenciación genética, así como una mayor similitud genética entre las poblaciones situadas en un mismo macizo montañoso que respecto a otras de otras montañas. Sin embargo, este no es el caso del pino serrano (López de Heredia et ál., 2005). Robledo Arnuncio et ál. (2004, 2005), analizando cpSSR de poblaciones de la Submeseta Norte y las montañas periféricas, han mostrado como la diferenciación genética interpoblacional es muy baja, y que las escasas diferencias existentes se producen más en el seno de un propio macizo montañoso que en la comparativa entre ellos. Las relaciones genealógicas que establecen demuestran cómo las poblaciones de pino serrano que habitan en distintos sistemas montañosos pero que comparten un mismo valle y orientación son genéticamente más cercanas que aquéllas que crecen en la misma montaña pero en vertientes diferentes. En este sentido, los valles habrían actuado como corredores genéticos naturales para el intercambio de genes a lo largo de la historia entre poblaciones que pueden estar relativamente distantes (López de Heredia et ál., 2005). Estos datos concuerdan sobremanera con el registro palinológico de la Submeseta Norte (Franco Múgica et ál., 2001, 2005), el cual demuestra la persistencia multimilenaria de pinares serranos.

Lo apuntado antes es especialmente significativo en el caso de la Sierra de Gredos, sobre la cual Robledo Arnuncio et ál. (2004, 2005) indican que la población de pino serrano analizada por ellos en Navarredonda es claramente distintiva del resto de la Submeseta Norte. Esta se encuentra actualmente aislada, junto a la masa de Hoyos del Espino (menos de 2 km de distancia), en un punto intermedio entre la vertiente septentrional de Gredos y Las Parameras, distante más de 50 km de las segovianas de la Tierra de Pinares (Cuéllar), pero a menos de 10 km de los bosquetes aislados de pino serrano que sobreviven en la vertiente meridional de Gredos. Sería aconsejable contrastar la hipótesis anterior, comparando genéticamente las poblaciones del norte y sur de Gredos, pues si las diferencias entre ellas son significativas esto supondría replantearse las estrategias de conservación de estas masas y particularmente los intercambios entre unas y otras a fin de asegurar su patrimonio genético, su capacidad adaptativa local, y su persistencia a largo plazo.

Otro hecho que se está empezando a confirmar, como consecuencia del calentamiento climático, es el aumento del crecimiento radial de *Pinus sylvestris* (Martínez Vilalta et ál., 2012a), posiblemente por el efecto fertilizador de una mayor concentración de CO₂ y nitrógeno de origen antrópico. Bogino et ál. (2009b) han puesto de manifiesto que dicho crecimiento está, a su vez, relacionado con la edad de cada árbol; por ejemplo, los árboles de mayor edad muestran menor resiliencia ante un episodio de sequía extrema (Martínez Vilalta et ál., 2012b). Estas circunstancias, de producirse en los pinos serranos de Gredos, son extremadamente peligrosas, pues la mayoría de ejemplares de la vertiente meridional son individuos muy longevos que se encontrarían fuertemente amenazados.

A pesar de que tradicionalmente los bosques de pino serrano españoles no se han visto muy afectados por los incendios, nada que ver con la situación de los pinos mediterráneos, es cierto que si el régimen de incendios se incrementa en el futuro al final acabarán sucumbiendo a los efectos devastadores del fuego. De hecho, el 32% de las poblaciones españolas de pino serrano se consideran vulnerables a los incendios desde un punto de vista climático, porcentaje que aumentaría hasta el 66% en un escenario de calentamiento progresivo como el previsto (Vilà et ál., 2012).

En la Sierra de Gredos, cuyos pinares serranos entrarían en la categoría de pinares mediterráneos (González Molina, 2006), posiblemente a diferencia del resto del territorio peninsular, las masas de pino serrano sí se han visto muy afectadas por el fuego debido a la explotación de los pastos de alta montaña por las cabañas ganaderas durante los dos últimos milenios (López Sáez et ál., 2014). Si la situación prevista ya es de por sí alarmante para el conjunto de bosques peninsulares, más lo es aún en unos bosques, los gredenses, cuya relación con los incendios viene de largo.

El diagrama palinológico del puerto del Pico es un magnífico ejemplo de cómo los incendios forestales y la presión pastoral afectaron a los pinares altimontanos de pino serrano. En esta secuencia paleoambiental, el porcentaje de *Pinus sylvestris* es mínimo en todo momento, reflejando desde hace unos 1300 años la delicada situación de los bosques de pino serrano en esta zona de la Sierra de Gredos, donde probablemente ya estaban restringidos al poco accesible paraje de La Rubía. Estos hechos se explican por la importancia vital que tuvo, para estas montañas, el desarrollo del Honrado Concejo de La Mesta a partir del año 1273. Desde ese momento, las cabañas ganaderas empezaron a pasar por la cañada real que atravesaba el puerto del Pico y sus pinares se vieron seriamente afectados. Estos hechos son evidentes en el siglo XVII pero fundamentalmente durante el XVIII, cuando esta zona sufre los avatares de fuegos intencionados (aumentan los hongos pirófilos y las partículas de microcarbón) para generar pastos, se incrementa la presión pastoral (suben los porcentajes de elementos antropozoógenos y hongos coprófilos), proliferan los cultivos de olivo hacia el piedemonte, e incluso llega a cultivarse el cereal en la inmediatez del paso de montaña (López Sáez et ál., 2016a). Durante el siglo XX llegan a desaparecer los pocos tejos que aún persistían en esta zona, algunos en el Torozo.

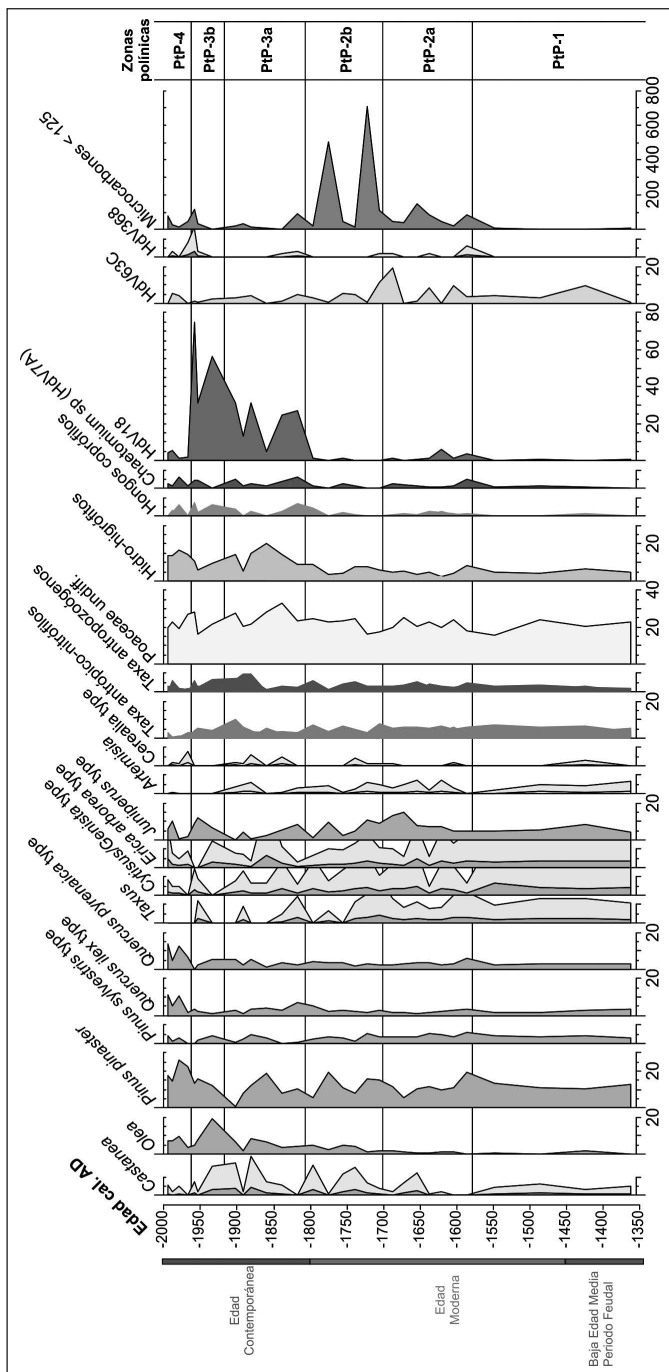


Fig. 100. Diagrama palinológico sintético de la turbera del puerto del Pico (modificado de Serra, 2014; López Sáez et ál., 2016a).



Fig. 101. Pinar de pinos serranos en el paraje de La Rubía antes (izquierda) y después (derecha) del incendio de 2009.

En cuanto a los modelos de distribución del pino serrano en escenarios pasados, Benito Garzón et ál. (2008b) deducen que la península ibérica, durante el Último Máximo Glacial, estuvo poblada fundamentalmente de vegetación de tipo estépica, tal y como han confirmando también muchos registros palinológicos (González Sampériz et ál., 2010). En este periodo, algunos enclaves concretos, con condiciones climáticas especialmente favorables, permitieron la supervivencia de elementos relictos que encontraron en estos refugios un hábitat donde sobrevivir a las drásticas condiciones impuestas por el periodo glacial. Los estudios palinológicos, ya citados antes, han demostrado cómo muchos ambientes de alta montaña ibéricos refugiaron algunas especies de pino altimontanas, caso de *Pinus sylvestris* y *P. uncinata*. De acuerdo al modelo propuesto para el Último Máximo Glacial, la distribución idónea del pino serrano se circunscribió al piedemonte de los Pirineos, el Sistema Central y el Ibérico, las Béticas, y puntos aislados de la Cordillera Cantábrica. En resumen, los pinares altimontanos estuvieron presentes en la península ibérica de manera feaciente durante este máximo glacial, aunque con una distribución restringida.

En el Holoceno Medio, sin embargo, el modelo de distribución propuesto por Benito Garzón et ál. (2008b) muestra una extensión de los pinares de pino serrano en numerosos puntos de la península ibérica, probablemente a partir de estos refugios glaciares comentados. En cualquier caso, este periodo de mejoría climática favoreció fundamentalmente a los bosques de quercíneas, por lo que los pinares albares siguieron estando restringidos, aunque con mayor distribución, a áreas de montaña tales como los Pirineos, Sistema Ibérico (septentrional y meridional), Sistema Central, Cordillera Cantábrica (poblaciones fragmentadas de este a oeste), y enclaves siempre aislados en las Béticas. Lo más reseñable de este momento es que en el Holoceno Medio el pino serrano pudo constituir bosques que formaron una banda más o menos continua en estas montañas, probablemente a mayor altitud de lo que lo hacen a día de hoy. En cuanto a la Sierra de Gredos se refiere, el modelo propuesto por Benito Garzón et ál. (2007, 2008a, 2008b) reconoce una presencia esporádica pero efectiva del pino serrano durante el Último Máximo Glacial; mientras que a lo largo del Holoceno Medio demuestra una extensión de sus pinares tanto en la vertiente norte como en la sur, probablemente conectados a través del puerto del Pico y los pasos de montaña aledaños.

9. RECAPITULACIÓN Y SÍNTESIS

Con más de un centenar de especies nativas reconocidas, el género *Pinus* es el más importante y mayoritario de todas las coníferas del mundo, poblando numerosos biomas del planeta a lo largo y ancho del hemisferio norte (Farjón, 2008). Desde América Central al Sureste asiático, desde Norteamérica hasta Siberia y Japón, por toda la Cuenca Mediterránea, los pinares forman uno de los tipos de vegetación más característicos y diversos (Rigolot, 2012). Las regiones mediterráneas del hemisferio norte son las más ricas con hasta 28 especies de pinos (un 25% del total), 11 de ellas en la Cuenca Mediterránea y las 17 restantes en California (Fady, 2012). En el hemisferio sur solo está presente una pequeña población de *Pinus merkussi* en Sumatra; aunque en muchas otras regiones de clima mediterráneo (región del Cabo en Sudáfrica, el sur y suroeste de Australia, el centro de Chile, etc.) los pinares se han utilizado con mucha frecuencia en repoblaciones forestales o por su carácter ornamental, llegando a constituir en ocasiones un ejemplo bastante raro de árboles invasores con mucho éxito (Richardson y Rejmánek, 2011).

Los bosques de la Cuenca Mediterránea albergan unas 100 especies arbóreas, entre las cuales pinos y quercíneas (robles y encinas) son las dominantes en la mayoría de sus ecosistemas (Blondel y Aronson, 1999). Los pinares cubren cerca de 13 millones de hectáreas en la Cuenca Mediterránea, lo que constituye casi un 5% de todas las áreas forestales mediterráneas (Barbero et ál., 1998).

La península ibérica es una de la regiones de la Cuenca Mediterránea, junto con las penínsulas Itálica y Balcánica, considerada área de refugio glacial para un buen número de especies botánicas atendiendo a sus peculiares características geográficas, fisiográficas y climáticas (Gómez y Lunt, 2007). Su variabilidad climática es muy amplia, con rangos sumamente variados gracias a la influencia del Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo. Su orografía fuertemente accidentada, con montañas en todo su territorio, permite la existencia de numerosos nichos ecológicos con un microclima particular, enclaves refugio para numerosas especies de la flora y de la fauna peninsular. A todo ello suma sus notables singularidades paleobotánicas y paleoecológicas, un escenario geológico único con historias evolutivas particulares y trayectorias singulares de su vegetación, incluyendo procesos de extinción, supervivencia y expansión de especies (Costa et ál., 1990; Carrión y Leroy, 2010). En este marco geográfico, la Sierra de Gredos emerge como un hito particular que reúne todas las características antes señaladas (López Sáez et ál., 2014).

El estudio de los bosques del pasado prové el contexto histórico necesario para evaluar los resultados del cambio climático inducido por el hombre y las

invasiones biológicas. Los análisis retrospectivos, basados en datos paleoambientales y genéticos, han permitido avanzar notablemente en el entendimiento de la colonización arbórea y rutas de migración, de los procesos de adaptación y extinción, en respuesta a los cambios climáticos del pasado (Petit et ál., 2008). En palabras de Heráclito, el filósofo griego del siglo VI a.C., «el cambio es la única constante en la naturaleza». Los árboles, gracias a su excepcional tamaño y longevidad, y entre ellos los pinos como un exponente singular, son símbolos de estabilidad y resiliencia; cuyos rangos de distribución han sido y siguen siendo extraordinariamente dinámicos.

En muchos lugares del planeta algunas especies están apenas comenzando a ‘cambiar’ sus distribuciones en respuesta al calentamiento global producido por el ser humano. Por todo ello, el conocimiento de dichas dinámicas en el pasado puede ayudar a predecir qué ocurrirá en el futuro y gestionar con mucha mayor efectividad las medidas de conservación.

En este sentido, los denominados paleoestudios ofrecen abundantes evidencias sobre cambios climáticos en la historia del planeta y cómo la vegetación fue cambiando a diferentes escalas temporales y espaciales. La clave reciente en el desarrollo

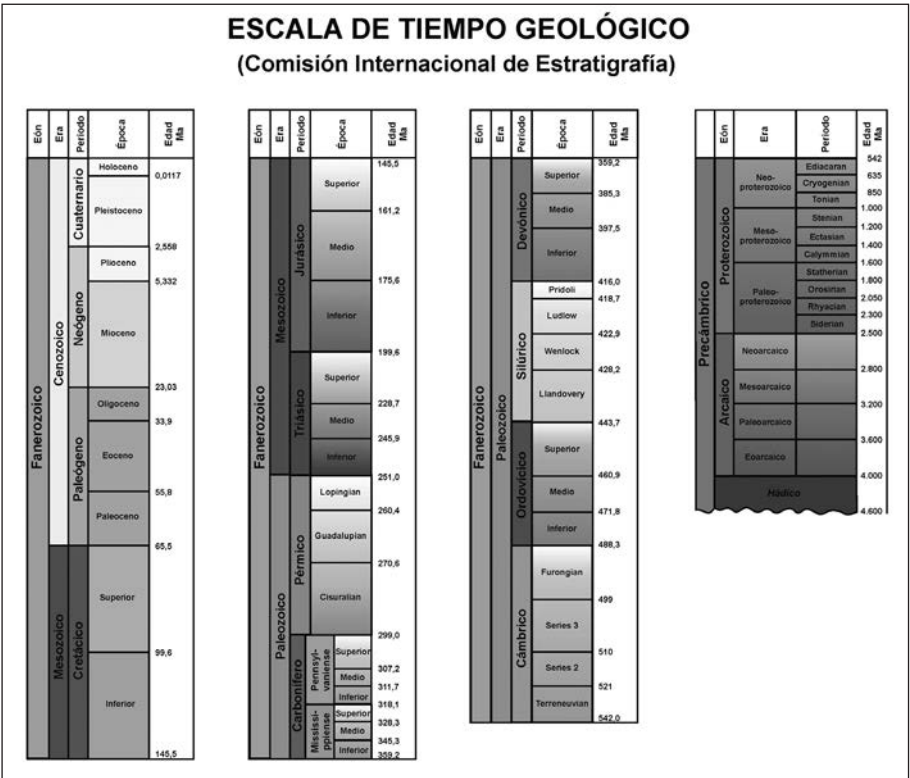


Fig. 102. Escala de tiempo geológico.

de estas investigaciones es la fusión entre los datos fósiles y los genéticos; pues ambos, conjuntamente, aportan una información singular e indispensable sobre los procesos que afectaron a las poblaciones de numerosas especies arbóreas y la dinámica seguida por estas, así como las relaciones de parentesco entre ellas.

9.1. LAS PRIMERAS CONÍFERAS Y PINACEAE DEL MESOZOICO

De acuerdo a las evidencias fósiles y al reloj molecular, la divergencia entre gimnospermas y angiospermas puede datarse hace 350-300 Ma durante el Carbonífero. Los cinco principales linajes de gimnospermas (cycas, ginkgos, gnetófitos y coníferas –incluyendo cupresófitos y pináceas–) se separaron entre ellos entre el Carbonífero Superior y el Triásico Superior (311-212 Ma), en una fecha muy anterior a la ocurrencia de las primeras angiospermas (Wang y Ran, 2014).

El supercontinente Pangea comenzó a desintegrarse a principios del Jurásico, cuando una gran grieta o *rift* empezó a extenderse desde el Mar de Thetis al este hasta el Océano Pacífico al oeste, creándose el Océano Atlántico y dos nuevos supercontinentes: Gondwana al sur englobando la actual América del Sur, África, Australia, Antártida, Indostán y Madagascar; Laurasia al norte con Norteamérica y Eurasia. El bloque Ibérico permaneció unido a Laurasia, produciéndose ya en el Jurásico un sistema de plataformas poco profundas (Gómez y Goy, 2005). Durante el Jurásico (199.6-145.5 Ma), este bloque se situó entre 20º y 30º N de paleolatitud, aproximadamente al nivel del actual Trópico de Cáncer (Smith et ál., 1973). En las masas de tierra expuestas de estas bajas paleolatitudes se formaron desiertos.

Posteriormente, durante el Jurásico Superior, el bloque Ibérico se desplazó hacia paleolatitudes más altas y húmedas, en las cuales existía cierta estacionalidad entre condiciones secas y húmedas. En todo el intervalo de tiempo acontecido entre el Jurásico y el Cretácico (145.5-65.5 Ma), los territorios que hoy comprenden la península ibérica estuvieron parcialmente sumergidos, separados del resto del continente Laurasia por el Océano Proatlántico y el Mar de Thetis. Las superficies terrestres expuestas, por entonces, no eran más que islas de escaso relieve. No obstante, grandes áreas de la placa ibérica central y occidental formaron, durante el Jurásico, un macizo montañoso emergente –Macizo Ibérico–, mientras que las regiones aledañas fueron ocupadas por cuencas intracratónicas que formaban mares epicontinentales poco profundos cargados de depósitos carbonatados de origen marino (Aurell et ál., 2002).

Los principales cambios florísticos ocurridos en la vegetación, durante el Mesozoico, están relacionados con dos eventos que resultaron revolucionarios para los ecosistemas terrestres (Diéguez et ál., 2010; Keeley, 2012): (i) un incremento en la abundancia y diversidad taxonómica de las coníferas, principalmente de taxones extintos asignables a la familia Cheirolepidiaceae, y de otras gimnospermas tales como Cycadales, Bennettitales y Ginkgoales, asociado a una disminución de la diversidad de pteridófilos y pteridospermas; (ii) la emergencia de las angiospermas, su rápida diversificación y colonización de la gran mayoría de los ambientes continentales.

Los espectros palinológicos de conjuntos fósiles del Jurásico Inferior (199.6-175.6 Ma) de la península ibérica se caracterizan por una baja diversidad taxonómica, dominando numéricamente el género *Classopollis*, un tipo polínico típico del Mesozoico que era producido por coníferas de la extinta familia Cheirolepidiaceae (Diéguez et ál., 2010). Esta englobaba árboles y arbustos termófilos muy resistentes a la aridez. Por entonces, la placa ibérica se situaba al norte de aquellas latitudes caracterizadas por ambientes desérticos. Durante el Pliensbachiense (189.6-183 Ma), la tercera etapa del Jurásico Inferior, hasta la transición al Jurásico Medio (175.6-161.2 Ma), es el género *Spheripollenites* quien cobra importancia (Barrón et ál., 1999), siendo producido por coníferas que vivían en ambientes pantanosos parecidos a los manglares. En el Jurásico Superior (161.2-145.5 Ma) se incrementa la diversidad específica, tanto en los pteridófitos como en varios grupos de gimnospermas; aunque siguen coexistiendo los géneros citados, aparecen ya pólenes bisacados de Pinaceae y Podocarpaceae (Barrón y Azêredo, 2003). Aunque durante todo el Jurásico las comunidades dominadas por Cheirolepidiaceae fueron las más abundantes en vastas regiones de la península ibérica, en las zonas más elevadas empezaron a prosperar las primeras Pinaceae.

El registro fósil peninsular del Jurásico indica condiciones climáticas de marcada estacionalidad, con inviernos húmedos y cálidos, y veranos bochornosos y secos. La vegetación, en latitudes bajas a medias, tenía un marcado carácter xerófilo, sugiriendo un clima seco y un paisaje parcialmente forestado, dominado por elementos micrófilos como cicadófitos y coníferas (Diéguez et ál., 2010).

A comienzos del Cretácico (145.5-65.5 Ma), Gondwana y Laurasia empiezan a separarse en dos continentes definitivamente, abriéndose nuevas masas oceánicas entre ellos y expandiéndose mares epicontinentales poco profundos en Norteamérica, África del Norte y norte de Europa, junto con la inundación de la mayor parte del sur de Eurasia que se convirtió en un archipiélago (Smith et ál., 1981, 1994). El Mar de Thetis, que originalmente inundaba el sur de Europa, subió hasta cubrir Gran Bretaña, Europa Central, el sur de Escandinavia y la parte europea de Rusia. Todos estos procesos, en definitiva, generaron el aislamiento de grandes masas de tierra individualizadas, incrementándose las diferencias regionales en sus floras y la emergencia de endemismos.

Los espectros palinológicos de conjuntos fósiles del Cretácico Inferior no difieren de los del Jurásico, salvo la primera descripción de un grano de polen de una angiosperma –*Clavatipollenites hughessi* del oeste de Portugal (Trincão, 1990)– y la continua aparición de especies de Pinaceae (Barrón et ál., 2001). Durante las dos primeras etapas del Cretácico Superior (Cenomamiense, 99.6-93.5 Ma; Turoniense 93.5-89.3 Ma), en el registro palinológico abundan ya las angiospermas en un paisaje de bosques abiertos dominados por ellas, quedando relegadas las gimnospermas (*Classopollis*, Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Araucariaceae) a un papel secundario, con las consabidas diferencias regionales (Diéguez et ál., 2010). Al sur de la Sierra de Guadarrama, por ejemplo, el registro fósil del Turoniense Superior muestra que en esta zona un bosque cerrado de coníferas xerófilas (Cheirolepidiaceae) dominaba sobre las angiospermas (Diéguez

et ál., 2000). En las dos últimas etapas del Cretácico Superior (Campaniense, 83.5-70.6 Ma; Maastrichtiense, 70.6-65.5 Ma), las palinofloras estaban dominadas claramente por angiospermas (sobre todo *Normapolles*), y los pólenes de gimnospermas eran ya raros (Diéguez et ál., 2012).

Durante el Cretácico Inferior-Medio se diversificaron los géneros de Pinaceae (*Pinus*, *Picea*, *Cathaya*, *Psedolarix*, *Cedrus*), correspondiendo los restos fósiles más antiguos del género *Pinus* al Cretácico Inferior (Millar, 1998). Los pinos evolucionaron en el supercontinente Laurasia, sufriendo una intensa radiación para distribuirse de una manera somera y extensa por todo el hemisferio norte al final del Cretácico. Ya por entonces los dos linajes o subgéneros reconocidos (*Pinus* y *Strobus*) habían divergido (Willyard et ál., 2007). Es probable que estas especies de Pinaceae, al menos en la península ibérica, quedaran relegadas exclusivamente a las zonas más elevadas.



Fig. 103. Conos masculinos (izquierda) y estróbilos femeninos o piñas (derecha) de *Pinus maximinoi* (pino ocote). Pino nativo de Centroamérica, pertenece al subgénero *Pinus*, sección *Trifoliae*, subsección *Ponderosae* (Foto: J. Pérez Soto).

Hará unos 126 Ma, coincidiendo con la elevación del contenido en oxígeno en la paleoatmósfera, los incendios se hicieron recurrentes (He et ál., 2012). Como consecuencia de ello, muchas especies de Pinaceae desarrollaron rasgos característicos de adaptación al fuego (una corteza gruesa, eliminación de ramas, serotinia, etc.), pero muchas otras se extinguieron (Gernandt et ál., 2008). Fruto de estos procesos se produjeron notables fenómenos de especiación y radiación en la familia, convirtiendo a los pinares en el grupo dominante de muchos ecosistemas del hemisferio norte antes de que las angiospermas los sustituyeran.

9.2. LOS PINARES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA DURANTE EL CENOZOICO

A finales del Cretácico, Iberia se comporta como una placa independiente de Eurasia y Gondwana, rodeada de ambientes continentales y de transición. La relativa ausencia de zonas de montaña hizo que todo el territorio fuera relativamente uniforme. En la transición Cretácico-Eoceno (70-50 Ma), las únicas áreas

emergidas correspondieron a los macizos Hespérico, Catalano-Provenzal y del Ebro (López Martínez, 1989). El plegamiento de los Pirineos comienza durante el Paleoceno (65.5-55.8 Ma), aunque fases compresivas ocurren más tarde, de este a oeste, durante el Eoceno (55.8-33.9 Ma), dando lugar al eje axial pirenaico. En estos mismos momentos se forma la Depresión del Ebro. Al mismo tiempo, en el Eoceno Superior, la convergencia de las placas de África y Eurasia provoca la deformación de la placa ibérica, formándose los valles del Duero y del Tajo y elevándose el Sistema Central sobre el antiguo zócalo granítico del Macizo Hespérico (Portero y Aznar, 1984). A finales del Oligoceno (33.9-23.03 Ma), tanto el Pirineo Occidental como las Montañas Vasco-Cantábricas han emergido completamente (Alonso Zarza et ál., 2002). Durante el Mioceno (23.03-5.33 Ma), las estructuras tectónicas de Pirineos se reactivan y una nueva fase compresiva completa la elevación de este macizo montañoso así como el de la Cordillera Cantábrica y el Sistema Ibérico.

Entre el Paleoceno y la primera etapa del Eoceno conocida como Ypresiense, es decir durante el Paleogeno Inicial (65.5-48.6 Ma), el planeta está recubierto de bosques. En este periodo, el registro fósil de fauna ofrece datos sustanciales sobre el clima tropical que reinaba en la península ibérica. La vegetación no difiere mucho de la documentada a finales del Cretácico, aunque esta va cambiando gradual pero continuamente, desarrollándose una flora de tipo paleotropical. Es interesante señalar que los bosques del Paleoceno fueron la cuna en la que se asentaron muchos géneros botánicos de los que existen hoy (Nichols y Johnson, 2008). La importancia de las coníferas en estas formaciones vegetales no fue nada desdeñable (Barrón et ál., 2010).

Desde el Eoceno Final, las condiciones climáticas experimentaron una tendencia creciente hacia la aridez y la disminución brusca de la temperatura, lo que condujo a la continentalización de muchas zonas euroasiáticas. Este proceso culminó en la transición Eoceno-Oligoceno con su largo periodo de glaciación, coincidente con la aparición de la capa de hielo en la Antártida. Estas tendencias climáticas, hacia la aridez y un frío extremo, tuvieron una repercusión sin igual en las floras de Europa Central y Norteamérica, con la desaparición de muchos bosques tropicales en latitudes medias y la colonización de las coníferas gracias a la marcada estacionalidad con inviernos particularmente fríos (Mosbrugger et ál., 2005). En el caso de la península ibérica, dicha transición Eoceno-Oligoceno supuso la desaparición de al menos 32 géneros paleotropicales (Postigo Mijarra et ál., 2009). Muchos pinos colonizaron entonces aquellos territorios que antes dominaron (Axelrod, 1986; Millar, 1998), produciéndose fenómenos de radiación.

En el caso de los pinos, polen de *Pinus* aparece como el morfotipo dominante en los espectros de una de las últimas etapas del Eoceno, el Bartonense (40.4-37.2 Ma), en los Pirineos, como consecuencia de la bajada drástica de las temperaturas y el incremento de la estacionalidad (Haseldonckx, 1973). En el valle del Ebro, no obstante, entre el periodo anterior y el siguiente (Priabonense, 37.2-33.9 Ma) dominan comunidades paleotropicales incluyendo manglares y bosques pantanosos en un clima más térmico y húmedo. Las duras condiciones de

finales del Eoceno afectaron a estas formaciones tropicales del Ebro, que poco a poco se fueron transformando en bosques esclerófilos tropicales a subtropicales que pervivieron durante el Oligoceno (Barrón et ál., 2010). En el noroeste peninsular la palinoflora oligocena también fue de tipo paleotropical, aunque abundaban miembros de Pinaceae, Podocarpaceae y otras coníferas (Cavagnetto, 2002).

La marcada estacionalidad y un régimen de incendios recurrente fueron las razones que motivaron la gran diversificación que sufrieron los pinos durante el Oligoceno y el posterior Mioceno, ocupando nichos ecológicos ciertamente estresantes. La transición entre estos dos periodos, hace 23 Ma, se caracterizó por un periodo glaciario muy acusado que duró unos 200 mil años aproximadamente, al que siguieron otras glaciaciones intermitentes de menor magnitud (Paul et ál., 2000; Zachos et ál., 2001). Fruto de ello, a pesar de la coexistencia de la flora paleotropical con la arctoterciaria (*Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Corylus*, *Salix*, *Ulmus*, etc.), la segunda empezó a sustituir progresivamente a la primera, y aunque se produjeron extinciones lo cierto es que tal sustitución, al menos en la península ibérica, se llevó a cabo de una manera pausada y tuvo lugar fundamentalmente a lo largo del Neógeno (Postigo Mijarra et ál., 2009). Durante el Neógeno, que engloba al Mioceno y al Plioceno (5.332-2.588 Ma), los bosques lauroides fueron también uno de los elementos más característicos de la vegetación ibérica, aunque desaparecieron, como muchos elementos subtropicales (manglares), a finales del Plioceno (Barrón et ál., 2010). Dicha flora arctoterciaria restringió su ubicación a cotas bajas de áreas montañosas, ya que a mayores altitudes fueron los bosques de coníferas, y particularmente los pinos, lo más importantes.

En resumen, durante el Cenozoico se asiste a una progresiva sustitución de los bosques tropicales y manglares que dominan en sus inicios (Paleoceno, primera parte del Eoceno), por otros tipos de vegetación en los que los bosques de coníferas, y particularmente los pinares, jugaron un papel fundamental, sobre todo en áreas montañosas. Este dominio comienza a vislumbrarse en la segunda mitad del Eoceno, pero sobre todo tras la transición al Oligoceno cuando diferentes glaciaciones hacen retroceder la flora tropical definitivamente y dotar de protagonismo a otros bosques, los pinares, mejor adaptados a las condiciones frías y áridas instaladas. Los bosques lauroides, si bien tuvieron importancia en estos mismos instantes en zonas húmedas y áreas montañosas, acabaron por sucumbir mediado el Plioceno. Las condiciones de continentalidad que se instalan en la península ibérica a partir del Oligoceno, no solo dotaron de protagonismo a los pinares, sino que a partir de este mismo momento otros tipos de vegetación, igualmente proclives a la aridez, cobraron importancia: vegetación esclerófila y xerófila, estepas, praderas, etc. Los inicios del Mioceno, además, coinciden con el desarrollo de una flora arctoterciaria, muchos de cuyos elementos son claves en los paisajes y bosques ibéricos actuales (Postigo Mijarra et ál., 2010a).

Durante el Mioceno y el Plioceno, sintetizando, la vegetación peninsular fue un mosaico de distintas unidades de paisaje dependientes del régimen hidrológico, del tipo de suelo, de la orientación, de la recurrencia de los incendios, etc. Estas podrían resumirse sucintamente de la siguiente manera (Jiménez Moreno

et ál., 2010): (i) vegetación de ambientes costeros marinos de tipo manglar con *Avicennia* y plantas halófitas de *Chenopodiaceae*, *Tamarix*, etc.; (ii) vegetación abierta subdesértica de tipo estepa a baja altitud con *Nitraria*, *Ephedra*, *Lygeum*, *Prosopis*, *Acacia*, etc.; (iii) bosques caducifolios desde los llanos costeros hasta la cota de 700 m, constituidos principalmente por *Taxodium*, *Myrica*, *Glyptostrobus*, *Rhus*, *Sapotaceae*, *Ilex*, *Hedera*, *Jasminum*, *Ligustrum*, etc.; (4) bosques mixtos de caducifolios y perennifolios sobre los 700 m de altitud, caracterizados fundamentalmente por especies del género *Quercus*, *Engelhardia*, *Platycarya*, *Carya*, *Pterocarya*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Parrotia*, *Carpinus*, *Celtis*, *Acer*, etc., con un sotobosque de *Ericaceae*, *Caprifoliaceae* e *Ilex*, que en zonas riparias dejaría paso a bosques de *Alnus*, *Salix*, *Carya*, *Zelkova* y *Ulmus*; (5) bosques mixtos de caducifolios y coníferas sobre los 1000 m de altitud, dominados por *Betula*, *Fagus*, *Cathaya*, *Cedrus* y *Tsuga*; y, (6) bosques puros de coníferas hacia los 1800 m de cota representados por especies de *Abies*, *Picea* y *Pinus* fundamentalmente.

En la última etapa del Cenozoico, el denominado Cuaternario que comenzó hace 2588 Ma, las paleofloras del Pleistoceno (2588 Ma-11 500 años) ofrecen numerosas pruebas de que la vegetación de la península ibérica estaba constituida por variados parches o unidades de paisaje representadas por bosques de pinos, formaciones mixtas de diversos caducifolios, bosques de tipo parque semejantes a la savana, matorrales, estepas y praderas (González Sampériz et ál., 2010).

Como ya se comentó, muchas especies de la flora arctoterciaria se extinguieron durante el Pleistoceno Inferior y Medio, pero la existencia de numerosos refugios glaciares facilitó la supervivencia de angiospermas leñosas propias de climas templados, tanto de origen mediterráneo como norteafricano. En cualquier caso, las respuestas de la vegetación ibérica a los numerosísimos cambios climáticos del Pleistoceno, a la alternancia de periodos glaciares e interglaciares, fueron espacial y temporalmente complejas, incluyendo rápidos cambios en la dinámica vegetal en paralelo a la variabilidad orbital y suborbital. Las diversas situaciones que se produjeron podrían catalogarse como de acomodación o resiliencia multimilenaria frente a dichos cambios climáticos.

Durante el Pleistoceno Final (125 mil-11 500 años), a pesar de las escasas secuencias paleobotánicas disponibles para la zona central de la península ibérica, donde se sitúa la Sierra de Gredos, estas ofrecen pruebas sustanciales de la importancia que por entonces tuvieron los pinares. Estos se acompañaron de elementos termófilos (acebuche, encinas, enebros) en las zonas de valle; mientras que los rebordes del Sistema Central eran frecuentados por robles, tejos, abedules, castaños y brezos (González Sampériz et ál., 2010). Aún así, el paisaje dominante fue una estepa.

Aunque hasta ahora se ha hecho referencia a los pinos de manera general, es factible pensar que la mayoría de especies representadas en la flora cenozoica de la península ibérica pertenecerían al subgénero *Pinus*, especialmente durante el Cuaternario. No obstante, fósiles de polen y madera de *Pinus* tipo *haploxylon* (subgénero *Strobus*) se han citado en el Pleistoceno Inicial del norte y noreste peninsular (Julià y Suc, 1980; Leroy, 1997, 2008; Alcalde et ál., 2004b; Postigo Mijarra

et ál., 2007); y se conoce una referencia de este linaje en el Pleistoceno Final de Cataluña (Burjachs, 2006). Es probable que nuevos registros aporten información novedosa sobre la persistencia de estos pinos en los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno peninsular, aunque los datos hoy existentes apuntan a su extinción definitiva a finales del Pleistoceno (Postigo Mijarra et ál., 2010a).

Durante los últimos años, el número de registros paleoambientales disponibles para el Tardiglacial y el Holoceno (desde hace 15 mil años al presente) de la península ibérica se ha incrementado considerablemente, correspondiendo en su mayoría a secuencias polínicas y en menor medida a antracológicas o macrobotánicas (Carrión et ál., 2010). En este contexto, la comprensión de la dinámica de la vegetación, en la parte final del Cuaternario, permite relacionar esta con eventos climáticos multimilenarios como principal factor de control, sin olvidar los procesos autoecológicos, la variabilidad topográfica de cada territorio, y la actividad humana como factor desencadenante a partir de la segunda mitad del Holoceno.

La dinámica vegetal ibérica en este último intervalo temporal, a posteriori del Último Máximo Glacial (25-15 mil años atrás), podría resumirse así (Carrión, 2001a, 2001c):

1. Incremento progresivo de *Quercus* desde el Tardiglacial, con las primeras ocurrencias en zonas costeras y meridionales en el piso termomediterráneo.
2. Durante el Dryas Reciente (*Younger Dryas*, 12 650-11 500 años) se interrumpe la tendencia anterior por una fase de notable enfriamiento climático, durante la cual se expanden plantas xerófilas y tipos de vegetación más adaptados a la aridez y el frío.
3. Al iniciarse el Holoceno (11 500 años) se produce una rápida expansión de numerosos elementos arbóreos mesófilos (aliso, fresno, olmo, arce, robles y encinas, etc.), que alcanzan su apogeo con el máximo término de hace unos 8-6 mil años.
4. En las zonas montañosas, cerca del límite de bosque, la vegetación más característica correspondería a pinares acompañados de un matorral de enebros rastreros.

Un ejemplo característico del modelo global anterior es el registro palinológico de Padul (Pons y Reille, 1988), que se encuentra a los pies de Sierra Nevada (Granada), una secuencia 'clave' en la comprensión de la dinámica vegetal del suroeste de Europa durante el Cuaternario. En este, un bosque de pinos constituye la vegetación dominante durante el Pleniglacial y gran parte del Tardiglacial, a pesar de la situación en el valle de Lecrín del enclave a apenas 700 m de altitud. A partir del Tardiglacial, los encinares y matorrales xerotermófilos (*Pistacia*) comienzan a cobrar gran importancia, expandiéndose durante el Holoceno y relegando a los pinares a la alta montaña nevadense. Ejemplos de este tipo hay muchos a lo largo de toda la geografía peninsular, desde zonas costeras a ambientes de media montaña, demostrando la persistencia de los pinares a distintas cotas altitudinales pero mayoritariamente hacia las cumbres.

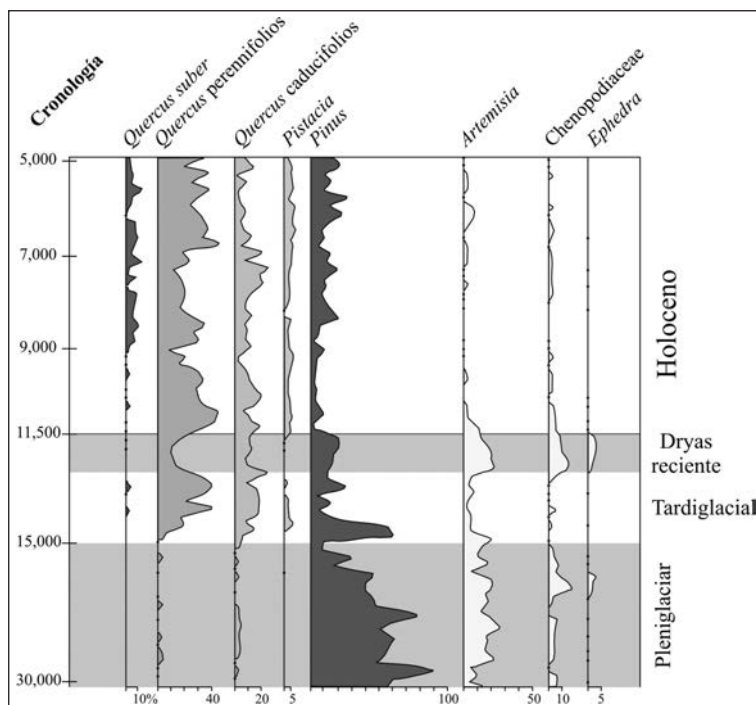


Fig. 104. Secuencia palinológica de la turbera de Padul (modificada de Pons y Reille, 1988), que sigue el patrón general de dinámica vegetal: (i) presencias de *Quercus* desde el Pleniglacial, con desarrollo Tardiglacial y expansión durante el Holoceno; (ii) aumento de xerófitos (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Ephedra*) en periodos de detrimento climático como el Pleniglacial y Dryas Reciente; (iii) predominio de los pinares en zonas de alta montaña.

Lógicamente, notables divergencias pueden observarse en dicho patrón global en base a la gran heterogeneidad climática y topográfica de la península ibérica, conociéndose numerosos ejemplos que en cierta manera se alejan de dicho modelo dinámico. Uno de los más sintomáticos es la dominancia de polen de *Pinus* en numerosos registros polínicos de alta montaña, donde la altitud, la aridez y la continentalidad favocean el desarrollo y dominio de los pinares (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata*), tanto durante el Tardiglacial como en el Holoceno, cuando estos pinos constituyeron la línea de bosque de la mayor parte de montañas de la península ibérica.

Un ejemplo de lo anterior ocurre en el registro polínico de Sanabria, en la Sierra Segundera en Zamora (Turner y Hannon, 1988), en el ecotono entre los pinares de *Pinus sylvestris* y las formaciones caducifolias de *Quercus* a casi 1000 m de cota. Durante los 14 mil años de registro paleoambiental, pinos y robles dominan este paisaje de montaña, con mayor preponderancia del pinar en los periodos más fríos y áridos anteriores al Holoceno, donde junto a los pinos abundan los enebros rastreros. El calentamiento progresivo del Holoceno provoca que las

especies caducifolias comienzan a dominar sobre los pinos, apareciendo elementos mesófilos (fresno, avellano) y termófilos (encina). Pero el papel de los pinares es siempre importante en estas montañas.

Otros casos que se alejan de ese modelo dinámico global son aquellos en los que *Pinus pinaster* aparece como la especie dominante, a veces esporádicamente, en algunas montañas ibéricas, o en ocasiones formando parte de bosques mesófilos con robles y quejigos. Los análisis antracológicos sugieren que durante el Tardiglaciario, especies de pinos de los pisos alpino, subalpino y oromediterráneo pudieron descender a cotas más bajas alcanzando incluso los pisos meso y termomediterráneo, aunque luego desaparecieron durante el Holoceno (Badal et ál., 2008). No obstante, en ciertas áreas, como la Sierra de Gredos o el conjunto del Sistema Central, los pinares sobrevivieron durante este periodo e incluso llegaron a ser la vegetación dominante (Rubiales et ál., 2007, 2010; López Sáez et ál., 2010b, 2014, 2016a, 2016b).

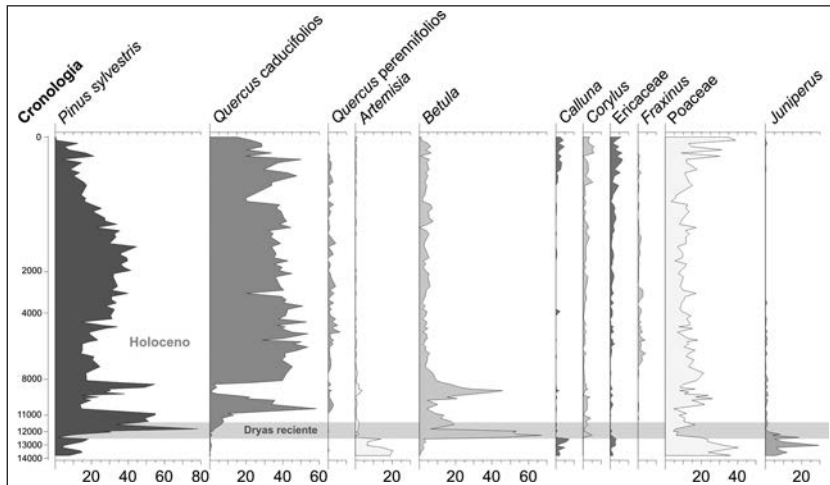


Fig. 105. Secuencia palinológica de Sanabria (modificada de Turner y Hannon, 1988).

Otros casos singulares, divergentes del modelo global, singularizan la importancia de *Juniperus*, junto a *Pinus* y *Quercus*, durante el Tardiglaciario y el Holoceno Inicial, en los bosques de áreas mediterráneas más continentales. Algunas variantes incluyen la abundancia de abedules (*Betula*) en sitios húmedos de altitud; o de avellanos (*Corylus*) en áreas mesotérmicas de la costa cantábrica y en bosques riparios; o la abundancia de acebuche (*Olea*) y otros elementos xerotermófilos en el piso termomediterráneo tanto del valle del Ebro como del sureste peninsular; o la particular abundancia de hayas (*Fagus*) en refugios glaciares del norte y noroeste así como en el Sistema Ibérico septentrional, desde los que se expandió en el Holoceno Medio tanto por cuestiones climáticas como por el impacto antrópico, etc. En definitiva, todos los datos hasta ahora expuestos hablan de cambios, de una dinámica vegetal más o menos consensuada, con las consabidas diferencias

relativas a la heterogeneidad ambiental peninsular. Unas especies dominan y luego son dominadas. Clima y acción antrópica son los factores desencadenantes de los cambios, esperados o no. Sin embargo, unas cuantas secuencias palinológicas de la península ibérica se muestran resistentes a estos cambios, y los pocos que acontecen tienen relación con episodios abruptos que apenas duran décadas o siglos (Carrión et ál., 2010).

Sin lugar a dudas, un registro polínico singular viene a ejemplificar perfectamente estos hechos: la turbera del Canal de Navarrés (Carrión y Van Geel, 1999). En la secuencia de este depósito, emplazado a 225 m de altitud en los límites meridionales del Sistema Ibérico en la provincia de Valencia, los pinares dominan los paisajes glaciares y holocenos desde hace casi 36 mil años, resistiendo la invasión de otras especies hasta hace unos 7 mil años, incluso si *Quercus* y otros elementos templados han estado presentes en el área todo este tiempo. La sustitución de los pinares por encinares solo ocurrió tras el impacto de los repetidos incendios realizados por las comunidades neolíticas que se desarrollaron en la zona. De no haber sido así, probablemente los pinares habrían seguido siendo la vegetación dominante hasta la actualidad. Significativa es también la presencia en este registro de *Pinus pinaster* desde el Pleniglacial, confirmando que se trata de un área refugio que también ha sido identificada en análisis genéticos (Bucci et ál., 2007; González Martínez et ál., 2007); así como la mayor importancia que cobra el pino resinero ante la recurrencia de los incendios de origen antrópico. Pero Navarrés no es un caso excepcional, ya que otros registros polínicos demuestran el dominio de los pinares en muchos territorios peninsulares del este y sureste y de la Meseta castellana.

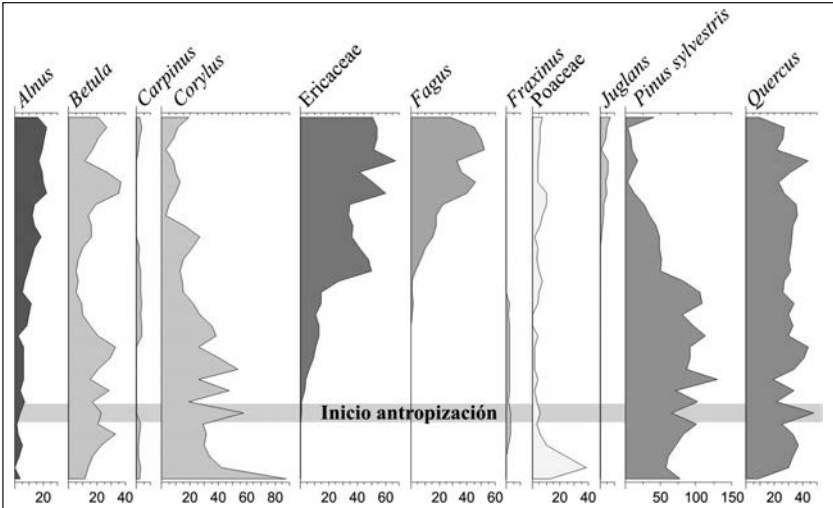


Fig. 106. Secuencia palinológica del cueto de la Avellanosa (modificada de Mariscal, 1983). Muestra la dominancia de pinares y robledales en la Cordillera Cantábrica en la primera parte del Holoceno; y cómo el inicio de la antropización (4500 años atrás) provoca el desarrollo de los brezales (*Ericaceae*) y más tarde una fuerte expansión de los hayedos (*Fagus*), los bosques hoy dominantes.

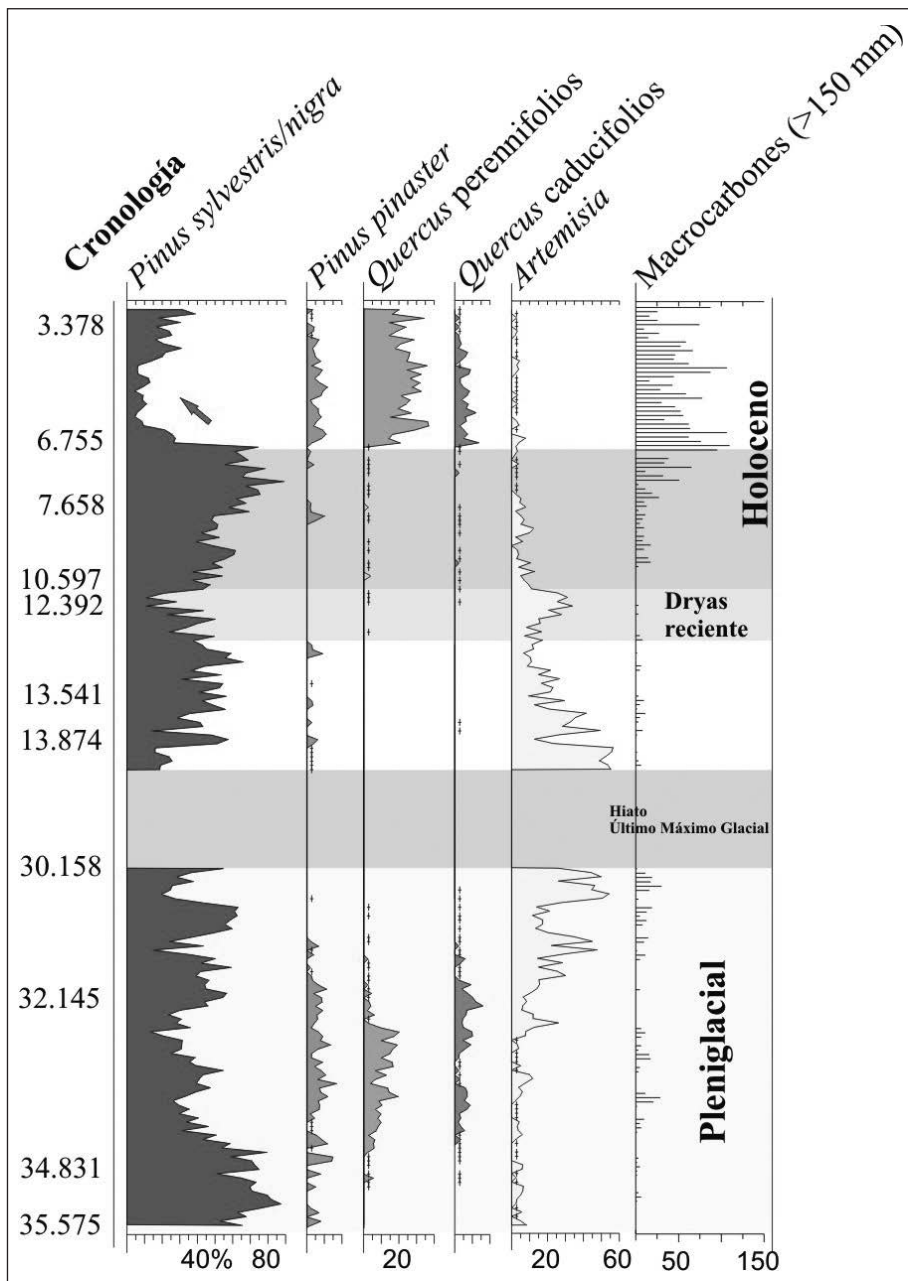


Fig. 107. Registro paleoambiental de Navarrés (modificado de Carrión y Van Geel, 1999).



Fig. 108. Pinares de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Guadarrama.

9.3. LA PENÍNSULA IBÉRICA: UN REFUGIO GENÉTICO EN EL SUROESTE DE EUROPA

En las últimas décadas, los estudios filogeográficos y palinológicos han revelado la gran diversidad genética que alberga el sur de Europa para muchas especies arbóreas típicas de climas templados, en comparación con la baja variabilidad constatada en poblaciones del norte de Europa. Tal riqueza de las poblaciones meridionales se asume como el resultado de la persistencia multimilenaria y la acumulación de variación durante los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno (Hewitt, 1996, 1999; Bennett, 1997). Hewitt (2001) sugirió que en los refugios glaciares del sur de Europa, la información genética de las distintas especies vegetales está fuertemente compartimentada y dividida geográficamente en razón de su supervivencia en áreas disyuntas de su distribución.

Un 'refugio' (*refugia* en inglés) se define como aquel hábitat o área en el que persisten los componentes básicos de la diversidad biológica protegidos, suficientemente amplio para soportar una pequeña población de algunas especies (100-10 000 m² o más), desde el cual potencialmente pueden volver a expandirse bajo las condiciones cambiantes del medio ambiente, facilitando así la supervivencia de un gran número de organismos durante los periodos de cambio climático extremo (Keppel et ál., 2012); manteniendo condiciones climáticas favorables no presentes en el paisaje inmediatamente cercano gracias a una alta heterogeneidad

local a nivel microclimático y su disociación respecto al clima regional (Ashcroft, 2010; Dobrowski, 2011). Debido a que estos refugios pueden salvaguardar la persistencia de los componentes de la biodiversidad a lo largo de milenios, pueden actuar como hábitats seguros frente a las proyecciones de cambio climático futuro mediadas por la actividad antrópica (Médail y Diadema, 2009).

Por todo lo anterior, la identificación y protección de los refugios se ha incrementado sustancialmente en las últimas décadas dentro de planes de conservación. No hay que confundir los refugios con aquellos hábitats que, mediante una estructura o procesos determinados, proveen albergue a ciertos organismos frente a las perturbaciones, la predación, la herbivoría o la competencia (por ejemplo roquedos, cuevas, etc.; corresponde al concepto *refuge* en inglés); ni con ‘reductos’, que no son más que parches de hábitats donde se cobijan especies intolerantes a los cambios en paisajes modificados por los seres humanos; ni, finalmente, tampoco con las ‘reservas’, es decir, con áreas legalmente protegidas frente a actividades antrópicas determinadas (Ashcroft, 2010; Keppel y Wardell-Johnson, 2012).

La península ibérica fue uno de los refugios glaciares más importantes del Pleistoceno (Hewitt, 1999, 2001). Esta afirmación está bien documentada por varias líneas de evidencia. La persistencia de especies templadas, durante los fríos periodos glaciares, ha sido demostrada mediante datos paleontológicos y palinológicos (Huntley y Birks, 1983; Costa et ál., 1990; Bennett et ál., 1991; Carrión et ál., 2003b). De otro lado, el alto nivel de endemismo, tanto en su flora como en su fauna (Rey Benayas et ál., 2002), sugiere indirectamente la supervivencia *in situ* durante largos periodos de tiempo, procesos de diferenciación y especiación (Gómez y Lunt, 2007). Adicionalmente, el creciente número de estudios filogeográficos de la flora y fauna europeas confirman que la península ibérica fue no solo la cuna de la diferenciación genética de muchas especies, sino también el repositorio de unas cuantas de ellas que llegaron desde latitudes septentrionales después de los fríos glaciares pleistocenos (Comes y Kadereit, 1998; Taberlet et ál., 1998; Hewitt, 1999).

Muchas áreas refugio han sido identificadas en la península ibérica para un sinnúmero de organismos (Taberlet et ál., 1998; Willis y Whittaker, 2000), entre los que se encuentran ciertas especies forestales de los géneros *Alnus*, *Pinus* y *Quercus* (King y Ferris, 1998; Sinclair et ál., 1999; Carrión et ál., 2000; Petit et ál., 2002). En cuanto a la colonización postglacial de dichos elementos, varios han sido los modelos propuestos (sintetizados en De Lucas, 2009). El primero de estos modelos de difusión, denominado *leading edge* (centro-periferia), supone una colonización muy rápida a través de unas pocas dispersiones a larga distancia junto a una dispersión más difusa en el frente de colonización, lo que conlleva una crecimiento exponencial de la población resultante. Este modelo, implícitamente, se sugiere cuando la diversidad genética en el hipotético refugio glaciar es más alta que en las nuevas poblaciones creadas, y a su vez su diferenciación morfológica es en cambio menor. Algunas especies, como *Pinus coulteri* o *Tsuga mertensiana*, se ajustarían a él. Sin embargo, en otras este modelo no tiene sentido, caso de *Fagus sylvatica* o *Fraxinus excelsior*.

Las discrepancias con el modelo de expansión anterior se fundamentan en la acción de varios potenciales procesos: i) un efecto ‘fundador’ menos acusado de lo esperado debido a la extensión de la fase juvenil de las especies forestales; ii) un incremento del flujo genético en densidades poblacionales bajas al seleccionarse ciertos individuos durante el establecimiento de la nueva población; iii) el efecto de dispersiones frecuentes de larga distancia; y, iv) la mezcla de poblaciones en la muestra analizada.

El pino resinero (*Pinus pinaster*) es también un buen ejemplo de especie cuyo modelo de colonización postglaciar no se ajusta al *leading edge*, particularmente en la península ibérica. Las poblaciones de este pino situadas en el frente de colonización y las ubicadas en el refugio glaciario han mostrado una variabilidad genética parecida en términos de heterocigosidad, habiéndose observado simplemente una nimia tendencia de disminución en los valores de riqueza alélica en dirección este-oeste (Bucci et ál., 2007).

Hay que tener en cuenta que los procesos de colonización conllevan numerosas y complejas modificaciones del tamaño efectivo de las poblaciones, con las consecuencias evolutivas que de ello se derivan. Procesos de expansión y retracción, de fragmentación poblacional, dependientes tanto de los cambios climáticos como de la actividad antrópica, deben ser tenidos en cuenta (Alberto et ál., 2013). En el caso de los pinos, cambios en el régimen de incendios han podido ser tan determinantes como los procesos antes descritos, especialmente hacia cotas por encima o por debajo de la línea de bosque; más la competencia que potencialmente pudieran haber tenido con otras especies forestales en su ecotono, particularmente con árboles caducifolios. La Sierra de Gredos, y las cuatro especies de pino que aquí se tratan, ejemplifican perfectamente todo es cómputo de posibilidades y variabilidad que pueden determinar el tamaño y el éxito de sus poblaciones.

Afortunadamente, la historia de las poblaciones forestales puede estimarse gracias a la ‘firma’ genética dejada por sus tendencias demográficas en el pasado (Mourier et ál., 2012). Esta herramienta, desarrollada a partir del genotipado de marcadores moleculares de ADN, puede utilizarse eficazmente para examinar los procesos que dieron lugar a las poblaciones a lo largo del tiempo, determinando el papel de factores tales como los cambios climáticos y los impactos de origen antrópico.

Sin embargo, eventos como los cuellos de botella pueden haber eliminado muchas de dichas señales genéticas, imposibilitando sobremanera la resolución de la dinámica poblacional en el pasado. Una nueva herramienta que se dibuja en el horizonte, como indispensable, es el uso del denominado ADN paleoambiental o antiguo (Rawlence et ál., 2014), que puede ser extraído de numerosos contextos sedimentarios (lagos, turberas, loess, hielo, permafrost, paleosuelos, coprolitos, yacimientos arqueológicos, cálculo dental, tefra, etc.), y cuya incorporación a los estudios paleoambientales será de gran utilidad para reconstruir los ambientes del pasado.

Los cuellos de botella hacen mención a cuando una especie o su población sufrió un descenso muy drástico en el número de individuos en algún momento

del pasado, llegando incluso a estar al borde de la extinción. El problema que causa este tipo de eventos es que las generaciones posteriores al cuello de botella suelen contar con una variabilidad genética muy pequeña en relación a las precedentes, e incluso muchos de sus alelos han variado. Como consecuencia de ello, es normal que los cuellos de botella se asocien a aceleraciones de la deriva genética e incluso a la evolución de las especies concernientes, pues implican una selección muy concreta de determinados caracteres (aquellos que permitieron la supervivencia de los individuos que pasaron a la generación descendiente) que, por ende, pasan a ser mayoritarios en los individuos supervivientes. El resto de caracteres se reducen o desaparecen. La identificación de las poblaciones que se han visto afectadas por un cuello de botella es fundamental en los estudios de genética poblacional, para realizar una gestión adecuada de ellas y definir estrategias de conservación con el fin de preservarlas.

Se ha visto que muchas especies, o complejos específicos, muestran una fuerte subdivisión genética en la península ibérica, consecuencia del aislamiento de sus poblaciones en el pasado. Muchas de estas especies viven en un rango de hábitats enormemente variado, desde ríos a zonas costeras xerotérmicas, desde bosques húmedos a formaciones perennifolias mediterráneas, desde lagos salados, estepas y subdesiertos hasta la alta montaña. La distribución actual de todas estas especies ha seguido un modelo de especiación parapatrica; es decir, un proceso de evolución debido al aislamiento reproductivo de aquellas poblaciones (o especies) cuya área biogeográfica tuvo una distribución más o menos continua en el espacio, pero entre las cuales el flujo genético fue y es modesto, lo que condujo a fenómenos de divergencia y al posterior y definitivo aislamiento reproductivo. Hay pruebas concluyentes de que divergencias genéticas elevadas se relacionan con periodos largos de aislamiento, lo que se interpreta a partir de la consideración de refugios glaciares independientes en los que estas especies sobrevivieron a lo largo del Pleistoceno.

A pesar de su situación aislada, en el extremo más occidental de Europa, algunas características favorecieron la supervivencia en la península ibérica de un buen número de especies durante el Pleistoceno, convirtiéndola en un refugio único y singular en el contexto europeo. En primer lugar, la península ibérica posee, como se ha señalado reiteradamente, una complejidad fisiográfica enorme, de la cual la Sierra de Gredos participa. Las montañas ibéricas, con su orientación principal este-oeste, ofrecen un enorme rango de condiciones microclimáticas, permitiendo la supervivencia de muchas poblaciones por simples desplazamientos altitudinales, buscando aquellos microclimas más adecuados, bajando incluso a través de ellas cuando el clima empeoraba (Hewitt, 1996). En segundo lugar, gracias a su posición geográfica participa tanto de la influencia del Océano Atlántico como del Mar Mediterráneo, por lo que la variabilidad climática es enorme ofreciendo muchísimas posibilidades. Por todo ello, la península ibérica, en sí misma, puede ser considerada como un único refugio, homogéneo y continuo en el suroeste de Europa.

No obstante, la naturaleza fuertemente fragmentada y diferenciada de los hábitats más adecuados para aquellas especies que sobrevivieron a los periodos glaciares del Pleistoceno, ha hecho que en el seno de la península ibérica, como se

dijo, existan múltiples refugios glaciares, aislados unos de otros por la dureza climática que imponen las dos submesetas situadas a un lado y otro del Sistema Central. Si tenemos en cuenta todo lo aprendido, (i) el hecho de que muchas especies dispongan de una fuerte subestructura poblacional entre los múltiples refugios glaciares ibéricos, e (ii) incluso que algunas especies estén representadas únicamente en poblaciones aisladas en dichos refugios, nuestra interpretación filogeográfica de Europa y de la diversidad de sus refugios debe ser reconsiderada.

Las connotaciones derivadas se traducen en la aparición de un nuevo escenario interpretativo, el tan acertadamente denominado ‘refugios dentro del refugio’ (*refugia within refugia*) acuñado por Gómez y Lunt (2007). Su implicación principal es que la alta diversidad genética del sur de Europa, en contraste con la pobreza detectada en el norte del continente, debe ser entendida a dos niveles de variación. El primero implica que la elevada estabilidad demográfica de las poblaciones situadas en los refugios meridionales y la pérdida de diversidad asociada con los procesos de colonización en el norte, han podido conducir a un altísimo polimorfismo intrapoblacional en el sur (Hewitt, 1996). El segundo determina que la diversidad está fuertemente estructurada geográficamente debido a la diferenciación alopátrica (especiación por aislamiento geográfico) entre poblaciones y, por lo tanto, contribuyendo a la alta diversidad detectada en áreas del sur de Europa.

Las consecuencias del escenario refugios dentro del refugio son todavía mucho más complejas de lo que inicialmente puede parecer, pues la naturaleza cíclica de los periodos glaciares-interglaciares del Pleistoceno fue también de enorme complejidad. Es probable que no todos los refugios del gran refugio peninsular fueran igualmente adecuados durante cada glaciación. Es probable, también, que no todos fueran adecuados para todas las especies. El caso de *Pinus nigra* en la Sierra de Gredos es muy particular pero excepcionalmente informativo a este discurso. Este pino, en Gredos y Guadarrama, encuentra sus únicas poblaciones ibéricas (y europeas) que viven sobre suelos ácidos. Evidentemente, en otros refugios ibéricos también encontró asiento, pero bajo condiciones edafológicas diferentes, demostrando que en el seno de una misma especie no todos los refugios dentro del refugio tuvieron las mismas características o fueron efectivos para su supervivencia.

De hecho, Ashcroft (2010) incide en la inexacta y a su vez altamente diversa evolución que ha seguido la definición del concepto refugio en la bibliografía, lo que ha conducido a numerosas discrepancias entre los investigadores y a su vez a la pérdida de efectividad a la hora de estudiar la vulnerabilidad de las especies frente a los cambios climáticos. El autor refiere que el término refugio se ha utilizado indistintamente sin diferenciar macrorrefugios y microrrefugios, refugios *ex situ* y refugios *in situ*, refugios glaciares e interglaciares, refugios basados en la estabilidad del hábitat o del clima, etc. Todas estas indeterminaciones han llevado a que el significado de tal concepto siga sin estar del todo claro, más aún cuando las escalas de estudio, temporal y espacial, no han sido suficientemente definidas en muchos casos.

Aquellas especies que prefieren climas cálidos generalmente han contraído su área de distribución a refugios señalados durante los periodos glaciares;

mientras que las especies que los prefieren fríos lo han hecho en refugios durante los periodos interglaciares (Steward et ál., 2010). Ambos refugios, glaciares e interglaciares, deben ser conservados para asegurar la persistencia a largo término de las especies (Skov y Svenning, 2004); sobre todo en el caso de aquellas más adaptadas a climas fríos cuyo riesgo de amenaza es más evidente frente al calentamiento futuro (Ashcroft, 2010). Los pinos mediterráneos (*Pinus pinaster* y *P. pinea*) habrían encontrado su acomodo en refugios glaciares de la península ibérica; mientras que las especies altimontanas (*P. nigra* y *P. sylvestris*) probablemente lo hicieron en refugios interglaciares.

Evidentemente, los potenciales refugios del siglo XXI, ante los cambios climáticos que se avecinan, diferirán notablemente de los existentes refugios interglaciares, pues las temperaturas previstas serán mucho más cálidas y las especies tendrán que enfrentarse a la fragmentación de su hábitat inducida por los seres humanos (Vos et ál., 2008). Si los refugios se restringen a aquellos enclaves que permanecen favorables para las especies (refugios *in situ*), los del siglo XXI ocuparán aquellas localizaciones donde los refugios interglaciares se sitúan actualmente (por ejemplo áreas más frescas que los territorios aledaños) (Ohlemüller et ál., 2008). Sin embargo, algunas especies podrían sobrevivir durante ciertos periodos de clima desfavorable para ellas en enclaves que no ocuparon previamente (refugios *ex situ*) (Holderegger y Thiel-Egenter, 2009).

En el caso de los pinos de la Sierra de Gredos, parece evidente que tanto *Pinus nigra* como *P. sylvestris* sobrevivirán, si lo consiguen, en refugios *in situ* como en los que actualmente habitan; mientras que, al menos para *Pinus pinaster*, es probable que lo haga en territorios de nueva colonización o refugios *ex situ* gracias a su mejor adaptabilidad al cambio climático venidero.

La identificación de refugios *in situ* frente al cambio climático es más apropiada para aquellas especies con poca capacidad dispersiva o sobre las cuales los seres humanos han creado barreras que impiden su extensión, todo lo cual puede exacerbar los riesgos de extinción. Los potenciales refugios *ex situ*, previamente inalcanzables para muchas especies, estarán disponibles gracias a que la actividad antrópica facilitará su colonización, por ejemplo creando corredores de dispersión antes inexistentes. Por todo lo anterior, la elección entre refugios *in situ* y *ex situ* frente al cambio climático es un aspecto de enorme relevancia que debe ser justificado en términos de las capacidades dispersivas de las especies. La definición de 'refugios' puede extenderse igualmente teniendo en cuenta el impacto del cambio climático y la disponibilidad del hábitat.

Rull (2009, 2014), muy acertadamente, señala la diferenciación entre el concepto de macrorrefugio (refugio clásico) para indicar aquellas áreas en las cuales las condiciones climáticas generales fueron favorables para las especies implicadas; y el de microrrefugio (refugios crípticos u ocultos) que hace referencia a territorios inhóspitos donde las especies que quedaron refugiadas sobrevivieron en hábitats o lugares muy concretos con condiciones climáticas inusualmente favorables. Mientras que el primer concepto incluiría agregados de poblaciones de numerosas especies que viven en la misma área, definición que podría asimilarse

al del área de distribución biogeográfica de estas; el segundo estaría compuesto por una única población en cada micrositio.

Evidentemente, los escenarios de adaptación evolutiva posibles en macro y microrrefugios son distintos, ya que el potencial evolutivo en los segundos está limitado por su reducida divergencia genética y su alto riesgo de extinción (Hampe y Jump, 2011). Lo importante de esta diferenciación, como señala Ashcroft (2010), es que los modelos de distribución potencial de especies a menudo trabajan con una escala muy grosera, por lo que los riesgos de extinción a veces pueden sobreestimarse, toda vez que dichos modelos rara vez son capaces de identificar los microrrefugios (Thuiller et ál., 2005a). En base a estos argumentos, como se detalló en los respectivos capítulos, los modelos de distribución que se han realizado en las cuatro especies de pinos que viven en Gredos no se han basado en una escala espacial más o menos fina para recoger toda la variabilidad de las variables ambientales estudiadas y poder localizar los microrrefugios.

Macro y microrrefugios son de enorme interés en aras de su conservación. Los primeros porque se estima que grandes áreas proveerán hábitats más seguros que minimicen los riesgos de extinción, particularmente de aquellas especies con áreas de distribución más amplias. Los segundos, porque toda vez que la temperatura se incrementará en el futuro, los microrrefugios persistirán incluso bajo estas nuevas condiciones climáticas toda vez que el clima regional podrá llegar a ser desfavorable para algunas especies que ni siquiera encontrarán acomodo en los macrorrefugios. Esto significa que los microrrefugios tienen mayor potencial de resistir frente al calentamiento que los macrorrefugios; convirtiéndose, probablemente, en la única alternativa de conservación de algunas especies amenazadas que existen en poblaciones muy fragmentadas, caso de los dos pinos altimontanos de Gredos (*Pinus nigra* y *P. sylvestris*).

9.4. DIVERSIDAD Y SINGULARIDAD DE LOS PINOS MEDITERRÁNEOS

La diversidad ecológica de los pinares en la Cuenca Mediterránea, a pesar de su reducido y selecto número de especies, es tan importante, o más, de la que tiene el género *Pinus* en su conjunto en todo el hemisferio norte. Desde el piso bioclimático inframediterráneo, donde aparecen las primeras poblaciones dispersas de *Pinus halepensis* en el norte de África, a las zonas más elevadas del oromediterráneo, donde viven algunas poblaciones igualmente escasas y de porte arbustivo de *P. nigra* en los Balcanes, los pinos son sobradamente ubiqüistas en la Cuenca Mediterránea.

Hasta once especies nativas de pinos han sido descritas en las regiones europeas de clima mediterráneo (Price et ál., 1998); cuya relación, desde las más resistentes a la aridez a las más tolerantes al frío, es la siguiente: *Pinus pinea*, *P. halepensis*, *P. brutia*, *P. canariensis*, *P. pinaster*, *P. heldreichii*, *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. peuce*, *P. uncinata* y *P. mugo*. *Pinus halepensis* y *P. brutia* en ocasiones son consideradas como miembros de un mismo complejo específico (Fady et ál., 2003); lo mismo que *P. uncinata* y *P. mugo* (Heuertz et ál., 2010).

Piso bioclimático	Temperatura	<i>m</i> °C	<i>T</i> °C	Especies dominantes
Inframediterráneo	Muy cálida	> +7	> +17	<i>Argania spinosa</i> , <i>Acacia gummifera</i> , <i>Pinus halepensis</i>
Termomediterráneo	Cálida	+3 a +7	> +17	<i>Olea</i> sp., <i>Ceratonia siliqua</i> , <i>Pinus halepensis</i> , <i>P. brutia</i> , <i>P. pinaster</i> , <i>P. pinea</i> , <i>Quercus esclerófilos</i> , <i>Tetraclinis articulata</i>
Mesomediterráneo	Templada	0 a +3	+13 a +17	<i>Quercus esclerófilos</i> , <i>Pinus halepensis</i> , <i>P. brutia</i> , <i>P. pinaster</i>
Supramediterráneo	Fría	-3 a 0	+8 a +13	<i>Quercus caducifolios</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>P. brutia</i> , <i>Ostrya carpinifolia</i> , <i>Carpinus orientalis</i> , <i>Fagus</i> sp.
Oromediterráneo	Fría	-7 a -3	+4 a +8	<i>Pinus nigra</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>P. heldreichii</i> , <i>Cedrus</i> sp., <i>Abies</i> sp., <i>Fagus</i> sp., <i>Juniperus</i> sp.
Crioromediterráneo	Muy fría	< -7	< +4	<i>Juniperus</i> sp., Leguminosae

Principales tipos de vegetación leñosa de la Cuenca Mediterránea en función de la altitud. (*m* es la temperatura media del mes más frío y *T* la temperatura media anual (Rivas Martínez 1987; Quézel y Médail, 2003; Fady y Médail, 2004).

El área de distribución de los pinos mediterráneos es variada: algunos tienen distribuciones amplias y continuas (*Pinus halepensis*, *P. brutia*, *P. sylvestris*), otros amplias pero fragmentadas (*P. nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *P. mugo*, *P. uncinata*), uno reducida y no fragmentada (*P. peuce*), y, finalmente, otro pequeña y muy fragmentada como el pino bosnio (*P. heldreichii*). *Pinus canariensis* está restringido a las Islas Canarias.

Independientemente del tamaño del área de distribución y de su estructura, las poblaciones de pinos mediterráneos tienden a constituir densas masas entre los pisos bioclimáticos inferiores y las zonas montañosas, salvo en situaciones de límite altitudinal o ecológica y geográficamente marginales donde el tamaño poblacional se reduce.

Los pinos mediterráneos constituyen un grupo de especies cuyo origen filogenético no es homogéneo (Klaus, 1989). Diez de ellas pertenecen al subgénero *Pinus*, sección *Pinus*: cuatro a la subsección *Pinus* (*Pinus mugo*, *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*) y otras seis a *Pinaster* (*Pinus pinaster*, *P. pinea*, *P. halepensis*, *P. heldreichii*, *P. canariensis*, *P. brutia*) (Gernandt et ál., 2005). *Pinus peuce* es el



Fig. 109. En la Sierra del Arenal, pinos cascalbos y serranos formaron, durante gran parte del Holoceno, una banda de vegetación continua entre los pisos oro y supramediterráneo. Este macrorrefugio se mantuvo intacto miles de años, pero sucumbió a los efectos del clima y la antropización, a los incendios, la presión pastoral, la tala indiscriminada y la resinación. Actualmente, las distintas poblaciones de estos pinos se ubican en microrrefugios en la cuenca alta de los arroyos de la comarca, donde la disponibilidad hídrica es mayor, y donde se protegen de los incendios.

único pino mediterráneo perteneciente al subgénero *Strobus*; en concreto a la sección *Quinquifoliae*, subsección *Strobus*, a la que pertenece otro pino de alta montaña europea pero no mediterráneo (*Pinus cembra*). A pesar de todo, los pinos mediterráneos tienen una serie de rasgos morfológicos que los asemejan. Las semillas y el polen son dispersados por el viento (como en la mayoría de los pinos); excepto en el pino piñonero (*Pinus pinea*), que como otros muchos pinos con semillas grandes dispersan estas por animales o por gravedad. Los rasgos de adaptación al fuego (corteza gruesa, piñas serótinas, etc.) también son comunes a los pinos mediterráneos, aunque generalmente están restringidos a aquellos que viven a menor altitud (Tapias et ál., 2004).

Genéticamente, estos pinos muestran mucha más diferenciación genética y menos diversidad genética dentro de sus poblaciones que cualquier otra conífera del Mediterráneo o del mundo. Esta enorme diversidad no está distribuida al azar en el espacio sino en una escala biogeográfica muy amplia (Fady, 2012). Recientes estudios moleculares, basados en los microsatélites, han confirmado esta tendencia de la diversidad genética neutral (Fady y Conord, 2010; Soto et ál., 2010); es decir, de aquellos rasgos no mediados por fuerzas selectivas, que es diferente sustancialmente de la diversidad adaptativa constituida por caracteres que sí tienen valor adaptativo (Collada y Jiménez, 2000). De hecho, los pinos mediterráneos se cuentan entre los árboles del mundo más diferenciados genéticamente, con un promedio de diferenciación (denominado *Gst*) de 0.13

en el loci isoenzimático, mientras que el *Gst* de todas las especies leñosas mediterráneas es de 0.11 (Fady, 2005), y el del conjunto de coníferas mundiales de apenas 0.07 (Hamrick et ál., 1992). Al contrario, los pinos son genéticamente tan diversos dentro de una población ($He=0.155$) como todas las coníferas del mundo ($He=0.151$), pero mucho menos que el conjunto de coníferas mediterráneas ($He=0.182$), si se tiene en cuenta la heterocigosidad esperada (He), es decir la fracción estimada de individuos de una población que podrían ser heterocigóticos para cualquier locus tomado al azar.

La distribución de tal diversidad genética está muy relacionada con el piso bioclimático en el que viven los pinos mediterráneos. Las especies xerotérmicas, aquellas que se encuentran a más baja altitud (desde el infra al mesomediterráneo, $m < 0^{\circ}\text{C}$), tienen menor diversidad genética ($He=0.055$) que las mesotermófilas y los pinos de montaña ($He=0.185$). Las especies de pino más resistentes al frío, especialmente en la alta montaña (*Pinus uncinata*, *P. nigra*, *P. sylvestris*), son más diversas genéticamente hablando que los pinos xerotermófilos (*P. halepensis*, *P. pinea*), quedando *P. pinaster* en una situación intermedia entre ambos (Soto et ál., 2010).

Un ejemplo de baja diversidad genética asociada a los pisos inferiores es el pino piñonero (*Pinus pinea*). A pesar de que su área de distribución es muy amplia, por toda la Cuenca Mediterránea, la mayoría de sus poblaciones no han mostrado diversidad alguna mediante el uso de marcadores isoenzimáticos (Fallour et ál., 1997). De hecho, todas aparecen fijadas en un único haplotipo común de un microsatélite del cloroplasto (cpSSR) y únicamente se han documentado 4-5 haplotipos, tres localizados en el Mediterráneo Oriental y al menos dos en la península ibérica (Soto et ál., 2010). Un caso como este, de tan inesperado



Fig. 110. Pinares de pino piñonero en La Adrada. *Pinus pinea* es una especie de pino con una diversidad genética alarmantemente baja.

empobrecimiento genético y bajísimo polimorfismo, es extremadamente raro, particularmente entre especies arbóreas (Vendramin et ál., 2008).

Pero la diversidad genética también tiene un componente sustancial relacionado con la longitud geográfica. El complejo *Pinus halepensis/brutia* es un caso claro de incremento de la diversidad genética desde el oeste hacia el este, que también se produce en muchas otras coníferas de la Cuenca Mediterránea (Fady, 2012). Su valor de *He* es casi 0 en España y cercano a 0.1 en Grecia, mientras que en Turquía, donde solo vive *Pinus brutia*, aumenta ligeramente (Fady, 2005). Este patrón longitudinal también ocurre con *Pinus nigra* y *P. sylvestris*, aunque más débilmente (Fady y Conord, 2010), y de igual manera la menor diversidad en *P. uncinata* y *P. mugo* se encuentra en las poblaciones de los Pirineos (Heuertz et ál., 2010). Incluso en *Pinus pinea*, a pesar de sus bajos niveles de diversidad, las pocas variantes genéticas son también orientales (Vendramin et ál., 2008). Curiosamente, esta tendencia longitudinal de la diversidad genética de los pinos mediterráneos es poco corriente en los contextos filogeográficos del hemisferio norte, donde la diferenciación entre las poblaciones sigue con frecuencia un patrón latitudinal norte-sur (Hewitt, 2000).

La explicación a esta originalidad genética de los pinos mediterráneos (aumento de la diversidad con la longitud y la altitud) se sustenta en varias hipótesis, no exclusivas entre ellas, relacionadas con la interacción entre el flujo genético y la selección (Fady, 2012). La diversidad genética y la diversidad de especies son dos parámetros que varían en paralelo, pues ambos están determinados por los mismos procesos demográficos (migración y deriva genética) y ecológicos (selección). Al igual que la diversidad genética, la biodiversidad de la Cuenca Mediterránea es excepcionalmente alta, pues más del 10% de las plantas del planeta viven en ella en poco menos del 2% de su superficie (Médail y Diadema, 2009); de ahí que el grado de endemismo sea enorme y se la considere un *hotspot* de biodiversidad (Myers et ál., 2000).

En los capítulos anteriores se describieron aquellos factores tectónicos anteriores al Pleistoceno que incidieron en la singularidad del Mediterráneo, muchos de los cuales son considerados tradicionalmente como responsables de tanta biodiversidad, ya que taxones tanto de Laurasia como de Gondwana se mezclaron e incluso algunos linajes asiáticos también son frecuentes (Petit et ál., 2005b). Los posteriores ciclos glaciares-interglaciares, que caracterizaron el Pleistoceno y el presente Holoceno, incrementaron más aún si cabe la diversidad de especies, aunque no probablemente en el caso de las coníferas que ya estaban diferenciadas a finales de la Era Terciaria (Eckert y Hall, 2006). De igual manera, durante el Cuaternario, muchos refugios glaciares actuaron como *hotspots* de la diversidad genética (Petit et ál., 2003). En definitiva, los procesos tectónicos y climáticos dieron lugar a una gran heterogeneidad geográfica, en la cual los fenómenos de fragmentación podrían explicar ciertamente la congruencia de los patrones de diferenciación genética y específica que se observan a lo largo de todo el Mediterráneo.

Otra posible explicación de la originalidad genética de los pinos mediterráneos reside en la huella filogenética dejada por la rápida aparición de los rasgos de adaptación al fuego. Como ya se comentó antes, los pinos de baja y media altitud

(*Pinus pinaster*, *P. pinea*, *P. halepensis*, *P. brutia*) pertenecen a la subsección *Pinaster* del subgénero *Pinus* (clado Mediterráneo), mientras que los pinos de montaña (*Pinus mugo*, *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*) corresponden a la subsección *Pinus* (clado *Sylvestres*). Ambos grupos difieren en su origen: los de montaña se originaron hace 20 Ma durante el Oligoceno; mientras que los de baja altitud nacieron antes, hará unos 96 Ma (Cretácico Superior) en paralelo a la recurrencia de incendios de copa de gran intensidad.

Considerando que una huella filogenética probable en los pinos fue la adaptación al fuego (Keeley, 2012), sería lógico pensar que los principales rasgos fenotípicos y morfológicos de dicha capacidad adaptativa (corteza gruesa, serotinia, etc.) deberían haber quedado plasmados en la mayoría de especies del subgénero *Pinus*, cuya emergencia en la familia Pinaceae se estima en 126 Ma (He et ál., 2012), cuando los pinos empezaron a colonizar la actual Cuenca Mediterránea.

Un hecho probado de la recurrencia del fuego en los ecosistemas es la reducción efectiva del tamaño poblacional y la pérdida de diversidad genética (Fady, 2012). En este sentido, la adaptación al fuego podría explicar los bajos valores de diversidad genética que tienen los pinos que viven a menor altitud de la subsección *Pinaster*; como también ocurre a algunos pinos californianos de la sección *Trifoliae* (subsecciones *Austerales* y *Ponderosae*) con los que guardan numerosas afinidades a este respecto. Sin embargo, algunas especies de la subsección *Pinaster*, como *Pinus canariensis*, contienen elevados niveles de diversidad genética (Gómez et ál., 2003) a pesar de mostrar los típicos rasgos morfológicos de adaptación al fuego. La relación entre incendios y pérdida de diversidad genética parece evidente, pero es probable que las diferencias genéticas entre los pinos de alta montaña y los que viven a menor altitud también puedan estar relacionadas con procesos que ocurrieron en fechas más recientes (Fady, 2012).

En particular, teniendo en cuenta la prevalencia de numerosos periodos fríos durante las glaciaciones del Pleistoceno, aquellos pinos más exigentes en cuanto a la temperatura (termófilos) es probable que sufrieran fluctuaciones demográficas muy importantes en los momentos de detrimento climático glaciares, y, consecuentemente, una erosión genética más intensa que la de los pinos de montaña más tolerantes al frío (Soto et ál., 2010). Estos hechos, en paralelo, pudieron ir acompañados de fuertes contracciones de sus poblaciones, sin descartar la fragmentación de muchas de ellas e incluso su reclusión a refugios costeros más térmicos (Franco Múgica et ál., 2001; Carrión et ál., 2003b; García Amorena et ál., 2007).

Durante generaciones, migraciones periódicas hacia cotas más elevadas habrían permitido el mantenimiento de un tamaño poblacional efectivo y una variación genética importante en los pinos tolerantes al frío; en cambio, los pinos termófilos habrían sufrido repetidos cuellos de botella y la consecuente pérdida de diversidad genética. El pino piñonero, que antes se mencionó, o *Pinus halepensis*, son ejemplos excepcionales de esto último (Vendramin et ál., 2008; Fady, 2012). De hecho, los cuellos de botella en los pinos termófilos podrían haberse visto exacerbados por la histórica recurrencia e intensidad de los incendios forestales en la Cuenca Mediterránea.

Otros factores adicionales, que podrían explicar la menor diversidad genética de los pinos termófilos, podrían ponerse en relación con el carácter pionero de *Pinus halepensis* y *P. pinaster*, cuyos ciclos de vida y fases juveniles son más cortos en promedio que en muchas especies arbóreas. De igual forma, la capacidad adaptativa a las condiciones ambientales locales y regionales también habría incidido en la diversidad genética (Fady, 2012). En este sentido, las diferencias intrapoblacionales, en el seno de una misma especie, dependerían de aquellos rasgos adaptativos más exitosos que podrían modificar sensiblemente la distribución esperada de cada especie.

Al hilo de lo anterior, hay que tener en cuenta que la adaptación a los cambios climáticos depende tanto de la plasticidad fenotípica de las poblaciones (tiempo de crecimiento, tolerancia a la aridez o al frío), por ejemplo desplazándose a áreas con condiciones climáticas más favorables; como de la adaptabilidad genética a esas nuevas condiciones; o mediante una combinación de ambas respuestas (Aitken et ál., 2008). La información disponible al respecto es enorme, habiéndose demostrado que incorporar las regiones de procedencia a los modelos predictivos futuros sobre la adaptación local y la plasticidad fenotípica reduce sensiblemente los riesgos de extinción de las poblaciones del sur de Europa (Alberto et ál., 2013).

En este sentido, es reseñable el hecho de que las poblaciones gredenses de las cuatro especies de pinos estudiadas se correspondan perfectamente con las 'regiones de procedencia' de las mencionadas especies en la península ibérica. De acuerdo a la Directiva CE/1999/107 del Consejo de Europa, una región de procedencia es «la unidad de comercialización de material de reproducción de especies forestales, en forma de plántulas o partes de plantas, frutos o semillas» (Alía et ál., 2009). Para una especie o subespecie, dicho concepto engloba la zona o áreas sujetas a condiciones ecológicas relativamente uniformes en las que se encuentran fuentes semilleras o rodales de un determinado rango taxonómico con características fenotípicas y genéticas similares. Ciertamente es que dichas regiones se han definido básicamente de acuerdo a criterios geográficos y biogeográficos, aunque en los últimos años también se tienen en cuenta los datos genéticos.

Estudios conjuntos de caracteres cuantitativos y marcadores moleculares isoenzimáticos en *Pinus pinaster* sugieren la enorme importancia que tuvieron los procesos históricos regionales en el tamaño efectivo de las respectivas poblaciones, estableciéndose respuestas selectivas frente a gradientes ambientales particulares como patrones de temperatura y precipitación y tipos de suelos (González Martínez et ál., 2002, 2005). No hay que descartar que algunos cambios microevolutivos (modificaciones genéticas de corto recorrido) hayan sido los responsables de la supervivencia de algunas poblaciones de este pino.

En *Pinus pinaster* el éxito reproductivo de las piñas (mejor calidad de las semillas) y cierto tipo de selección temprana en algunas poblaciones (plasticidad fenotípica en el estado de plántula que permite una mejor adaptación), parecen haber sido mecanismos clave para mitigar las consecuencias negativas del cambio climático en referencia tanto a la disponibilidad de agua como a la densidad de la masa forestal (Alía et ál., 2014). De hecho, las poblaciones de pino resinero

muestran distintas estrategias de respuesta frente a la aridez, lo cual representa un evidente mecanismo a nivel local frente a futuros cambios climáticos, con el valor indudable que ello implica en programas de conservación forestal seleccionando aquellas procedencias mejor adaptadas al clima futuro (Aranda et ál., 2010).

El pino resinero (*Pinus pinaster*) es una especie cuyo crecimiento está limitado por el estrés hídrico, de ahí que frente a los escenarios de cambio climático futuros, que preveen un incremento de la aridez estival en áreas de clima mediterráneo, incluyendo las costas atlánticas de la península ibérica, es probable que amplias áreas de su distribución sean más xéricas, por lo que solo aquellas poblaciones más tolerantes a la sequedad tendrán probabilidad de crecer y sobrevivir (Correia et ál., 2008).

La diferenciación genética en ambos aspectos es muy contrastada a lo largo de su área de distribución (Guyon y Kremer, 1982; Kremer y Roussel, 1986), con pequeñas diferencias a escala regional (Alía et ál., 1995; Harfouche et ál., 1995). Una adaptación diferenciada a patrones locales y regionales del clima y de los suelos juega un papel importantísimo a la hora de delimitar la estructura de rasgos cuantitativos de la especie (González Martínez et ál., 2002). En general, se ha confirmado que las procedencias adaptadas a la aridez muestran un menor vigor que las procedentes de poblaciones mésicas atlánticas bajo condiciones favorables, pero en cambio están mejor adaptadas a sobrevivir bajo severas condiciones de aridez estival (Alía et ál., 1995, 1997).

La singularidad genética de los pinos mediterráneos alberga aún más sorpresas. En general, las predicciones de diversidad genética suponen valores más altos en aquellas especies cuya área de distribución es más amplia. Sin embargo, en los pinares mediterráneos de la península ibérica no se cumple esta premisa (Soto et ál., 2010). *Pinus uncinata* es el pino ibérico con el rango más pequeño y una distribución más dispersa; sin embargo, su diversidad genética es la más alta entre los pinos peninsulares, más del doble que en *Pinus pinea* y *P. halepensis* cuya distribución es mucho mayor.

9.5. VULNERABILIDAD Y RESILIENCIA DE LOS PINARES

9.5.1. Relictos climáticos a través del tiempo

El impacto potencial que el cambio climático actual causará en la distribución y conservación de la biodiversidad es un tema de gran preocupación mundial. Una de las principales consecuencias del previsto aumento de la temperatura será que muchas especies de plantas y animales, en todo el mundo, están ya ascendiendo hacia altitudes y latitudes más elevadas en respuesta al cambio que están experimentando las condiciones ambientales del actual hábitat al que están adaptadas (Parmesan, 2006). Por ello, no resulta extraño que muchos de los modelos o proyecciones de distribución de especies en el futuro recojan estas tendencias (Thuiller et ál., 2008; Pereira et ál., 2010). Los cambios previstos no solo implican

la migración simultánea de numerosas poblaciones de organismos vivos, sino también el establecimiento generalizado de nuevas poblaciones en los ambientes extremos de su rango de distribución y la extinción de otras poblaciones en el punto de partida o retirada del proceso migrante (Hampe y Petit, 2005).

Los cambios climáticos y las variaciones en el área de distribución de especies han sido fenómenos recurrentes a lo largo de la historia de la Tierra. En el frente de retirada, los movimientos de retracción a veces no han sido completos, sino que parte de la población migrante permaneció en forma de una subpoblación relictas, aislada en enclaves donde las condiciones ambientales fueron benignas y no se vieron afectadas por el clima regional inhóspito circundante. Este fenómeno, de sobras conocido, se está revelando más común de lo inicialmente supuesto. Muchas especies terrestres, que se encuentran en latitudes altas y templadas, todavía mantienen ciertas poblaciones relictas en regiones en las que en su día habitaron durante los periodos glaciares del Pleistoceno (Hampe y Jump, 2011; Tzedakis et ál., 2013). Estas poblaciones residen cerca de los actuales márgenes de baja latitud de la distribución de la especie; por lo que su mayor antigüedad, en comparación con la población que sí migró, las dota de gran importancia para la conservación de la diversidad genética, la historia filogenética y el potencial evolutivo de la especie (Hampe y Petit, 2005). Durante la migración, tras el Último Máximo Glacial, muchas otras subpoblaciones se fueron aislando en el movimiento migratorio; estas que se quedaron en el camino también se convirtieron en relictas. El interés de todas estas poblaciones relictas, en cuanto a la conservación se refiere, reside en determinar qué procesos ecológicos y microevolutivos experimentaron, y cuáles son las perspectivas que las esperan frente al continuado cambio climático.

El término relicto climático fue acuñado en los albores de la biogeografía, para designar a aquellas especies cuya distribución geográfica se ha constreñido recientemente debido a los cambios del clima. Este concepto derivó de un objetivo fundamental de la biogeografía histórica: inferir las condiciones ambientales del pasado a partir de los cambios en la distribución de las especies. Esta última evidencia se ha centrado particularmente en el registro fósil, del tipo que sea, de una determinada especie. Sin embargo, el registro fósil no siempre es completo y a menudo los datos disponibles son escasos, dispersos, desiguales y a veces demasiado ambiguos como para inferir con detalle interpretaciones y reconstrucciones biogeográficas. No obstante, de ahí el interés de las poblaciones relictas, por encontrarse fuera del rango típico de distribución de una determinada especie, son una fuente complementaria de información para inferir esos climas pasados.

Tres tipos de relictos climáticos se han considerado fundamentalmente (Cox y Moore, 2010): i) relictos terciarios, cuya área de distribución fue retrocediendo progresivamente con las condiciones cada vez más frías y secas del Terciario Superior y el Cuaternario Inicial; ii) relictos glaciares, aquellas especies que tuvieron una amplia distribución durante los periodos fríos del Cuaternario pero que han experimentado una notabilísima contracción de su rango tras el Último Máximo Glacial; y, iii) relictos postglaciares, que aún persisten en regiones del planeta que experimentaron periodos más cálidos en los inicios del Holoceno

de lo que lo son actualmente. En la Sierra de Gredos el relictos del Terciario más afamado es el loro (*Prunus lusitanica*), con pequeñas subpoblaciones acantonadas en cuatro localidades (ríos Arbillas, Muelas y Arenal, garganta de Santa María) en la vertiente meridional del Macizo Central (López Sáez, 1995a, 1995b).

Virtualmente, todas las especies vivas actuales han experimentado recurrentes contracciones y expansiones de su rango de distribución a lo largo de su historia evolutiva. Por ello, para que una especie sea considerada un relictos climático depende, en gran medida, de cuánto ha reducido su rango en comparación con algún periodo que sirva de referencia, lo cual no deja de ser un poco arbitrario. En segundo lugar, que una especie sea clasificada como un relictos climático implica que el clima haya sido el factor principal y responsable de la reducción permanente de su distribución, aunque la relación no sea siempre fácil de discernir. Finalmente, la noción biogeográfica de los relictos climáticos tiende a esta focalizada en especies o al mayor rango taxonómico posible, aunque muchas especies tienen una distribución limitada por el clima en algunas zonas mientras que en otras partes de su área total pueden prosperar y expandirse fácilmente (Parmesan, 2006). Por ello, quizá en ocasiones sea más adecuado trabajar a niveles intraespecíficos y recoger toda la variabilidad de ambientes en los que viven las poblaciones de una especie que haya sido sometidas a una importante adaptación genética y variación fenotípica, acumuladas durante sus distintas trayectorias evolutivas. A su vez, trabajar a nivel de población puede revelar aspectos microevolutivos importantísimos y de gran valor para la conservación de la especie.

Tomando en consideración lo antes expuesto, Hampe y Jump (2011) han propuesto recientemente un uso diferente del concepto de relictos climático, que implica dos cambios conceptuales mayores. Primero, sugieren ir más allá del contexto biogeográfico puramente descriptivo, adoptando una postura más focalizada en una visión ecológica y (micro)evolutiva. Segundo, proponen abandonar el énfasis en la especie, para enfatizar en aquellas poblaciones que persisten cerca de su límite de tolerancia climática. Según los autores, esta reorientación del concepto de relictos climático provee un marco de trabajo que permite la formulación y test de hipótesis específicas acerca de la respuesta de las poblaciones naturales al medio ambiente cambiante. El marco conceptual propuesto les lleva, entonces, a definir los relictos climáticos como aquellas poblaciones de una especie que persisten en enclaves aislados bajo condiciones climáticas favorables, separados del área circundante que alberga condiciones que no permitirían la existencia de la especie.

El concepto de relictos climático está intrínsecamente relacionado con el de refugio que se vio en apartados anteriores; en tanto en cuanto el refugio es el área en la que sobreviven los relictos climáticos. A tal efecto, consideran entonces dos tipos de poblaciones relictas: i) aquellas que se originaron a partir de cambios en el rango de distribución durante el presente interglaciar (relictos del Holoceno; y, ii) las que sobrevivieron al menos una oscilación glacial completa aproximadamente *in situ* (relictos anteriores al Último Máximo Glacial).

El registro palinológico y los estudios moleculares (Sinclair et ál., 1999; Soranzo et ál., 2000; López Sáez et ál., 2014, 2017) demuestran que el pino albar

(*Pinus sylvestris*) fue una de esas especies cuyas poblaciones pueden considerarse en la Sierra de Gredos como relictos anteriores al Último Máximo Glacial, donde habría sobrevivido en los refugios hoy conocidos de distribución de este pino en estas montañas y probablemente en otros de los que desapareció.

Dos son los escenarios, no exclusivos entre ellos, que han permitido la persistencia de las poblaciones *in situ* durante largos periodos de tiempo: i) que la variación climática fuera baja; ii) que la posible variabilidad climática pudiera haber sido tamponada por un paisaje heterogéneo que contuviera hábitats parcheados y gradientes microclimáticos importantes. Como consecuencia de ellos, los relictos del Holoceno aparecen generalmente en áreas de pequeño tamaño que amortiguan el efecto de cambios climáticos limitados. Este es el caso, por ejemplo, de aquellas especies que viven únicamente en los ambientes de turbera de la Sierra de Gredos. Los relictos pre-Último Máximo Glacial, en cambio, son mayoritariamente exclusivos de paisajes heterogéneos que permiten la persistencia de las poblaciones bajo climas regionales diferentes mediante cambios altitudinales o de orientación de la pendiente.

A este segundo tipo pertenecen, con toda probabilidad, las poblaciones gredenses de *Pinus nigra*, con una distribución durante el Pleistoceno que con seguridad fue mucho mayor, pero que actualmente queda restringida a ciertos enclaves del sur de Gredos y algún enclave particular más en el norte del macizo, a altitudes y orientaciones relativamente variadas.

Aquellas regiones que acompañan ambos escenarios (relativa estabilidad climática a través del tiempo y heterogeneidad en el espacio), no solo cuentan con una elevada concentración de relictos climáticos, sino también con un elevado número de especies endémicas. La Sierra de Gredos es un magnífico exponente de todo ello. Tales regiones, como se ha visto antes, son áreas señaladas para la conservación, *hotspots* de biodiversidad. Debido a que las poblaciones de relictos climáticos existen y sobreviven muy cerca de los límites ambientales de tolerancia de la especie, estas dependen sobremanera de una baja estocasticidad ambiental; es decir, de que las perturbaciones que ocurren al azar (eventos extremos) tengan una frecuencia bajísima.

9.5.2. Perturbaciones, cambio climático, resiliencia y conservación

La habilidad de los ecosistemas para absorber las perturbaciones, cambiar y reorganizarse, manteniendo su identidad, estructura básica y funcionamiento, es la definición de resiliencia, un concepto clave de la ecología moderna (Holling, 1973). Esta noción está ganando mayor relevancia, pues la preocupación internacional sobre el cambio global se incrementa en referencia a su posible efecto sobre la biosfera.

El cambio climático es, sin lugar a dudas, una de las principales amenazas que se ciernen sobre los bosques de la península ibérica, pues puede alterar tanto sus estructuras como su dinámica. Los escenarios de cambio climático postulan

un aumento progresivo de la temperatura en las próximas décadas, con un aumento de la variabilidad de las precipitaciones y una mayor frecuencia de eventos extremos como las sequías o fuertes temporales de lluvia. En el caso de la Región Mediterránea, las predicciones de clima en el futuro señalan que en el año 2010 la precipitación media anual decaerá un 20% (hasta un 50% en verano), y la temperatura media anual se elevará de 3 a 4°C (Giorgi y Lionello, 2008). Estos datos son aún más alarmantes si se toma en consideración que los ecosistemas de alta montaña del sur de Europa serán de los más afectados por dichos cambios climáticos (Cubash et ál., 1996; Watson et ál., 1997), con las consecuencias preocupantes que todo ello puede suponer para los pinares altimontanos gredenses.

Los bosques ibéricos, muy vulnerables al cambio global, especialmente en la Región Mediterránea, podrán ver modificadas las áreas de distribución de muchas de sus especies como consecuencia del estrés hídrico, sequías más prolongadas e incremento de la temperatura (Hampe y Petit, 2005). Todo ello producirá alteraciones muy importantes en la vegetación de los bosques ibéricos, a escalas espaciales amplias, con cambios demográficos significativos e incluso mortalidad en algunos casos (Benito Garzón et ál., 2013; Coll et ál., 2013; Ruiz Benito et ál., 2013).

La mayoría de los trabajos que tratan la respuesta resiliente de los ecosistemas se han hecho desde una perspectiva neontológica; es decir, a partir del estudio de organismos vivos, evitando aproximaciones derivadas de una escala temporal preindustrial. Esto implica que los ciclos potenciales que definen los umbrales de un sistema jamás podrán ser definidos, ya que tales investigaciones apenas pueden desarrollarse bajo una aproximación de corto recorrido cronológico. La razón de estos hechos deriva, fundamentalmente, de la falta de estudios y proyectos interdisciplinares cuyo objetivo sea una concepción holística de la dinámica de los ecosistemas, de la dificultad de definir ciertos conceptos difusos como ecosistema estable y equilibrio dinámico, que con tanta frecuencia suelen adoptarse al hablar de resiliencia. Indudablemente, la transversalidad entre disciplinas demanda esfuerzos enormes, tanto a nivel humano como presupuestario, así como la definición de un nuevo glosario accesible a diversas disciplinas a caballo entre las ciencias naturales y las sociales (Gil Romera et ál., 2010).

La necesidad de entender las fluctuaciones ambientales del pasado, para mejorar nuestra comprensión acerca del cambio global actual, el manejo de la biodiversidad y la conservación, ha sido ampliamente aceptada (Oldfield, 2005), especialmente en el periodo de respuesta de los ecosistemas de montaña a los cambios ambientales (Tinner y Ammann, 2005). La evaluación del impacto del cambio climático en la biodiversidad es difícil de estimar, porque los cambios suelen ocurrir lentamente y los efectos del cambio climático interactúan con otros factores de estrés impuestos por el hábitat o la dinámica antrópica.

Como consecuencia de que los estudios paleoecológicos y arqueológicos implican, implícitamente, una aproximación de largo recorrido, la respuesta de los paisajes del pasado a las perturbaciones y los patrones de resiliencia de estos pueden ser revelados. El uso conjunto de ambas disciplinas ha demostrado ser una herramienta única y singular para determinar la dinámica de los ecosistemas

bajo distintos regímenes de perturbación, tanto naturales como inducidos antrópicamente (Birks, 1996; Willis y Birks, 2006).

Aún queda mucho por hacer, particularmente en la diagnosis de los *hotspots* o puntos calientes de la biodiversidad como la Cuenca Mediterránea, donde es necesario acometer medidas urgentes de actuación para estimar el funcionamiento de sus ecosistemas, su capacidad de respuesta y resiliencia frente a las perturbaciones, las del pasado y las que alberga el futuro. La Región Mediterránea de la península Ibérica es un caso excepcional para representar tales necesidades, pues entre su gran biodiversidad cuenta con un 83% de toda la flora europea y un 14% de esta son especies endémicas de la región (Rey Benayas et ál., 2002).

Afortunadamente, muchos investigadores en paleoecología (paleoecólogos) han ayudado a entender la funcionalidad de los ecosistemas a diferentes escalas temporales y espaciales, mejorando el entendimiento sobre los patrones de resiliencia y las respuestas a largo plazo de la vegetación en muchas regiones (Willis et ál., 2010). La mayoría de sus estudios han focalizado en la reconstrucción o historia de la vegetación bajo el auspicio de un disciplina singular: la palinología, más concretamente la paleopalinología. En la Sierra de Gredos se cuenta con diversos registros polínicos que vienen a demostrar estos hechos (López Sáez et ál., 2014, 2017).

La secuencia palinológica de Lanzahíta (López Sáez et ál., 2010b) es un magnífico ejemplo del umbral de respuesta y definición del tipo de perturbación dentro del marco de una naturaleza resiliente. En los casi 2700 años que recoge este registro, situado al sur de la Sierra de Gredos en el valle del Tiétar, se demuestra la existencia de un bosque natural de *Pinus pinaster* que permanece relativamente estable durante el Holoceno Final.

Los datos paleoambientales y los documentos históricos sugieren la existencia de complejas asociaciones a lo largo del tiempo, que tienen que ver tanto con la dinámica humana como climática y su relación con los procesos ecológicos que se producen. La conexión entre estos pinares y los regímenes de incendio es evidente, a veces mediada por el clima, otras por las actuaciones antrópicas relacionadas con el cultivo de olivos y cereales desde época romana y medieval. La respuesta resiliente de este pinar resinero habría sido imposible de identificar sin una perspectiva a largo plazo como la que permite dicho estudio palinológico. Esta misma aproximación es la que ha permitido, en este caso concreto, demostrar la naturalidad de estos ecosistemas de pinar cuya autoctonicidad ha sido discutida en numerosas ocasiones.

El caso anterior constituye, a su vez, un magnífico ejemplo de adaptación diferenciada de una especie de pino –el resinero– frente a una perturbación (los incendios). Sin embargo, esta misma capacidad de persistencia milenaria no se constata en los dos pinos altimontanos que viven en Gredos, el serrano y el cascalbo; sobre los cuales los fuegos han incidido sobremanera en su capacidad de regeneración natural, siendo la razón de la desaparición de muchos de estos pinares que existieron antaño e incluso hasta fechas recientes (López Sáez et ál., 2016a, 2016b).

Tanto *Pinus sylvestris* como *P. nigra*, a diferencia de *P. pinaster*, poseen cubiertas seminales que únicamente protegen al embrión a temperaturas inferiores a 70°C. Ante tales condiciones, el porcentaje de germinación es muy alto, casi del 90%. Sin embargo, ese valor de temperatura apenas es nada con los que se alcanzan durante los incendios, por lo que tras un fuego tal porcentaje disminuye drásticamente hasta casi ser nulo (Escudero et ál., 1997).

Ambos pinos altimontanos tienen semillas fotófilas, necesitan por tanto mucha luz para su germinación, por lo que inicialmente tendrían que tener gran capacidad de regeneración en los claros que se crean tras una perturbación, siempre y cuando esta no haya sido un incendio, el cual sería catastrófico. El fuego es, de hecho, una de las principales amenazas de estos pinos altimontanos en la península ibérica (Mason y Alía, 2000).

A pesar de la considerable cantidad de secuencias palinológicas disponibles para la península ibérica (Carrión, 2012), virtualmente ninguna de ellas ha sido utilizada por ecólogos, gerentes de la biodiversidad o autoridades de cualquier figura de protección a nivel nacional (Parques Nacionales, Naturales, etc.), a fin de evaluar la respuesta de la vegetación a las perturbaciones. De hecho, nuevas áreas son protegidas en España año tras año, y los métodos de estudio paleoecológico contribuirían definiendo las condiciones ecológicas basales, de partida, la historia natural de una determinada comarca; datos consustanciales que ayudarían sobremano para delimitar medidas de protección y conservación de los ecosistemas más eficaces.

Un ejemplo de lo anterior es el de los escasos reductos que aún persisten en la Sierra de Gredos de pino albar (*Pinus sylvestris*), en el puerto del Pico, sierras del Arenal y del Valle, Hoyocasero, Hoyos del Espino y Navarredonda de Gredos. Estos pinares se han singularizado recientemente y dos asociaciones fitosociológicas han sido descritas (López Sáez et ál., 2013). En muchas de estas localizaciones, además, se cuenta con análisis paleopalinológicos que han demostrado el carácter natural multimilenario de los pinares de pino serrano aquí existentes; por lo que este tipo de investigación, indudablemente, da pistas de gran valor sobre la historia biogeográfica de una determinada zona, permitiendo diseñar estrategias de conservación adecuadas a ella.



Fig. 111. Panorama del pinar de La Rubía (*Pinus sylvestris*) antes (izquierda) y después (derecha) del gran incendio que asoló la comarca de Arenas de San Pedro, El Arenal y Cinco Villas en 2009, que arrasó más de 300 ha.

La secuencia polínica de Serranillos (López Merino et ál., 2009; López Sáez et ál., 2009b, 2018) demuestra que en Gredos hubo un piso de pino albar durante al menos los dos últimos milenios, que permaneció relativamente inalterado hasta el siglo XII en el entorno del puerto del Lagarejo donde nace la garganta Eliza. La acción combinada de un pastoreo feroz y la recurrencia de los incendios hicieron que estos pinares sucumbieran entre los siglos XVII y XVIII, que hoy apenas persistan ejemplares dispersos en la zona de La Rubía junto al puerto del Pico. El paisaje actual de esta zona de alta montaña, ese denso e impenetrable piornal que parece natural, se originó por entonces, no antes, como claramente demuestran los estudios paleoambientales.

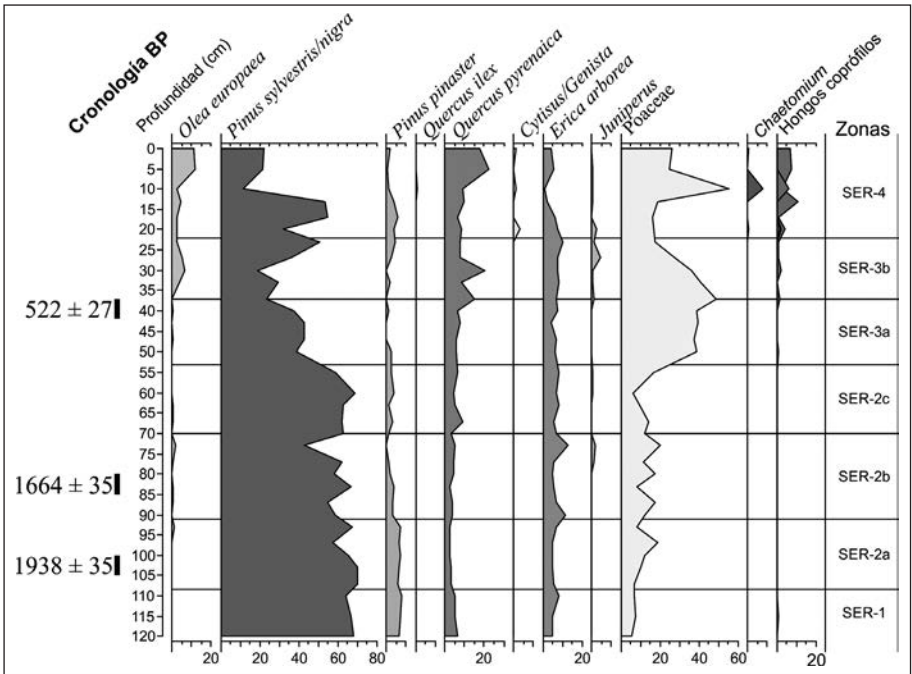


Fig. 112. Secuencia palinológica de la turbera del Puerto de Serranillos (modificada de López Merino et ál., 2009).

Afortunadamente, el área de distribución de este pino está englobada en el Parque Regional de la Sierra de Gredos. En la declaración de este parque, aparecida en el Boletín Oficial de Castilla y León (nº 124, Ley 3/1996), los objetivos propuestos en su artículo 2 señalan «la conservación y protección de la integridad de la flora y paisaje, así como su estructura funcional y la dinámica de sus ecosistemas, restaurando en lo posible estos y los espacios naturales que se hayan visto alterados por el impacto antrópico».

El registro polínico de Serranillos es el único que permite una aproximación a largo plazo de dicha dinámica y de los factores de perturbación que han asolado

estos pinares altimontanos durante los dos últimos milenios. Pero de momento no han sido considerados en la gestión del Parque Regional y los pinares de La Rubía podrían desaparecer. Tampoco, los resultados palinológicos recientes obtenidos en el puerto del Pico (López Sáez et ál., 2016a). Esperamos que en un futuro cercano, y este libro puede ser un punto de partida para ello, se tome en consideración el registro paleoambiental como una herramienta de trabajo para gestionar, desde la perspectiva que da el tiempo y los procesos ocurridos en los ecosistemas, más eficazmente la conservación de los pinares de la Sierra de Gredos. Indudablemente, un registro polínico particular no va a salvar un bosque de los efectos del fuego; pero si se considera la información aportada por él con suficiente antelación, es probable que ciertos bosques hoy no protegidos lo sean y se salvaguarde con ello su existencia.



Fig. 113. Vertiente septentrional de la Sierra del Cabezo. En el pasado, dos milenios atrás, estas montañas estuvieron pobladas de pinos. Sin embargo, como demuestra la secuencia polínica de Serranillos, la recurrencia de incendios intencionados y una voraz presión pastoral, acabaron con todo vestigio de esta vegetación arbórea y hoy sólo prosperan densos e impenetrables piñales y pajonales.

De hecho, el pastoreo, muy común en las sierras gredenses y mucho más intenso en el pasado, es uno de los factores que más imposibilita la regeneración natural del pino serrano (González Martínez y Bravo, 1999), al producirse, en su hábitat, precisamente en los meses más críticos, cuando las primeras plántulas están comenzando a establecerse entre primavera y otoño.

En la península ibérica, el trasiego de ganados y sus efectos nocivos sobre la vegetación son especialmente evidentes por debajo de 1400 m, pero en la Sierra de Gredos tienen mucha importancia a lo largo de las numerosas vías trashumantes

que cruzan en estas montañas y también en los abundantes descansaderos, bebederos y agostaderos que abundan por doquier. La situación límite en la que se encuentran algunos rodales de *Pinus nigra* y *P. sylvestris* en la vertiente meridional de Gredos, por encima de 1600 m, puede ser muy crítica si la presión del ganado se acentúa en estos hábitats de alta montaña. Ya no solo es el efecto directo del consumo potencial de sus hojas, o del pisoteo, sino la reducción significativa que se produce por la eliminación de plántulas en crecimiento, reduciendo la regeneración natural ostensiblemente hasta llevarla a situaciones de fracaso irreversible en ciertos años.

9.5.3. La dialéctica pinares-frondosas

Tanto en la Sierra de Gredos como en la Cuenca Mediterránea, pinos y quercíneas son las especies arbóreas dominantes. De la diversidad genética y área de distribución de los pinos ya se ha hablado anteriormente, pero la de las especies del género *Quercus* no les va a la zaga. De hecho, las quercíneas son mucho más diversas que los pinos, con taxones perennifolios de hojas siempre verdes y caducifolios con hojas deciduas.

En la Cuenca Mediterránea viven siete especies mayores de quercíneas perennifolias (Sheffer, 2012): *Quercus ilex* y *Q. rotundifolia* (encina) son las mayoritarias en la zona occidental y *Q. calliprinos* en la oriental; el resto son *Q. coccifera* (coscoja), *Q. suber* (alcornoque), *Q. alnifolia* y *Q. aucheri*. Las quercíneas decíduas son todavía más diversas, taxonómicamente hablando, con más de 35 especies; entre las que destacan, por ser las más comunes, *Quercus pubescens*, *Q. ithaburensis*, *Q. pyrenaica*, *Q. cerris*, *Q. infectoria*, *Q. libani*, *Q. robur*, *Q. faginea*, *Q. afares*, *Q. brantii*, *Q. frainetto* y *Q. macranthera* (Blondel y Aronson, 1999). A pesar de que las quercíneas suelen ser especies pioneras en muchos ecosistemas, en los mediterráneos se consideran etapas posteriores de sucesión que siguen a la etapa pionera de los pinos (Barbero et ál., 1998).

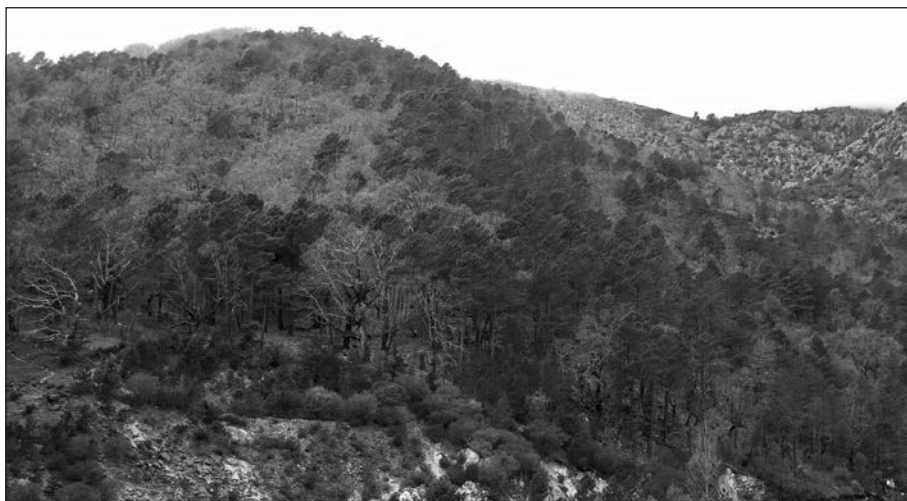
Al igual que los pinos, las quercíneas han sido sometidas a perturbaciones a lo largo de su historia. Este grupo ha evolucionado mediante el desarrollo de mecanismos de regeneración vegetativa muy fuertes y eficaces frente a dichas perturbaciones. En contraste, los pinos no pueden regenerarse vegetativamente y son productores obligados de semillas (exceptuando *Pinus canariensis*). Las semillas de pinos y quercíneas mueren rápidamente después de ser dispersadas, sin crear un banco de semillas persistente y viable en el suelo. Las bellotas de las quercíneas se secan a los pocos días y sus posibilidades de germinar decrecen drásticamente. Las semillas de los pinos van perdiendo poco a poco su viabilidad durante el primer año después de ser dispersadas; por ello, por ser obligados productores de semillas, muchos pinos han desarrollado piñas serótinas que se abren tras los incendios como mecanismo para asegurar un banco de semillas fructífero (Nathan et ál., 2001).

Teniendo en cuenta que muchos bosques de la Cuenca Mediterránea se caracterizan por asociaciones específicas entre pinos y quercíneas, difícilmente

podremos entender los patrones de resiliencia y vulnerabilidad de los pinares sin tener en cuenta a esas otras especies, las quercíneas, con las que tan a menudo conviven y compiten. La asociación más común entre pinos y quercíneas es la de *Pinus halepensis* y *Quercus rotundifolia*, a veces también con *Q. coccifera*, muy frecuente en las zonas costeras de la península ibérica así como en algún otro territorio termomediterráneo como el valle medio del Ebro. Pero muchas otras combinaciones son posibles, y la Sierra de Gredos es un fiel exponente de dichas posibilidades: *Pinus pinaster* convive con *Quercus rotundifolia*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica* y *Q. faginea*; *Pinus pinea* lo hace con las dos primeras; mientras que *Pinus sylvestris* y *P. nigra* llegan a coincidir con *Quercus pyrenaica*. La historia de pinos y quercíneas puede dibujarse siguiendo los periodos glaciares e interglaciares del Pleistoceno, durante los cuales las especies de ambos grupos taxonómicos fueron respondiendo mediante procesos de extensión, fragmentación, contracción y extinción a dicha variabilidad climática (Carrión, 2012).

A pesar de que los estudios acerca de la interacción específica entre pinos y quercíneas son abundantes, aún falta un cuerpo teórico y experimental suficiente para discernir qué parámetros son los más importantes en el control y colonización recíproca de sus respectivos ecosistemas. Estos son especialmente necesarios para entender qué cambios ocurridos en el pasado provocaron una retroalimentación (*feedback*) positiva favoreciendo la colonización, o cuáles supusieron el mantenimiento de condiciones relativamente estables bajo una retroalimentación negativa. Igual de interesantes son, si caben, las posibles interacciones entre diversas especies de pinos (Rouget et ál., 2001), pues los factores bióticos pueden ser tan importantes como los abióticos a la hora de determinar qué especies dominarán en las formaciones boscosas.

Aún persisten numerosas discrepancias sobre la baja capacidad de incorporación de las quercíneas tanto a sus propios ecosistemas como a los pinares, en contraposición a la dinámica positiva que experimentan los pinos. Más problemática es, si cabe, la perspectiva tradicional de considerar la clásica sucesión de un pinar a un clímax de quercíneas; e, incluso, obviar que muchos de los pinares que actualmente habitan en la península ibérica tienen carácter natural, como bien han demostrado los estudios palinológicos. Las quercíneas son fantásticas colonizadoras de áreas perturbadas, tanto de zonas abandonadas como reforestadas, a pesar de que la tasa de regeneración en sus propios ecosistemas sea baja. De otro lado, los rodales de pino son hábitats más adecuados para el establecimiento de las quercíneas comparados con los propios bosques de estas (Urbiet et ál., 2011). Este tipo de dinámicas suponen una curiosa paradoja entre las especies que dominan las etapas de sucesión en el paisaje y lo adecuado de su nicho de regeneración. En paralelo, teniendo en cuenta el uso de los pinos como especies de repoblación, su importancia en el paisaje se ha ido incrementando paulatinamente; como consecuencia de ello, muchos ecosistemas dominados por las quercíneas fueron y están siendo colonizados por pinos, puede incluso que con más intensidad que la regeneración de las quercíneas en sus propios bosques.



**Fig. 114. Formaciones mixtas de pino resinero (*Pinus pinaster*) y rebollo (*Quercus pyrenai-
ca*) en las inmediaciones del puerto del Alacrán, Piedralaves, Macizo Oriental de Gredos.**

Atendiendo a todo lo anterior, Sheffer (2012) ha propuesto tres posibles escenarios. El primero podría suponer un remplazamiento cíclico de los bosques maduros de quercíneas por un estadio intermedio compartido con los pinos. Este escenario podría ser muy probable al aumentar la frecuencia de las perturbaciones, fueran de origen natural o antrópico, especialmente una mayor recurrencia de los incendios. Aún no se conocen bien estas dinámicas, salvo en casos muy locales, como para predecir si estos sistemas pinos-quercíneas persistirían sin perturbaciones; o si este tipo de paisajes evolucionarían hacia un bosque maduro de quercíneas en el cual los pinos más viejos colapsarían o apenas sobrevivirían bajo condiciones de hábitats muy pobres (Zavala et ál., 2000).

La segunda cuestión, relativa al desarrollo de estos sistemas colonizados, por pinos o por quercíneas, es la que se refiere al conflicto semillas-plántulas. Esta sostiene que las condiciones favorables para la germinación de las semillas y una temprana supervivencia de las plántulas más pronto o más tarde son insuficientes, limitando el posterior crecimiento (Retana et ál., 1999). Cierta desajuste de esta naturaleza ha sido documentada en pinos, aunque mayoritariamente en procesos de colonización de las quercíneas pero no siempre (Sheffer, 2012). Por ejemplo, Zavala et ál. (2011) han demostrado que en áreas xéricas mediterráneas las quercíneas están ausentes debido a su poca capacidad de reincorporación, mientras que en el extremo méxico del Mediterráneo la mortalidad de los arbolitos de pino explica la formación de ecosistemas puros de quercíneas. En cualquier caso, la combinación entre las condiciones ambientales locales y la competencia vecina crea diferencias sustanciales en el crecimiento de pinos y quercíneas en ecosistemas mixtos. De hecho, los pinos son muy sensibles a la competencia interespecífica con las quercíneas, pues estas reducen sensiblemente su potencial de crecimiento al ser más resistentes (Gómez Aparicio et ál., 2011).



Fig. 115. Sierra del Arenal. En este tramo de la vertiente meridional del Macizo Central de Gredos conviven tres especies de pino (*Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris*) y otras tres de quercíneas (*Quercus pyrenaica*, *Q. rotundifolia* y *Q. faginea*).

Un tercer escenario, excitante en cierta manera, es el que supone la posible emergencia de nuevos ecosistemas, en los cuales las especies se combinan entre ellas siguiendo pautas y abundancias relativas que jamás tuvieron en el pasado en ningún bioma conocido, como resultado de una acción antrópica deliberada o inadvertida (Hobbs et ál., 2006). En este contexto, los ecosistemas mixtos pinos-quercíneas han de ser vistos desde una perspectiva temporal, en la cual los estudios paleoambientales tienen mucho que aportar. Ecosistemas mixtos de este tipo se conocen por las fuentes históricas, aunque los nuevos ecosistemas tendrían que diferir de los históricos en muchos aspectos como su estructura y dinámica; pero estos también tendrían que demostrar ser sostenibles, manteniendo su productividad, diversidad, resistencia, fertilidad y resiliencia.

Los procesos de colonización de los ecosistemas por pinos o por quercíneas son inherentes de la Cuenca Mediterránea. Deben ser vistos como procesos dinámicos donde la actividad humana siempre está presente; incluso sin recurrir a la emergencia de un nuevo ecosistema. Este escenario supone una limitación enorme respecto a los modelos potenciales de distribución de especies, pues estos difícilmente pueden proveer información sobre cómo las especies podrían adaptarse en el futuro a nuevos ecosistemas (Williams et ál., 2007; Fitzpatrick y Hargrove, 2009; García López y Allué, 2013a). Sea cual fuere la definición de estos (alterados, híbridos, novedosos), lo cierto es que los cambios son una constante en continuo movimiento en los bosques de pinos y quercíneas, y cómo no en sus formaciones mixtas. Se necesita incrementar el conocimiento de estos sistemas y saber cómo han cambiado en el pasado para predecir mejor su desarrollo futuro y manejarlos adecuadamente. De igual manera, se ha de profundizar en las características autoecológicas de las especies y en los procesos de competitividad interespecífica (García López y Allué, 2013b).

Algunas proyecciones demográficas realizadas en escenarios futuros (Coll et ál., 2013) confirman que las especies del género *Quercus* colonizarán una elevada proporción de áreas inéditas para ellas, probablemente como resultado del abandono de muchas masas forestales y los consiguientes procesos de sucesión vegetal, que, en cambio, incidirán negativamente sobre las especies de *Pinus*. Estos resultados coinciden con lo señalado antes, es decir, con el hecho de que las quercíneas sean menos sensibles, y con ello menos vulnerables, a los procesos de competencia que los pinos.

Cuando dos especies viven juntas, por ejemplo en el ecotono de sus hábitats concretos, de las cuales una es muy tolerante a la competencia y a la regeneración vegetativa (quercínea) y otra tiene una estrategia reproductiva basada exclusivamente en la dispersión de sus semillas (pino), se puede alcanzar un equilibrio dinámico, resiliente, en el que coexistan bosquetes de ambas o formaciones mixtas de las dos (Pacala y Levin, 1997; Murrell y Law, 2003; Ledo et ál., 2009). El patrón paisajístico más común podría ser un mosaico de parches aislados de cada especie, o un bosque continuo de ambas, cuya persistencia a largo plazo dependerá del equilibrio que alcancen entre ellas y de las perturbaciones que afecten dicho ecosistema, particularmente de las consecuencias que se deriven del calentamiento global venidero. La dinámica del pino serrano y el haya en el Pirineo meridional, por poner un ejemplo, sostiene la progresiva sustitución del primero por la segunda al ser esta más flexible fitoclimáticamente (García López y Allué, 2013b).

El caso del pino cascalbo (*Pinus nigra*) en la Sierra de Gredos puede ser otro magnífico ejemplo de este discurso. Desde un punto de vista geomorfológico, este pino ocupa laderas muy pronunciadas y afloramientos rocosos graníticos. Además, es una especie, como han demostrado los análisis dendrocronológicos, de elevada longevidad, con una gran capacidad competitiva en climas submediterráneos y continentales, donde los inviernos son muy fríos y las heladas muy probables, y donde la sequía estival se compensa con frecuentes tormentas veraniegas. Estas condiciones son poco favorables a las especies caducifolias, por lo que el pino cascalbo juega un papel de especie dominante en las etapas más avanzadas sucesionales, constituyendo la especie arbórea principal del dosel forestal (Regato y Del Río, 2009). Las zonas elevadas de las sierras del Arenal y del Valle son nichos ecológicos donde *Pinus nigra* tuvo un merecido protagonismo en tiempos pretéritos.

En situaciones de montaña, ciertas condiciones climáticas regionales pueden favorecer la instalación, con carácter estable y permanente, de los cuatro pinos que habitan en Gredos, sin que ello suponga la exclusión de especies de frondosas. Contrastes térmicos pronunciados, continentalidad o subcontinentalidad, topografías abruptas que limitan o impiden la edafogénesis, constituyen los ejemplos más típicos (Morla Juaristi, 1993) de situaciones que abundan en los territorios gredenses. Como sostienen Blanco Castro et ál. (1997), la dialéctica frondosa-conífera ha de ir por otros derroteros a los considerados en el campo de la sociología vegetal. El problema teórico no ha de ser determinar si coníferas

y fagáceas se combinarían en formaciones mixtas o, por el contrario, el paisaje estaría integrado únicamente por masas puras de unas y otras. Un ejemplo evidente lo encontramos en el abundante registro palinológico peninsular (Carrión, 2012), que permite establecer como hipótesis más probable la existencia, en el pasado como en el presente, y por qué no en el futuro, de bosques de coníferas, de frondosas y mixtos de frondosas y coníferas, con tipologías, estructuras y requerimientos ecológicos sumamente diversos.

9.6. LOS PINARES DE LA SIERRA DE GREDOS: PERSPECTIVAS DE FUTURO

La distribución geográfica de las poblaciones relictas, y su persistencia cercana a sus límites climáticos de tolerancia, tiene sustanciales connotaciones vitales tanto sobre su geografía como su genética (Hampe y Jump, 2011): i) aquellas poblaciones que están constreñidas principalmente por factores abióticos, pueden llegar a sobrevivir ante condiciones ambientales que temporalmente pueden acercarse o sobrepasar sus límites fisiológicos de tolerancia; ii) las poblaciones han de mantener un crecimiento poblacional estable a largo término a pesar de albergar una regeneración irregular; iii) las poblaciones tienen que desarrollarse dentro de un hábitat restringido cuyo tamaño limita su capacidad de carga y bajo un grado de aislamiento que limita las oportunidades de un flujo genético de larga distancia y el rescate demográfico a través de la dinámica metapoblacional.

Los mecanismos por los cuales las especies y poblaciones relictas hacen frente a las tres limitaciones antes señaladas son variados, en cuanto a estrategias se refiere, pero son los únicos que las permiten sobrevivir ante las particulares circunstancias que caracterizan su hábitat. A diferencia de los animales, las plantas no pueden escapar de condiciones de estrés ambiental, cuando se alcanza o supera el límite de tolerancia, pero sí pueden en cambio desarrollar ciertas adaptaciones morfológicas y fisiológicas que pueden, al menos, reducir el impacto negativo de su situación.

Las potenciales respuestas de las especies arbóreas dependerán de su plasticidad fenotípica y de su adaptación microevolutiva. Sin embargo, cuando la capacidad fenotípica de adaptación se excede, la adaptación genética es la única opción que les queda a los árboles. Cualquier respuesta microevolutiva de este tipo, por selección, requiere además que las poblaciones contengan una variabilidad genética adicional para rasgos adaptativos relevantes. En el caso de las especies ibéricas del género *Pinus*, Benito Garzón et ál. (2013) señalan que estas, como otras muchas, divergirán en sus respuestas demográficas frente a los cambios climáticos futuros básicamente de dos maneras: incrementando su tamaño y el grado de mortalidad. El incremento en la tasa de crecimiento está de acuerdo con muchos estudios previos que lo demuestran frente a temperaturas más cálidas. De igual manera, una tasa de mortalidad más elevada puede ponerse en correlación con un régimen de sequías más prolongados como el que se prevee en el futuro, aunque algunas poblaciones de pinos puedan estar mejor adaptadas a tales nuevas condiciones.

Resumiendo, la diversidad de respuestas frente al cambio climático ha de considerar también procesos adaptativos a través de cambios genéticos (Savolainen et ál., 2004) que permitan la adquisición de aquellos rasgos más favorables a la supervivencia de las especies. Evidentemente, el cambio genético debería ser lento e ir a la zaga del proceso de migración en búsqueda del óptimo ecológico. Parte de esta 'lentitud' se producirá gracias a la supervivencia de los individuos actuales, a partir de los cuales el establecimiento de nuevos árboles con genotipos más adecuados se producirá lentamente. En efecto, la adaptación de especies con poblaciones muy fragmentadas y poca capacidad de migración, como ocurre con *Pinus nigra* y *P. sylvestris* en la Sierra de Gredos, podría llegar a ser incluso todavía más lenta.

¿Qué ocurre con las poblaciones de relictos climáticos cuando los factores que las constriñen son de tipo biótico? Aunque el clima haya sido el factor que más ha afectado a las poblaciones de relictos climáticos durante su historia evolutiva, apenas es nada en comparación con el impacto directo que sufren estos relictos a causa de la actividad humana. Los seres humanos han eliminado millones de hectáreas de bosque de la superficie del planeta, extirpándolas y causando la extinción de numerosas especies, entre ellas poblaciones de relictos climáticos. Médail y Diadema (2009), hace pocos años, señalaron cómo la distribución de los refugios en la Cuenca Mediterránea coincide en un 25% con aquellas áreas de mayor densidad en demografía humana.

En la Sierra de Gredos, los relictos climáticos, particularmente los pinos, se concentran en áreas relativamente benignas (como la vertiente meridional del macizo) o en paisajes húmedos de montaña que tienen un ingente y creciente valor tanto para las actividades socioeconómicas como para el turismo. Afortunadamente, gran parte de estas montañas están hoy protegidas bajo el paraguas del Parque Regional de la Sierra de Gredos. Pero también lo están porque muchas de las actividades más cotidianas del ser humano pasaron de llevarse a cabo en la alta montaña a trasladarse a los fondos de los valles.

La historia biogeográfica de los bosques de la Sierra de Gredos, y por extensión del conjunto del Sistema Central, ha sido tratada en detalle por López Sáez et ál. (2014). Véase la figura posterior como síntesis de ella. Durante el desarrollo de las primeras comunidades productivas, a lo largo del Neolítico, el impacto del ser humano apenas se sintió en estas montañas pues la gran parte de los yacimientos se ubican en fondos de valle; los fuegos que por entonces ocurrieron fueron naturales. Sin embargo, durante la Edad del Cobre o Calcolítico, en el III milenio a.C. (5 mil años atrás), el impacto del ser humano sobre los ecosistemas se incrementó exponencialmente al crecimiento demográfico.

Aún así, en esta fase de la Prehistoria así como en las siguientes, los ecosistemas de alta montaña siguieron indemnes, pues la mayor parte de las actividades diarias (agricultura, ganadería, caza, pesca, recolección) se limitaron de nuevo a las zonas más fértiles de los ríos, a las cuencas medias de los valles con potencial pastoral y agrícola. Ni siquiera durante el desarrollo de los afamados castros abulenses de la Segunda Edad del Hierro, ni tampoco tras la llegada del poderoso Imperio Romano, se alteró la estructura de los bosques de alta montaña de la

Sierra de Gredos. Por entonces, estas gentes apenas limitaban su presencia en las altas cumbres a un trasiego de ganados trasterminantes entre los pastos de altura y el de los valles donde ubicaban su hábitat.

Sin embargo, durante el periodo visigodo (siglos V-VIII d.C.) se produce una deforestación brutal de los pinares de alta montaña, a la vez que proliferan etapas seriales como brezales y piornales y empieza a cultivarse intensamente el olivo a menor altitud. Este es el primer gran periodo o proceso de antropización que afectó a los pinares gredenses, tanto a los altimontanos como a los basales, pues el pino resinero siguió una dinámica parecida. Es probable que este proceso se viera además favorecido por el advenimiento de un periodo climático especialmente adverso, el que se ha denominado periodo frío altomedieval, durante el cual bajaron notablemente las temperaturas y las precipitaciones se mostraron muy irregulares con algunos eventos extremos. Durante la dominación islámica posterior, los bosques de Gredos se recuperaron (López Sáez et ál., 2016a, 2016b, 2018).

A partir del siglo X se inicia la expansión cristiana por la provincia de Ávila; al principio ocupando básicamente zonas de valle para a partir del siglo XII iniciarse la habitación de la alta montaña. Esta fue lenta; aunque a mediados del siglo XIV el *Libro de la Montería* ya nos habla de un paisaje muy agreste donde la huella humana ya empezaba a ser realmente importante, sobre todo a finales de dicho siglo cuando muchos de los poblados serranos gredenses adquieren su carta de villazgo en 1393, caso de Arenas de San Pedro, Candeleda, Mombeltrán y La Adrada (Chavarría y González Muñoz, 2000), durante el reinado de Enrique III. Con la dominación cristiana de la alta montaña gredense, a pesar de lo adverso del territorio, los pinares empiezan de nuevo a degradarse de manera paulatina a la vez que las zonas de pastos se incrementan exponencialmente.

A partir del siglo XIII, la trashumancia de larga distancia o 'gran trashumancia' alcanza su máxima expansión. En estos momentos, el paso de ganados a través de la Sierra de Gredos se intensifica, toda vez que desaparece el peligro de la amenaza islámica en los territorios del sur. A través de las tierras de la Corona de Castilla se genera un circuito de trashumancia de gran envergadura que recorre cañadas durante más de 800 km, organizado bajo el Honrado Concejo de la Mesta fundado en el año 1273 por Alfonso X; no tanto para aglutinar las múltiples mestas locales hasta entonces existentes, sino como marco legal para todos los ganaderos de su reino y el reconocimiento oficial de la trashumancia a gran escala dentro del marco de la monarquía feudal. De hecho, las cañadas reales castellanas, caso de la que circula por el puerto del Pico, fueron definidas y jerarquizadas por las leyes mesteñas. Este paso de montaña se convirtió, entonces, en la principal vía trashumante de la Sierra de Gredos; de tal manera que la antigua calzada romana pasa a ser un ramal de la Cañada Real Leonesa Occidental. Con la concesión regia a estos pasos trashumantes, los ganados eran protegidos y los pastores exonerados de impuestos de tránsito. El trasiego de ganados, por este puerto gredense del Pico, generó además una serie de beneficios de pastos protegidos para los pastores en tránsito así como tributos de paso a otros comerciantes, todo lo cual benefició a los asentamientos colindantes a la cañada.

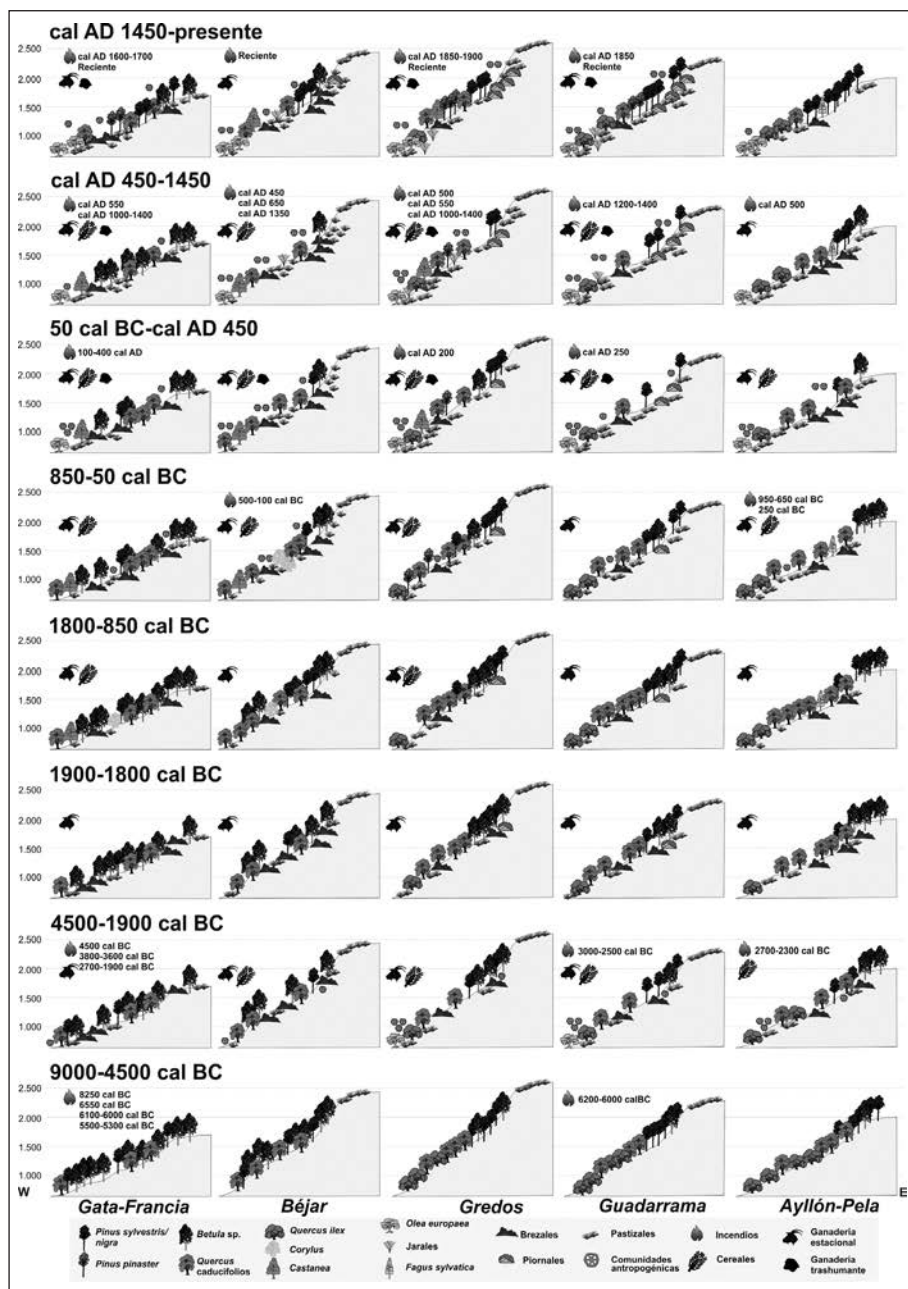


Fig. 116. Esquema sintético de la evolución de la vegetación en el Sistema Central durante el Holoceno.

Durante los siglos XV y XVI, con el esplendor de La Mesta en la Edad Moderna, la trashumancia a través de Gredos sigue teniendo su punto de atención en la Cañada Real Leonesa Occidental a su paso por el puerto del Pico, continuando la protección de los ganados trashumantes al amparo del Honrado Concejo de la Mesta y los privilegios otorgados a este por parte de los Reyes Católicos. Los pinares altimontanos siguieron degradándose por entonces en Gredos, mientras que en los valles se cultivaba el olivo, los cereales y las leguminosas, y el pino resinero experimentaba cierta recuperación (López Sáez et ál., 2016a, 2018).

A partir de los siglos XVII y XVIII se configura el paisaje que caracteriza actualmente la alta montaña gredense: una extensión infinita, una alfombra amarilla de piornales impenetrables en los que no aparecen los pinos, salvo en contadas ocasiones. Fue durante estos siglos cuando el ser humano intervino de una manera definitiva sobre los paisajes de la alta montaña de Gredos: empezó a quemar los pinares, a talarlos, incluso los piornales, para así conseguir zonas aclaradas donde pudiera extenderse el pasto que debía alimentar a una cabaña ganadera importantísima. En estos siglos la presión pastoral es enorme, y los pocos pinos que por entonces estuvieran rebrotando pasaron a formar parte de la dieta del ganado doméstico. En paralelo, en este marco cronológico se produjo un periodo de detrimento climático muy inestable, la conocida como pequeña Edad del Hielo. De alguna manera, esta inestabilidad climática tuvo que afectar a las poblaciones gredenses, especialmente durante el siglo XVII cuando Gredos, como toda Castilla, sufre los influjos de la crisis generaliza en Europa como consecuencia del retroceso del progreso económico, para a principios del siglo XVIII reducirse su población respecto a los siglos precedentes. La gestión, por parte de los nobles, de las zonas de pastos altimontanos, comienza a quebrarse, todo lo cual favorece la eliminación discriminada de los bosques y su roturación para la introducción de nuevos cultivos, sobre todo en el valle del Tiétar.

Sumamente informativos son los resultados derivados del estudio de series cronológicas obtenidas en maderas fósiles o troncos de *Pinus nigra* y *P. sylvestris* obtenidas en Gredos (García Calvo, 2004; García Calvo et ál., 2005; Rubiales et ál., 2007; Génova et ál., 2009). A tal respecto, destaca el enorme hiato existente entre la datación subfósil más reciente (1158 d.C.) y los ejemplares más longevos que se conocen en la Sierra de Gredos, que datan del año 1667 d.C. salvo alguna excepción (Génova et ál., 1993, 2008). Entre ambas fechas hay unos 500 años de diferencia, entre los cuales no se ha podido localizar ninguna tronca fosilizada. Esto podría relacionarse con la deforestación que sufrieron estas montañas durante la Edad Media, particularmente durante el periodo visigodo (450-1100 d.C.) en el cual se desarrolló una economía muy basada en estrategias ganaderas y en el uso del fuego como elemento deforestador; que se continuó durante el periodo feudal (1100-1450 d.C.) con el aumento demográfico tras la Reconquista, que conllevó una intensificación de la economía rural y grandes desplazamientos de ganados trashumantes por la Sierra de Gredos (López Sáez et ál., 2014, 2016b).

La desaparición de muchos pinares de la alta montaña de Gredos no ocurrió únicamente en fechas medievales, sino que también en otras más recientes

algunas de las masas más importantes fueron objeto de cortas sistemáticas mediado el siglo XX. En el término municipal de Cuevas del Valle, por ejemplo, entre el puerto del Pico y el Collado de la Centenera, se hicieron tres cortas abundantes de pinos serranos en el trienio 1954-1956 en los parajes de Era Cardosa, Cañamarejo y Los Helechares. Por ello, no es raro que esta zona hoy en día no encontremos prácticamente ningún pino serrano (alguno queda en La Covatilla), el cual sí aparece algo más abundante hacia el este en el paraje de La Rubía. Según los testimonios orales, los pinos serranos que por entonces se cortaron eran descomunales, y a pesar de estar dispuestos en laderas sumamente inaccesibles fueron eliminados sin piedad. Algunos ejemplares eran tan voluminosos que ni siquiera hubo manera de sacarlos del monte y aún perduran sus esqueletos caídos en el suelo.

En Piedralaves, al sur de la Sierra del Valle, ocurrió otro tanto, pero en este caso fueron cientos de grandes pinos cascabelos (de hasta 2 m de diámetro) los que se cortaron durante la postguerra; los afamados ‘matusalenes’ en palabras de Gonzalo Baquera, un amante y gran naturalista de estas tierras de Gredos (Génova et ál., 2009b).

Entre San Esteban del Valle y el puerto de Serranillos también tuvo que haber una masa importante de pinos serranos, seguramente acompañados de cascabelos. Los datos palinológicos de secuencias en esta zona (López Sáez et ál., 1997, 2009b; López Merino et ál., 2009) dan buena cuenta de ello, así como de su desaparición progresiva según el impacto de las actividades ganaderas y la incidencia recurrente de los incendios aumentó durante la Edad Media.

La documentación medieval nos habla de un famoso pinar llamado Pinar de Añes o Añez, que ocupaba en el Concejo de Mombeltrán las laderas norte y sur desde el puerto del Pico al de Serranillos, enlazando con el pinar serrano de Hoyocasero (Martínez Ruiz, 1999). Este pinar fue objeto de disputa entre el Concejo de El Colmenar (Mombeltrán) y la ciudad de Ávila, como se recoge en un documento de 1461 (Luis López, 1990; Del Peso y Sierra de Grado, 1998). Desafortunadamente este pinar desapareció, ya no existe, y lo único que nos ha quedado de él es la masa relictas de pinos serranos que aún perdura en Hoyocasero, así como las muchas troncas muertas fosilizadas que se encuentran en el área donde antaño estaba el Pinar de Añez (Mancebo et ál., 1993; Rubiales et ál., 2007; Génova et ál., 2009).

Algo parecido pasó en la jurisdicción de Pedro Bernardo, donde los dos últimos pinos serranos sucumbieron al efecto devastador del enorme incendio de 1986 que arrasó 6652 ha, al que se unió otro en el mismo municipio en el año 2000 que acabó con otras 6800 ha. Al parecer estos serranos tenían casi 400 años de edad (Martínez Ruiz, 1999).

En los montes de La Abantera, en el término municipal de San Esteban del Valle, aún sobreviven unos cuantos pinos serranos, a casi 1450 m, a pesar de que esta montaña ha sido asolada por el fuego en numerosas ocasiones durante el pasado siglo XX.

En la garganta de Los Galayos, que forma parte de la cabecera del río Pelayo, un devastador incendio en el año 1990 puso en serio peligro la población de cascalbos de Guisando, particularmente el monumental Pino Bartolo. Afortunadamente esta subpoblación resistió el empuje del fuego protegida al amparo de una gran laja granítica y un arroyo estacional, e incluso podría decirse que desde entonces este pinar se está regenerando poco a poco.

No ha ocurrido lo mismo con las subpoblaciones de cascalbos y serranos de las sierras del Arenal y el Valle, donde las huellas de los incendios son tan frecuentes como poco abundantes son hoy en día estos pinos. De ahí que solo persistan los más viejos, ejemplares añosos de gran talla que sobrevivieron a los incendios, actualmente amenazados por la propagación de numerosos pinos resineros jóvenes. Por ello, no es nada raro que abunden troncos secos de antiguos pinos centenarios que aún se mantienen en pie, tal vez muertos por fuegos o rayos, pero el riesgo de incendio sigue siendo muy alto. De hecho, la Sierra del Arenal ha sufrido dos incendios devastadores en las últimas décadas, en 1998 y en 2009, que irremisiblemente han dado lugar a este aspecto desolado de sus pinares altimontanos. Casavieja sufrió, igualmente, un incendio terrible en 2005 que acabó con muchos serranos y cascalbos.

El denso pinar de pino serrano de las Chorreras de La Lancha es, quizá, una excepción a tan malos augurios. Abrigado en una situación de vaguada y protegido por descomunales lajas graníticas (lanchas), los incendios no le han afectado y su estado de conservación es bueno e incluso parece que el pino serrano le está ganando la partida al preponderante pino resinero. Por ello, en esta subpoblación abundan relativamente los ejemplares que sobrepasan el metro de diámetro, algunos de los cuales enraízan directamente sobre el cauce del arroyo.

La reorganización orquestada que han realizado los seres humanos de la mayor parte de biomas de este planeta ha afectado singularmente a los ecosistemas dominados por los pinos (Richardson et ál., 2007): incremento del impacto de patógenos (nativos e introducidos), invasión de especies alóctonas, mayor incidencia del fuego o eliminación de los incendios en aquellos ecosistemas proclives a él, deforestación, reforestaciones, extracción abusiva de madera, etc. La lista podría ser interminable. Lo que sí queda claro es que muchos de los patógenos, como las plagas de insectos, son más comunes en aquellos monocultivos de pinar producidos y alterados por el ser humano.

En la Sierra de Gredos tenemos un caso muy evidente de cómo la actividad antrópica ha promovido el desarrollo de una hemiparásita que singularmente afecta a los pinos y a numerosos bosques españoles (López Sáez, 1995c), el muérdago (*Viscum album*). Esta planta parásita se ha documentado en al menos 36 provincias y 15 comunidades autónomas del país (López Sáez, 1993b, 1993c; López Sáez y Sanz de Bremond, 1993; Aparicio et ál., 2002). El muérdago que parasita a los pinos corresponde a la subsp. *austriacum*, habiéndose encontrado parasitando a todas las especies de pinos españolas, excepto a *Pinus pinea*, principalmente por el centro y sur de la península ibérica (López Sáez y Sanz de Bremond, 1992; López Sáez, 1993d, 1994).

En Ávila, el muérdago afecta sobremanera a *Pinus pinaster* y en menor medida a *P. nigra* y *P. sylvestris*. De las poblaciones afectadas por esta plaga hay que destacar los pinares del valle de Iruelas y el pinar de Hoyocasero (Sierra de Grado et ál., 1990), por formar parte de la Red de Espacios Protegidos de Castilla y León; y por corresponder, en ambos casos, a pinares naturales de especies de montaña. Lo curioso de la distribución de esta parásita en Gredos es que únicamente lo hace en su vertiente septentrional, que no en la meridional (López Sáez, 1992). En cualquier caso, lo preocupante de este caso es que la hemiparásita está invadiendo cada vez más los pinares gredenses, con una virulencia creciente y con un mayor número de matas de parásita por pie de árbol. Esto se advierte en el valle del Alberche y en la Comarca de Pinares; y la razón es la creciente alteración que sufren estos pinares de *Pinus pinaster* desde antaño. A ello podría sumarse que en estas zonas se han realizado constantes plantaciones con linajes de pino resinero que no son naturales de estas montañas, de ahí que quizá la virulencia sea mayor de lo que inicialmente podría ser en los linajes autóctonos. De hecho, en el valle del Tiétar la parásita aún no ha sido detectada.

A pesar de que se puede adelantar que habrán amplios cambios en los rangos de distribución de numerosas especies forestales en el futuro, nuestro entendimiento actual sobre la paleoecología, la genética o las características ambientales futuras que albergarán a las poblaciones de relictos climáticos, son demasiado escuetas como para anticipar su persistencia o desaparición.

La resiliencia histórica, multimilenaria en el caso de las poblaciones representadas por los cuatro pinos de la Sierra de Gredos, demuestra que no podemos simplemente asumir y esperar que estas poblaciones acaben por sucumbir a los cambios climáticos previstos. Lo único cierto es que el clima está cambiando, que la temperatura lleva ya más de un siglo elevándose progresivamente, y que los eventos extremos son cada vez más abundantes y recurrentes. Hasta qué punto todo ello podrá afectar a pinares, como los de Gredos, que en algunos casos (*Pinus nigra*, *P. sylvestris*) representan poblaciones del todo marginales, es una pregunta todavía sin respuesta, pero sobre la cual ya podemos empezar a arrojar luz a través de este trabajo. ¡El riesgo de extinción es enorme!

Las masas de pino cascalbo de Gredos, por ejemplo, exceptuando la de Navalacruz, están hoy reducidas a rodales dispersos o pequeños bosquetes, todo lo cual condiciona sobremanera una mínima capacidad de respuesta frente al cambio climático y multitud de agresiones. A ello se suma el hecho de contar con una composición demográfica muy desequilibrada, en la que mayoritariamente abundan ejemplares longevos y añosos, con pocos individuos intermedios o jóvenes, de ahí que su capacidad de regeneración sea prácticamente nula (Gandía et ál., 2005). Por ello, es frecuente que el pino calcalbo esté siendo invadido por el pino negral o resinero, mucho más frugal y adaptable a las perturbaciones (López Sáez et ál., 2016c).

Los pinares de Gredos podrán enfrentarse a los retos del futuro de varias maneras: adaptándose a las nuevas condiciones climáticas y a los distintos regímenes de fuego, migrando, o extinguiéndose (Aitken et ál., 2008). Considerando que

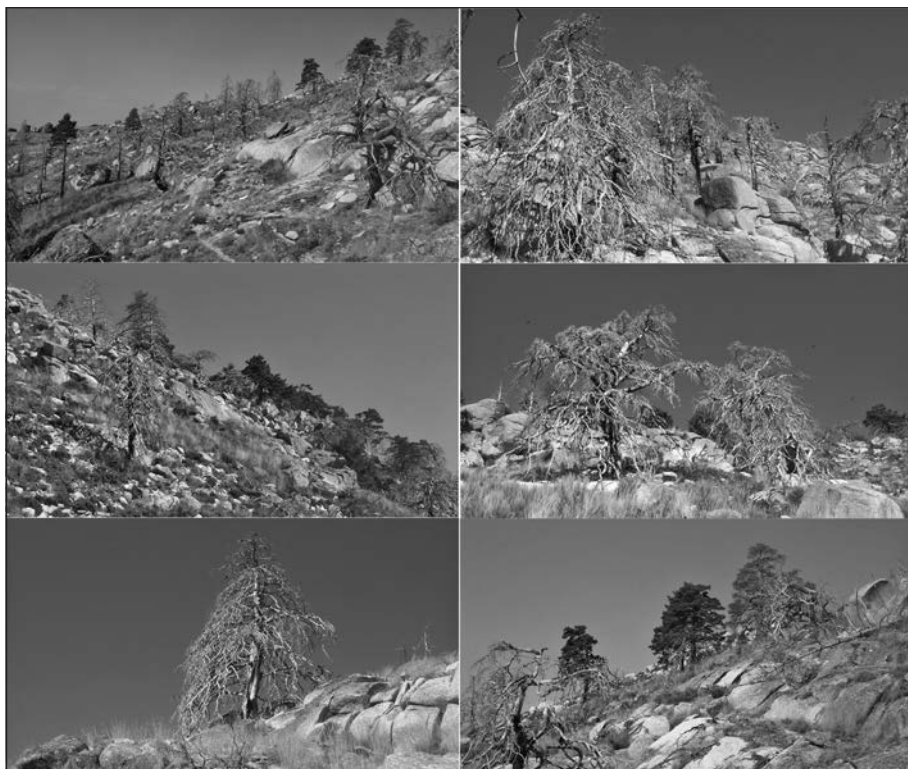


Fig. 117. Imágenes dantescas del pinar de La Rubía. En alguna hasta los buitres leonados sobrevuelan este pinar pregonando su riesgo de extinción inminente. El fuego y el sobrepastoreo han abatido un bosque maravilloso y único en Gredos.

la tasa de migración de muchas plantas parece insuficiente para salvar los rápidos cambios climáticos que muestran los modelos futuros (Malcolm et ál., 2002; McLachlan et ál., 2005), una persistencia a largo plazo de los pinares gredenses debería estar en relación con su adaptación *in situ* (Hoffmann y Sgrò, 2011), tal y como llevan haciendo miles de años frente a la variabilidad climática.

Los pinos de Gredos cuentan con una diversidad genética suficiente que puede actuar a su favor. No obstante, cierta diferenciación genética, en aquellos caracteres relacionados con los nuevos cambios que vendrán, ha de ser también esperada (Budde et ál., 2014).

Teniendo en cuenta el área de distribución realmente ocupada en la actualidad (AOA), el área potencial actual (APA) y futura (APF) de una determinada especie, Felicísimo et ál. (2012) han propuesto un índice de vulnerabilidad (IV) que las relacionaría cuantitativamente. Este indicador lo definen con la siguiente fórmula:

$$IV = 1 - [(APF \cap AOA) \cdot (APF \cap APA)]$$

El primer componente de la fórmula es la intersección entre el área potencial futura y el área realmente ocupada en la actualidad en tanto por uno. Básicamente vendría a definir el área que se ha perdido entre la actualidad y la que potencialmente ocupará la especie en el futuro. Indicaría la posibilidad de que las poblaciones hoy existentes se mantengan en su distribución actual.

El segundo componente de la fórmula es la intersección entre el área potencial futura y el área potencial actual en tanto por uno. Estimaría la persistencia del área potencial frente a los cambios climáticos futuros, penalizando su cambio espacial a pesar de que el área potencial futura pueda seguir siendo relativamente amplia. Lógicamente, si el área potencial actual se mantiene en el futuro, APF y APA tienden a igualarse y el segundo componente de la fórmula se acerca a 1, por lo que el índice de vulnerabilidad disminuye. Ambos componentes se multiplican porque se les supone un efecto sinérgico. Este índice toma valores positivos cuando se produce una reducción en las intersecciones de las áreas, pero puede tomarlos negativos si hay una expansión de las áreas potenciales o si el área actual entra íntegramente dentro de las futuras.

De acuerdo a los valores que tome el índice de vulnerabilidad (IV), los autores han considerado distintas categorías de vulnerabilidad:

Categoría	Vulnerabilidad	IV
A	Crítica	$IV \geq 0.95$
B	Muy alta	$0.85 \leq IV < 0.95$
C	Alta	$0.70 \leq IV < 0.85$
D	Media	$0.40 \leq IV < 0.70$
E	Leve	$0.00 \leq IV < 0.40$
F	Inexistente	$IV < 0.00$

Esta metodología la han utilizado para estimar los valores de vulnerabilidad de algunas especies forestales españolas frente al cambio climático futuro. Los valores de IV que han obtenido con las cuatro especies de pinos presentes en la Sierra de Gredos han sido: *Pinus nigra* (IV: 0.02, categoría E), *P. pinaster* (IV: 0.70, categoría C), *P. pinea* (IV: 0.55, categoría D) y *P. sylvestris* (IV: 0.90, categoría B). De acuerdo a estos datos, las especies de pino más vulnerables al clima del futuro serían, por este orden, el pino serrano, el resinero, el piñonero y finalmente el cascalbo.

En cualquier caso, los datos anteriores deben ser tomados con precaución al estar muy mediatizados por la relación entre el área real actual y el área potencial actual; que en cierta manera no es más una magnitud directamente relacionada con la pérdida de masa forestal ante la progresiva antropización de los pinares. Por ejemplo, según Felicísimo et ál. (2012), *Pinus pinaster* estaría ocupando actualmente solo un 9% de su área potencial (12 390 km² frente a los 141 437 km² potenciales); *P. sylvestris* un 19% (12807 km² frente a 67 295 km² potenciales);

P. pinea apenas un 1% (648 frente a 123 655 km² en potencia); y *P. nigra* un 25% (12 841 frente a 51 075 km²). Estos datos difieren sensiblemente de los presentados por Benito Garzón et ál. (2008a). Otros índices semejantes han sido propuestos por organismos internacionales (Rowland et ál., 2011) con el objetivo de estimar la vulnerabilidad de las especies frente al cambio climático.

A pesar de las muchas perturbaciones de origen antrópico que han afectado a los pinares, desde hace milenios (Rubiales et ál., 2012), los pinos son tenaces, resistentes, persistentes, capaces de florecer bajo regímenes de perturbación elevados (Richardson et ál., 2007). Talas, reforestaciones, alteración de biotas, incremento del ozono ambiental, aumento de los niveles de gases y polulantes industriales, el cambio climático, la introducción de especies invasivas y alóctonas, plagas y patógenos, etc., constituyen una lista infernal de potenciales factores de riesgo para los pinares. Si todas ellas se suman, muchos pinos pueden ser empujados más allá de sus umbrales de tolerancia.

Por todo ello, solo cabe esperar que el ser humano deje de ser la mayor amenaza para los pinares de la Sierra de Gredos, para esas poblaciones de relictos climáticos tan únicas y singulares de estas montañas. Las extinciones causadas por el hombre son las más rápidas, y a menudo irreversibles.

Hace unos años, Gandía et ál. (2005) caracterizaban muy detalladamente los montes con *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* de la Sierra de Gredos. En las poblaciones más occidentales (Guisando y Sierra del Arenal) reconocían hasta 32 rodales con una densidad media de 12 pies/ha y 11 595 árboles en total. En las de Casavieja los datos eran 12 rodales, 20 pies/ha y unos 5354 individuos. En Piedralaves 16 rodales, 17 pies/ha y 5057 ejemplares. En La Adrada 15 rodales, 12 pies/ha y 5054 árboles. En el valle de Iruelas 60 rodales (el más numeroso), 18 pies/ha y 27 665 árboles. En la localidad vecina de El Tiemblo, 24 rodales, 7 pies/ha y 1688 árboles. Finalmente, en Navalacruz, un solo rodal con una densidad alta (80 pies/ha) y unos 4000 individuos. Si hiciéramos una suma de estos datos, resultaría que en la Sierra de Gredos contábamos con más de 60 mil individuos de pino cascalbo, sin añadir algunos no mencionados por los autores.

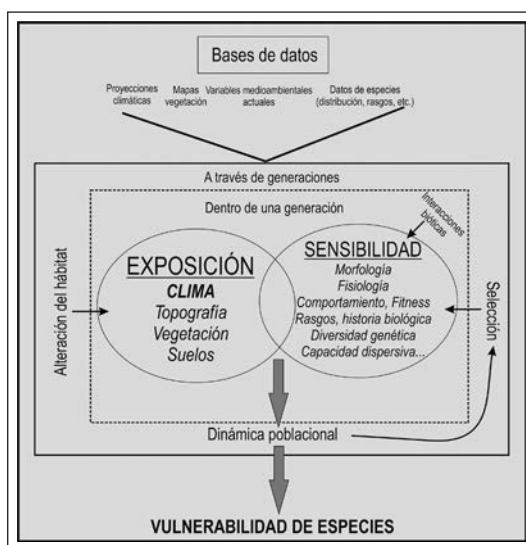


Fig. 118. Factores asociados con la sensibilidad y la exposición considerados en las evaluaciones de vulnerabilidad de especies (modificado de Rowland et ál., 2011).

Esta situación, desafortunadamente, está muy lejos de la realidad actual, pues la mayor parte de las masas citadas han sido esquilmadas hasta la extenuación y no creemos que a día hoy subsista ni la décima parte de dichos ejemplares. Estos datos se antojan aún más significativos si tenemos en cuenta que cerca del 80 por ciento de dichos árboles corresponden a la bien conservada masa de Navalacruz, por lo que en el resto de la Sierra de Gredos probablemente no queda ni un 5 por ciento de lo que antaño hubo.

El registro paleoambiental (palinológico, antracológico, troncas, etc.), al que nos hemos referido en multitud ocasiones en este libro, puede darnos muchísimas pistas sobre las causas concretas que provocaron la degradación o desaparición de los bosques de pino en muchos ámbitos de la Sierra de Gredos, así como del momento en que estos hechos se produjeron. Desafortunadamente, a pesar de que en la actualidad se cuenta con algo más de 60 registros polínicos, muchas zonas gredenses aún están inexploradas o lo están pero con muy poco detalle cronológico por la falta de dataciones radiocarbónicas en algunos depósitos (López Sáez et ál., 2014).

Ninguna información paleoambiental tenemos, por ejemplo, en la interesantísima Sierra del Valle, donde es cierto que las turberas escasean. Tampoco contamos con datos en la no menos interesante Sierra del Arenal, donde, como en la anterior, pinos serranos y cascalbos viven juntos. En esta última, en cambio, los depósitos turbosos son frecuentes en los pasos de alta montaña (puertos del Peón, Arenal, Cabrilla, etc.). El Bajo Alberche, la Comarca de Pinares y la Cuerda de los Polvisos (extremo oriental de Las Parameras) son toda una incógnita, como todo el este abulense, pues ninguna información paleoambiental tenemos de estas tres comarcas, a pesar de la importancia que los bosques de pino resinero y piñonero tienen en ellas. El Macizo Central de Gredos, en el entorno del pico Almanzor y los circos de Laguna Grande y Cinco Lagunas, cuenta con algunos registros polínicos, pero estos bien se remiten a los dos últimos siglos, bien están escasamente detallados cronológicamente hablando. En este ámbito de alta montaña, afortunadamente, las turberas abundan y hay depósitos extraordinarios, por lo que el panorama que se ofrece a este tipo de investigación es altamente atractivo. La Sierra de Ávila está bien estudiada, pero solo en su tramo central (en el entorno del puerto de las Fuentes) y en su reborde sur (Valle Amblés) donde se cuenta con muchos datos procedentes de yacimientos arqueológicos; ninguna información está disponible para la Sierra de Villanueva al oeste ni en el extremo oriental de esta sierra. Qué decir del valle del Corneja: un auténtico vacío documental. O del Alto Alberche y el valle del Tormes: otro tanto; a pesar de lo interesantísimo que resultaría poder contar con información sobre los bosques de pino serrano que poblaron estas tierras cercanas a Piedrahíta y Barco de Ávila, tal y como la documentación histórica ha demostrado y antes se comentó. Finalmente, apenas mencionaremos las tierras bajas del valle del Tiétar por no ser estrictamente ámbitos de alta montaña, pero no olvidemos que en ellas prosperan densos pinares resineros y piñoneros, y que algún registro polínico ha demostrado la naturalidad de los primeros constituyendo comunidades permanentes.

Se han de realizar estudios paleoambientales en los ámbitos inexplorados de Gredos. Solo a partir de ellos podrá conocerse la dinámica seguida por los pinares gredenses en el tiempo y cuáles fueron las razones que condujeron a su estado de conservación actual.

El registro paleoambiental es una herramienta de gran utilidad para estudiar la evolución temporal seguida por muchos árboles o poblaciones relictas que persistieron en el Sistema Central (Abel Schaad et ál., 2014). Gracias a él, se ha podido demostrar que en el pasado el haya (*Fagus sylvatica*) estuvo presente en la Sierra de Gredos, hace más de 6 mil años en el Macizo Occidental, alcanzando el Central hará 4 mil años; para luego desaparecer de todo el ámbito gredense hace dos milenios. Lo mismo puede señalarse del carpe (*Carpinus betulus*), especie eurosiberiana que ha sido documentada en la Sierra de Béjar hace 6500-3800 años, pero que inevitablemente acabó por sucumbir. Algo parecido le ha ido ocurriendo al tejo (*Taxus baccata*), una especie que aún perdura en Gredos, abundantemente en el valle de Iruelas, más prolija en el pasado. O los abedules (*Betula* sp.), elementos fundamentales de la vegetación gredense en los inicios del Holoceno junto a los pinos y de los cuales aún sabemos muy poco de su distribución pretérita.

La realización de estudios paleopalinológicos es dura y costosa. Muchas turberas de la Sierra de Gredos se ubican en emplazamientos de difícil acceso donde la logística de este tipo de trabajos se complica. En muchas ocasiones, la publicación de los resultados no deja ver todo el esfuerzo que este tipo de investigación lleva detrás. Son horas de caminata para localizar las turberas y sondearlas, a veces en las condiciones más inhóspitas que se puedan sospechar. Horas y más horas de tratamiento químico en el laboratorio de las muestras obtenidas para separar de ellos los pólenes y los microfósiles no polínicos. Meses, ¡muchos!, de lectura de dichas muestras al microscopio óptico para identificar todos y cada uno de los palinomorfos presentes en ellas. Tras todo ello, queda la elaboración del diagrama palinológico, como muchos de los que ilustran este libro, su interpretación en términos de historia de la vegetación, dinámica antrópica y climática, y, finalmente, la publicación de los resultados en revistas especializadas en la materia.

Además, actualmente no pueden entenderse estos trabajos sin la aplicación de un presupuesto adecuado que permita la realización de numerosas fechas radiocarbónicas. Tener muchas fechas, en un registro paleoambiental, permite obtener cronologías a alta resolución, muestral y temporal, por lo que el establecimiento de procesos y dinámicas adquiere una fineza que pocos estudios pueden lograr. Desde aquí, hacemos un llamamiento para que las distintas administraciones promuevan estudios paleoambientales, cuyas aplicaciones en las medidas de gestión y conservación de los bosques en el futuro son muy evidentes. La Sierra de Gredos es un maravilloso ejemplo de ello. Muy a nuestro pesar, esta mole granítica del centro de la península ibérica, su ‘corazón de piedra’, resta aún inexplorada en muchos de sus territorios. Ello es un acicate para nosotros, un incentivo, una promesa, un objetivo, un riesgo, un sueño... ¡Una manera de vivir e investigar!

9.7. MEDIDAS DE CONSERVACIÓN DE LOS PINARES GREDENSES

La amplia gama de perturbaciones, naturales y antrópicas, y las complejas sinergias que se establecen entre ellas, obligan a tomar las siguientes medidas urgentes de actuación para proteger y salvaguardar los pinares de la Sierra de Gredos:

- Restauración ecológica de todos los bosques naturales de las cuatro especies de pinos gredenses, manteniendo los ecotipos locales y fomentando la regeneración y el vigor de los individuos en los distintos rodales. La transformación de amplias masas forestales en zonas ganaderas o campos de cultivo ha llevado a la desaparición de gran parte de los pinares de Gredos desde tiempos prehistóricos. Se debe evitar toda sobreexplotación de los pinares y especialmente prácticas no sostenibles. No hay que olvidar que estos pinares están recogidos en la Directiva 92/43/CEE de hábitats de interés comunitario de la Comunidad Económica Europea (hábitats 9530 y 9540). Los bosques relictos de pino cascalbo (*Pinus nigra*) constituyen uno de los hábitats (9530) más singulares y protegidos por la Red Natura 2000 (Regato y Del Río, 2009), ya que los incendios forestales pueden ver comprometida buena parte de su área de distribución futura debido a su escasa o nula capacidad de regeneración. Los pinares de pino resinero que se encuentran sobre granitos y rocas metamórficas, a menudo sobre relieves escarpados en las faldas meridionales de Gredos, así como los pinares de pino piñonero de las laderas abruptas orientadas al sur en cerros y afloramientos graníticos del suroeste de Madrid (Cenicientos, Cadalso de los Vidrios), norte de Toledo (Almorox) y Sierra del Valle (sur de Ávila), se engloban en el hábitat 9540 (Ruiz Benito et ál., 2009).
- Teniendo en cuenta la gran fragmentación del hábitat que sufren las poblaciones gredenses de pino serrano y pino cascalbao, una mayor conectividad del paisaje podría fomentar la persistencia de ambas especies, mejorar su capacidad adaptativa frente a los futuros cambios climáticos e influir positivamente en sus posibilidades de dispersión (Gil Tena et ál., 2013).
- Se deben revisar los efectos nocivos que puede tener la reducción, deliberada o no, de la frecuencia de los incendios en los ecosistemas de pinar; especialmente en los de pino resinero y piñonero (*Pinus pinaster* y *P. pinaster*), que son los que soportan un régimen de fuego más constante en las montañas de Gredos. Esto puede contribuir a una gestión de estos bosques mucho más eficaz (Montiel y San-Miguel, 2009).
- Las poblaciones fragmentadas y relictuales de los pinos de montaña (*Pinus nigra* y *P. sylvestris*) requieren una protección especial prioritaria, pues su situación es tan crítica que el peligro de extinción es elevado (Ruiz Benito et ál., 2012). Los escenarios de distribución futura demuestran que hacia mediados o finales del presente siglo pueden desaparecer de amplias zonas del Sistema Central (García López y Allué, 2010). Se han de diseñar estrategias para facilitar su expansión y reintegración a una escala paisajística regional, siempre a partir de linajes genéticos autóctonos (Bastien y Alía,

2000; Martín Albertos y González Martínez, 2000). Dadas las dificultades de regeneración natural que albergan, particularmente tras incendios, se deben conservar aquellas masas que hayan sobrevivido al fuego, pues estas pueden servir como fuentes semilleras para la recolonización de áreas quemadas de donde ambas especies pudieran haber desaparecido. Una alternativa de conservación muy factible es la señalada por Beltrán et ál. (2012) y Gil Tena et ál. (2013), que consistiría en hacer una gestión de estos pinares gredenses adaptada al cambio global, ajustada tanto a la calidad de cada estación como al riesgo de incendio, garantizando así una regulación adecuada de la competencia y facilitando la adaptación y persistencia de ambos pinos en el tiempo.

- Se debe preservar el patrimonio genético de los pinos de Gredos, especialmente de los enclaves relictos y fragmentados en que se distribuyen algunas poblaciones meridionales de pinos altimontanos. Conservar y proteger el banco genético es una necesidad urgente y paliativa para estas cuatro especies de pinos que viven en Gredos (Mason y Alía, 2000), por estar amenazadas, en peligro, y por ser sumamente sensibles a las múltiples perturbaciones que las afectan. Desde el año 2000, los trabajos de recolección y mantenimiento de material genético (piñas, semillas) de los cuatro pinos abulenses están centralizados en el Vivero Forestal Central de Valladolid dependiente de la Junta de Castilla y León (Iglesias Ranz, 2009), donde se conserva para su potencial uso en temas de conservación y diseminación. Cualquier repoblación que se realice en Castilla y León debe acreditar la procedencia de la planta mediante certificado que determine el origen de la semilla empleada en su producción. Gracias a un proyecto de colaboración institucional, que ha implicado entre otras a la Junta de Castilla y León y el Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, ha comenzado un programa de conservación *ex-situ* de material genético procedente de nueve poblaciones de pino cascalbo de la Sierra de Gredos (Tranque Pascual et ál., 2014), que pretende salvaguardar el patrimonio genético de esta especie abulense ante la falta general de regeneración que presenta, debido a la baja viabilidad de su semilla que supuestamente deriva de una combinación entre el notable envejecimiento de los árboles y procesos de endogamia. Como señalan Génova et ál. (2009b), resulta esperanzador que se hayan realizado recientemente repoblaciones empleando semillas procedentes de las propias poblaciones gredenses; aunque esto, de momento, únicamente se ha llevado a cabo con el pino serrano que no con el cascalbo.
- Se debe evitar la introducción de genomas exóticos de subespecies, variedades o razas geográficas que puedan hibridar con los pinos gredenses, tanto con los dos citados como con el resinero y el piñonero. Por regla general, los pinares de repoblación tienen una regeneración menor y unos niveles de diversidad más bajos que los pinares naturales, probablemente porque sobre ellos se ciernen más perturbaciones, ocupan a menudo suelos muy pobres, y, sobre todo, porque normalmente las repoblaciones se

han efectuado fuera del rango natural de distribución de dichos pinos. El resultado, desafortunado, ha sido que los pinares de repoblación poco o nada se parecen en su estructura a los naturales. Se deben evitar, por tanto, malas prácticas como las señaladas, intentando que los pinares naturales sirvan de referencia a los protocolos de reforestación. El riesgo de introgresión genética al utilizar variedades o razas no autóctonas es muy evidente (Robledo Arancio et ál., 2009), lo cual incidiría muy negativamente en los planes de conservación de los pinos gredenses y en su posible evolución futura. Esto es especialmente evidente en el caso de *Pinus nigra*, pues tanto el bosque de Navalacruz como los bosquetes de la Sierra del Arenal tienen poblaciones cercanas procedentes de repoblaciones con otra subespecie diferente (subsp. *nigra*). Lo mismo ocurre en el puerto del Pico o bajo el Risco de las Morillas, donde en los años 50 y 60 del pasado siglo se repobló con pinos serranos una zona que por entonces aún mantenía la magnífica masa de serranos de La Rubía. Génova et ál. (2009a) proponen, incluso, la recomendación de eliminar dichas repoblaciones exóticas.

- Se han de identificar aquellos ecosistemas de pinar o bosques que sirvan de ‘referencia’ (rodales con alto grado de madurez), modelos para definir objetivos precisos de restauración ecológica y gestión adecuada, facilitando así el seguimiento y evaluación pormenorizada de la evolución temporal de los pinares de la Sierra de Gredos y sus amenazas. Las regiones de procedencia son una opción ejemplar (Alía et ál., 1999a). Es decir, se han de conservar ‘poblaciones representativas’, que no necesariamente han de ser las mejor conservadas. Poblaciones marginales o amenazadas merecen una atención especial en este sentido. Teniendo en cuenta que la incidencia del ganado es notable en los pinares altimontanos gredenses, reduciendo sensiblemente su capacidad de regeneración (hasta cinco veces en el caso del cascalbo; Serrada, 2005), una solución eficaz podría ser acotar áreas al ganado. Ya mencionaba esta posibilidad Laguna (1879) a finales del siglo XIX, cuando mencionaba el voraz apetito de las cabras frente a los cascalbos del valle de Iruelas. Precisamente en este valle, dentro de la Reserva Natural, algunos bosquetes de *Pinus nigra* han sido vallados y salvaguardados de los efectos nocivos de un pastoreo excesivo.
- Profundizar en estudios genéticos y filogeográficos detallados de los pinares de la Sierra de Gredos. Salvo la región de procedencia de ‘Arenas de San Pedro’, de *Pinus pinaster*, las poblaciones gredenses de las cuatro especies de pinos no han sido incluidas en investigaciones sobre marcadores moleculares, a pesar de que esta montaña ha demostrado ser un refugio genético para ellas. Estos son especialmente importantes en el caso de *Pinus nigra*, pues sus poblaciones gredenses, junto a una de Madrid, son los únicos reductos de esta especie sobre suelos silíceos. Los incendios han afectado sobremanera a este pino en Gredos, particularmente en aquellas masas que comparte con el pino resinero, más adaptado al fuego. Además, los rodales gredenses de *Pinus nigra* son pequeños, con pocos

individuos en una situación a veces límite, por lo que su producción de semillas viables se mueve en porcentajes muy bajos.

- La información de tipo autoecológica (cómo se adaptan las especies, individualmente, a su hábitat y cómo se relacionan con él) y sinecológica (a nivel de interacción entre comunidades biológicas y ecosistemas) es indispensable para facilitar y reforzar las medidas de conservación y reintroducción. Se debería estudiar el efecto que la proliferación de jara pringosa (*Cistus ladanifer*), tras los incendios, puede tener sobre la regeneración natural de los pinares.
- Incentivar el desarrollo de estudios paleoambientales que permitan aportar datos sustanciales sobre la historia temporal y espacial de los pinares gredenses desde un punto de vista fitogeográfico, discerniendo la dinámica – natural y/o antrópica– seguida por las perturbaciones que los han afectado y la respuesta obtenida.
- Desarrollar medidas de control y erradicación de patógenos y plagas, para reducir su impacto sobre los pinares gredenses y limitar la aparición de estas mismas perturbaciones en el futuro.
- Desarrollar trabajos de investigación acerca de las interacciones entre los factores de perturbación (cambio climático, uso del suelo, regímenes de fuego, polución, plagas y patógenos, especies invasoras, etc.) para tener un conocimiento más exhaustivo del manejo de los pinares, ya que las sorpresas ecológicas están a la orden del día y la eliminación de uno de estos factores de riesgo puede provocar el incremento de otro y viceversa.
- Informar y dar cuenta, por todos los medios posibles, de la riqueza biológica y diversidad de la Sierra de Gredos; donde sus pinares, como ecosistemas y bosques más característicos, han de convertirse en emblemas de la conservación en estas montañas. A través de su conocimiento se debe lograr una participación activa ciudadana sana y responsable con el medio ambiente.
- Controlar la amenaza que el desarrollo urbanístico y el turismo pueden suponer a algunas poblaciones de pinos de Gredos situadas en fondos de valle y relieves suaves. Esto es particularmente evidente en el caso de los pinares de pino piñonero situados entre Sotillo de la Adrada y Piedralaves, o de los de resinero en muchos ámbitos gredenses.

La resiliencia de los pinares de la Sierra de Gredos, por la enorme vulnerabilidad que albergan, necesita urgentemente de criterios de gestión claros y pragmáticos. La clave está en aunar los valores ecológicos y socioeconómicos que tienen en una misma dirección: su conservación. Parte importante de este cometido es conocer la historia biogeográfica de estos bosques y su evolución temporal en distintos marcos socioecológicos desde la Prehistoria hasta nuestros días.

A día de hoy, 20 árboles están protegidos en Ávila al amparo de la orden MAM/1156/2006, de 6 de junio, aparecida en el Boletín Oficial de Castilla y León Nº 138 (18 de julio 2006, página 13530), según la Ley 8/1991, de 10 de mayo, de Espacios Naturales de la Comunidad de Castilla y León, en cuyo artículo 56 se crea el

Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de esta Comunidad, con el objeto de regular la protección y conservación de determinados ejemplares de especies arbóreas cuyo valor monumental, histórico o científico determine su integración en el patrimonio cultural y natural regional. Entre los árboles incluidos se encuentran dos encinas (*Quercus rotundifolia*), dos melojos (*Q. pyrenaica*), un castaño (*Castanea sativa*), un alcornoque (*Quercus suber*), un nogal (*Juglans regia*), un tejo (*Taxus baccata*), un fresno (*Fraxinus angustifolia*), una secuoya (*Sequoiadendron giganteum*), y ocho pinos (seis *Pinus nigra*, un *P. sylvestris* y un *P. pinea*). El olmo (*Ulmus minor*) de la Iglesia de San Vicente (Ávila de los Caballeros) y el aliso de la Misa (*Alnus glutinosa*) junto al Santuario de Chilla (Candeleda) estaban incluidos en esta lista, pero se está tramitando su exclusión: en el primer caso pues dicho ejemplar ha muerto a causa de la grafiosis; en el segundo por haber sido destruido por un rayo.

Especie	Nombre popular	Municipio	Edad (años)	Coordenada X-UTM	Coordenada Y-UTM	Altura (m)	Diámetro (cm)	Perímetro (m)
<i>Pinus nigra</i>	Pino de la Centenera	El Arenal	200	325118	4463032	18	179	3.70
<i>Pinus nigra</i>	Pino de los Manaderos	Piedralaves	250	356354	4467235	35	155	4.87
<i>Pinus nigra</i>	Pino Aprisquillo	La Adrada	350	361167	4468563	34	159	5.01
<i>Pinus nigra</i>	Pino de la Serrezuela o Pino Gordo de Iruelas	El Barraco	400	367989	4471411	39	166	5.25
<i>Pinus nigra</i>	Pino Bartolo	Guisando	250	316107	4455245	25.5	149	4.71
<i>Pinus nigra</i>	Pino del Charco Verde	El Hornillo	250	319036	4458370	20	152	4.80
<i>Pinus pinea</i>	Pino de Castrejón	Hoyo de Pinares	250	381701	4484805	16	152	4.78
<i>Pinus sylvestris</i>	Pino de Los Albares de La Lancha	Guisando	300	317672	4457270	21.5	151	4.65

Pinos de la Sierra de Gredos en el Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de Castilla y León.

Al listado anterior, proponemos añadir otros ejemplares cuyo valor es igual de importante y que deberían ser también protegidos y recogidos en el futuro en el *Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de Castilla y León*.

Especie	Nombre popular	Municipio	Edad (años)	Coordenada X-UTM	Coordenada Y-UTM	Altura (m)	Diámetro (cm)	Perímetro (m)
<i>Pinus nigra</i>	Pino de la Bujera	El Barraco	300	365379	4471145	22.5	171	5.37
<i>Pinus nigra</i>	Pino Gordo	El Arenal	200	323609	4461881	18	117	3.67
<i>Pinus nigra</i>	Pino Candelabro	El Arenal	>200	320444	4460942	17	130	4.10
<i>Pinus nigra</i>	Pino del Río Pelayo	Arenas de San Pedro	-	319992	4452270	31	99	3.10
<i>Pinus pinaster</i>	Pino de la Víbora	Guisando	>200	317754	4457050	31.5	113	3.54
<i>Pinus pinaster</i>	Pino Crispín	Cuevas del Valle	>150	327576	4461484	28.5	115	3.60
<i>Pinus pinaster</i>	Pino de la Roca	Navas del Marqués	>200	383212	4494986	20.25	97	3.05
<i>Pinus pinaster</i>	Pino de las Ánimas	El Hornillo	>200	319958	4458070	27.5	118	3.70
<i>Pinus pinaster</i>	Pino Pulpo	Guisando	-	320512	4455642	26.1	86	2.70
<i>Pinus pinea</i>	Pino de la Linterna	Cebreros	200	379342	4479924	22.25	103	3.25
<i>Pinus sylvestris</i>	Pinos gemelos de la Colmena	San Esteban del Valle	-	332384 332376	4455872 4455864	24 24	9 782	2.90 2.45
<i>Pinus sylvestris</i>	Pino de Navarredonda	Navarredonda de Gredos	300	320527	4469183	14.65	110	3.46
<i>Pinus sylvestris</i>	Pino de la Tía Marisana	El Arenal	300	321738	4461776	18	118	3.71
<i>Pinus sylvestris</i>	Pino del Rey	Hoyos del Espino	-	315480	4467661	10.5	91	2.86
<i>Pinus sylvestris</i>	Pino del Venero de las Aperturas	Sotillo de la Adrada	-	363982	4467164	20.3	117	3.70

Nuevos ejemplares de pino de la Sierra de Gredos propuestos para ser incluidos en el Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de Castilla y León.

El Pino Gordo de Iruelas o Pino de la Serrezuela es un ejemplar increíble de *Pinus nigra*, posiblemente uno de los pinos cascalbos más gruesos y longevos de la península ibérica con sus 350-400 años de edad. Su excepcional tamaño no es fruto de la casualidad, sino de su situación en un marco ecológico incomparable y muy favorable para él junto a la garganta de Iruelas. Desafortunadamente, a pesar de la protección, este pino presenta una gran cicatriz en su base fruto de la carcoma y ya está prácticamente muerto. Está junto a otro pino de la misma especie y ambos parecen entrelazarse, por lo que da la apariencia de ser un único pino con dos pies. Sus ramas superiores están ya secas. En el mismo valle, el pino laricio de la Bujera o Agujera debe ser protegido inmediatamente, pues sufre notables daños en su fuste al estar totalmente hueco en su parte inferior –hasta tal punto que permitía, en su tiempo, el paso de un hombre a lomos de una caballería–, con lo que el peso del árbol carga exclusivamente hacia un lado. Por centímetros es algo más grueso que el anterior. También debería protegerse el pino cascalbo conocido como Pino Gordo del paraje de las Zahurdillas (El Arenal) pues es tan majestuoso como otros que sí están protegidos. Y lo mismo podría decirse del Pino del río Pelayo, un ejemplar de enorme porte que se encuentra escondido entre una maraña de zarzas y castaños junto al río del mismo nombre, donde muchos otros ejemplares de pino cascalbo aún persisten en la población situada a menor altitud (530 m) de todas las conocidas en Gredos. O del Pino Candelabro del arroyo de los Torneros en El Arenal, con una forma muy singular.

En el paraje de Los Manaderos, en Piedralaves, ya hay protegido un pino cascalbo que hace mención a dicho enclave. Sin embargo, en el mismo hay, al menos, otros cuatro ejemplares con circunferencias que de largo pasan de 4 m y alturas superiores a los 30 m. Algunos han sido dañados para la extracción de resina, pero no desmerecen en nada en su monumentalidad respecto al único protegido. De hecho, debería protegerse el bosque de pinos cascalbos situados en la cabecera de la garganta de los Hornillos, por ser el único que como tal presenta una fisionomía de bosque en este tramo oriental de la Sierra de Gredos correspondiente al sur de la Sierra del Valle. De ellos se dice que fueron la base para la construcción de los navíos de la Armada Invencible.

En el Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de Castilla y León, en la provincia de Ávila, no está recogido ningún ejemplar de pino resinero o negral (*Pinus pinaster*), a pesar de ser una de las especies forestales más importantes de la provincia. Aconsejamos incluir algunos árboles majestuosos presentes en Gredos. Este es el caso del Pino de la Roca, un ejemplar singular situado en el pinar de San Marcos (Navas del Marqués) aunque rodeado de una dehesa de robles melojos excesivamente pastoreados. Este pino parece surgir de la roca, directamente anclado a ella y con una extraordinaria belleza, aunque está parasitado por el muérdago. Debería acometerse inmediatamente la eliminación de esta planta parásita y proteger este pino así como muchos otros ejemplares majestuosos de pino resinero que aquí abundan.

Tanto el Pino Crispín, el Pino de las Ánimas como el Pino de la Víbora tienen un grosor considerable para esta especie, amén de alturas igualmente enormes,

siendo, entre los pinos abulenses en general, de los más altos. O el Pino Pulpo, un ejemplar singular, por su estructura de ramificación, a caballo entre Guisando y El Hornillo.

El pino piñonero conocido como Pino de la Linterna (*Pinus pinea*) es incluso más alto que el único piñonero protegido de Gredos, el de Castrejón. Tiene un porte aparasolado característico, y hace unas décadas fue muy prolijo produciendo más de 3 mil piñas (con sus piñones) en un solo año.

En cualquier caso, el Pino de Castrejón es increíble y llama mucho la atención por su existencia solitaria en mitad de una zona adehesada cerca de Hoyo de Pinares. Actualmente ha sido protegido con un sistema de fuertes cintas para evitar el desquebrajamiento y caída de sus ramas. En el panel informativo que lo acompaña se dice que es uno de los pinos piñoneros más gruesos de la península ibérica y de Castilla y León, el mayor de la provincia de Ávila, y que como su congénere antes citado fue capaz de producir más de 2 mil piñas en una temporada. Es venerado y visitado por muchísima gente que acude a la Comarca de Pinares e incluso hay una ruta monotemática del Ayuntamiento de Hoyo de Pinares que nos acerca a él.

El Pino del Rey (*Pinus sylvestris*) quizá no sea un árbol ejemplar por su tamaño, pero en cambio tiene un gran valor histórico. Es llamado así pues el rey Alfonso XII y su séquito acampaban en él cuando iban a cazar a Gredos a finales del siglo XIX, e incluso utilizaban una de sus ramas como soporte de la tienda de campaña. Se localiza en el paraje del Puente del Duque, en la margen izquierda de la carretera que asciende a la plataforma de Gredos.

De esta misma especie deberían protegerse varios pinos serranos en el pinar de La Rubía y el Pino de la Tía Marisana, por ser tan majestuosos y varias veces centenarios como el sí protegido Pino de Los Albares de La Lancha, además de por estar situados en un área, la Sierra del Arenal, que sufrió un incendio reciente en 2009 que hizo desaparecer muchos de los pinos serranos de esta zona de Gredos. Los del paraje de La Rubía, de hecho, son bosquetes relictos cuyo carácter natural desde hace más de dos mil años ha sido demostrado por los estudios palinológicos. Otro tanto podría decirse del Pino de Navarredonda. El interés científico de estos ejemplares es muy evidente a la luz de los datos paleoambientales. Génova et ál. (2009) citan un pino serrano del pinar de Navahondilla, en Navarredonda, conocido como Pino Cotorro: este pino se cortó hace unos 50 años y de él hoy solo queda su tocón. Tendría casi 250 años. El Pino del Venero de las Aperturas es otro serrano excepcional que se sitúa bajo el cerro de la Escusa en Sotillo de la Adrada.

Por su singularidad paisajística y carácter relictos o residual, también deberían ser protegidos dos ejemplares de pino serrano presentes en la montaña de La Abantera, a los que hemos denominado Pinos gemelos de la Colmena, pues se sitúan junto al cerro del mismo nombre a unos 1445-1450 m de altitud. Estos dos únicos ejemplares, que han sobrevivido a los numerosos fuegos que han asolado esta sierra durante la segunda mitad del siglo XX, son, sin lugar a dudas, los mejores exponentes de unos bosques de coníferas que posiblemente poblaron

esta montaña tiempo atrás. Los lugareños le conocen como ‘pino blanco’, y de hecho hay un topónimo local (Fuente del Pino Blanco) donde se sitúa una turbera actualmente en estudio.



Fig. 119. Pino de Castrejón, Hoyo de Pinares.

El problema de estos listados de árboles monumentales es que, de alguna manera, se prioriza al ejemplar sobre la población. Un ejemplo claro se encuentra en la masa de cascalbos del río Cantos, en El Hornillo, de la cual solo el Pino del Charco Verde está protegido. Este ejemplar de *Pinus nigra* es, desde luego, digno de mención y protección, pero como él otros muchos podrían y deberían ser protegidos de hecho por su porte y singularidad. La belleza de este pinar de cascalbo del río Cantos es extraordinaria, pues los pinos crecen sobre una gran laja granítica allí donde ninguna otra especie arbórea puede hacerlo. Por todo ello, la prioridad debería ser proteger toda la población que no solo ejemplares aislados. Lo mismo puede señalarse de la mancha de cascalbos de Los Manaderos (Piedralaves), Pinara de la Virgen en La Adrada (con su Pino Aprisquillo) o Guisando (donde figura el Pino Bartolo), o de las de serranos de las Chorreras de La Lancha (Guisando) y La Rubía (Cuevas del Valle). O de los lejanos pero abulenses pinos cascalbos de Hoyo de Pinares, muchos de los cuales se acercan a los 3 metros de diámetro, como uno que está a punto de sucumbir fruto de una gran cicatriz central y el impacto de una roca sobre su tronco (Pino de los Hornillos). Hay que priorizar la protección del bosque frente a la protección del individuo, pues solo logrando la supervivencia del primero se podrá asegurar la del segundo. A tal respecto, los casos más emblemáticos son los de los solitarios pinos cascalbos conocidos como Pino de la Centenera y Charco Verde (protegidos), o el de los pinos serranos de La Abantera (aún por proteger). Estos pinos no son hoy más que meros ejemplares

aislados, individuos únicos representantes de una extinta población. De haberse protegido esta quizá hoy no estarían solos.

Seguramente en la Sierra de Gredos haya aún muchos pinos (cascalbos, resineros, piñoneros, serranos) que se encuentren en una situación muy delicada y que se nos hayan pasado inadvertidos. Esta sierra no es fácil de andar. Llegar a algunos ejemplares es, a veces, una tarea harto dificultosa que necesita buenas dosis de paciencia, preparación física, ganas de soportar el calor (o el frío) o estar dispuestos a atravesar marañas de zarzas o impenetrables piornales. Pero el esfuerzo siempre merece la pena. Los pinos de Gredos nos devuelven con creces su recompensa.

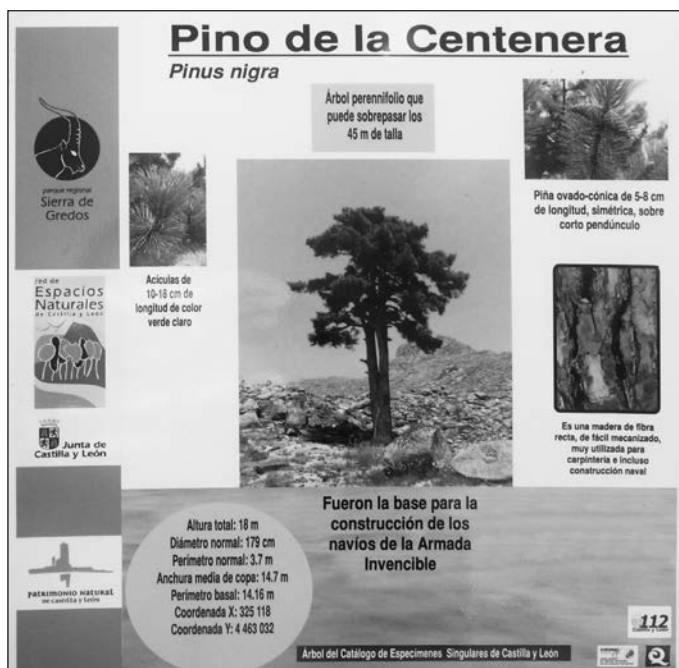


Fig. 120. Panel informativo junto al árbol monumental del Pino de la Centenera.

Dentro de las medidas de protección y conservación de los pinares gredenses, queremos destacar la publicación, en 2014, del listado de árboles singulares de Sotillo de la Adrada amparada por el propio ayuntamiento de este municipio. En dicho listado recogen ocho ejemplares de pino: tres serranos (Pino de la Pizarra, Pino de El Berruco, Pino de la Fuente de la Teja), un cascalbo (Pino de El Venero de las Aperturas), dos piñoneros (Pino de La Teja, Pino de La Dehesa), y, finalmente, dos resineros o negrales (Pino de la Fuente Miles, Pino de Las Cauceras). Iniciativas como estas son de gran valor, pues dan a conocer al público en general la maravillosa riqueza natural que albergan los bosques gredenses, contribuyendo

notablemente a su respeto y protección. Lo mismo puede señalarse de las rutas ecológicas propuestas por el Ayuntamiento de Hoyo de Pinares, algunas de las cuales nos acercan a maravillosos pinos cascalbos o al Pino de Castrejón. Resulta curioso que entre los ocho pinos monumentales protegidos, al amparo del *Catálogo de Especímenes Vegetales de Singular Relevancia de Castilla y León*, unos cuenten con paneles informativos y otros no. El Pino Bartolo, el del Charco Verde y el Pino de la Centenera se encuentran entre los afortunados, lo mismo que el Pino de Castrejón, el Pino de Los Manaderos y El Aprisquillo; mientras que el Pino Gordo de Iruelas y el Pino de Los Albares de La Lancha destacan por su propia monumentalidad pero no por un panel que nos hable de ellos. Debería seguirse una política común para estos ejemplares únicos de la flora de Gredos, pues toda información es poca ante los múltiples peligros que los amenazan.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Abel Schaad, D., Pulido Díaz, F.J., López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., Nieto Lugilde, D., Franco Múgica, F., Pérez Díaz, S., Ruiz Zapata, M.B., Gil García, M.J., Dorado Valiño, M., 2014. Persistence of tree relicts through the Holocene in the Spanish Central System. *Lazaroa*, 35, 107-131.
- Acaso Deltell, E. 1983. *Estudio del Cuaternario en el Macizo Central de Gredos*. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- Acaso Deltell, E. 1991. La vertiente meridional de la Sierra de Gredos: génesis y evolución. *Actas de Gredos*. Ávila: Fundación Cultural Santa Teresa, 7-16.
- Acaso Deltell, E., Ruiz Zapata, M.B., 1985. Secuencia de procesos durante el Cuaternario en el Macizo Central de Gredos (Sistema Central Español). En: *Actas da I Reunião do Quaternario Ibérico 1*, Lisboa, 9-25.
- Adams, D.C., Jackson, J.F. 1997. A phylogenetic analysis of the southern pines (*Pinus* subsect. *Australes* Loudon): biogeographical and ecological implications. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 110, 681-692.
- Adams, J., Maslin, M., Thomas, E. 1999. Sudden climatic transitions during the Quaternary. *Progress in Physical Geography*, 23, 1-36.
- Adger, W.N., 2000. Social and ecological resilience: are they related? *Progress in Human Geography*, 24, 347-364.
- Adger, W.N., 2006. Vulnerability. *Global Environmental Change*, 16, 268-281.
- Afzal-Rafii, Z., Dodd, R.S., 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular Ecology*, 16, 723-736.
- Agee, J.K., 1998. Fire and pine ecosystems. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 193-218. Cambridge University Press, Cambridge.
- Agúndez, D., Alía, R., Díez, R., Gil, L., Pardos, J.A., 1992. Estudio de la variación de *Pinus sylvestris* L. en España: características de piñas y piñones. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 1, 151-162.
- Agúndez, D., Alía, R., Stephan, R., Gil, L., Pardos, J.A., 1994. Ensayo de procedencias españolas y alemanas de *Pinus sylvestris* L.: comportamiento en vivero y supervivencia en monte. *Ecología*, 8, 245-257.

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T.I., Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111.
- Aiton, W., 1789. *Hortus Kewensis, or a catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew*, vol. III, *Diadelphia-Cryptogamia*. George Nicol, Londres.
- Alba, F. López Sáez, J.A., Benito, B., López Merino, L., 2009. Historia paleoecológica y modelo de idoneidad de *Abies alba* Mill. en la Cordillera Pirenaica. *Pirineos*, 164, 93-116.
- Alba, F., López Sáez, J.A., Benito, 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 niche-based models. *Diversity and Distribution*, 16, 214-228.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenomard, T., Yeaman, S., Whettens, R., Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19, 1645-1661.
- Alcalde, C., García Amorena, I., Gómez Manzanque, F., Maldonado, J., Morla, C., Postigo, J.M., Rubiales, J.M., Sánchez, L., 2004a. Nuevos datos de carbones 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 Antón, M., Gómez Manzanque, F., Morla, C., 2004b. Palaeoenvironmental interpretation of the Neogene locality Caranceja (Reocín, Cantabria, N Spain) from comparative studies of wood, charcoal and pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132, 133-157.
- Alcalde, C., García Amorena, L., García Álvarez, S., García Calvo, D., García García, R., Génova, M., Gil, P., Gómez Manzanque, F., Maldonado, J., Morla, C., Del Nido, J., Postigo, J.M., Regato, P., Río, S., Roig, S., Rubiales, J.M., Sánchez, L.J., 2006. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie, 40-54.
- Alejano, R., Martínez Montes, E., 1996. Distribución de *Pinus nigra* Arn. Subsp. *Salzmannii* en las Sierras Béticas. *Ecología*, 10, 231-241.
- Alía, R., Martín, S., 2002. *Technical guidelines for genetic conservation and use. Maritime pine (Pinus pinaster)*. EUFORGEN, Roma.
- Alía, R., Gil, L., Pardos, J.A., 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica*, 44, 75-81.
- Alía, R., Martín, S., De Miguel, J., Galera, R., Agúndez, D., Gordo, J., Catalán, G., Gil, L., 1996. *Las regiones de procedencia de Pinus pinaster Aiton*. DGCONA, Madrid.
- Alía, R., Moro, J., Denis, J.B., 1997. Performance of *Pinus pinaster* Ait. provenances in Spain: interpretation of the genotype-environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1548-1559.

- Alía, R., Galera, R., Agúndez, D., De Miguel, J., Notivol, E., Martín, S., 1999a. Variación genética y recomendación de uso de procedencias de *Pinus sylvestris* en España. Aplicación de los modelos de diagnosis e idoneidad. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 207-224.
- Alía, R., Galera, R., Martín, S., Agúndez, D., De Miguel, J., Iglesias, S., 1999b. *Mejora genética y masas productoras de semilla de los pinares españoles*. Monografías INIA, Forestal 1, Madrid.
- Alía, R., Moro, J., Denis, J.B., 2000. Ensayos de procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en el centro de España: resultados a la edad de 32 años. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 10, 333-354.
- Alía, R., Moro, J., Notivol, E., 2001. Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris*) provenances in Spain: growth traits and survival. *Silva Fennica*, 35, 27-38.
- Alía, R., Mancha, J.A., Sánchez de Ron, D., Barba, D., Climent, J., García del Barrio, J., Notivol, E., Iglesias, S., 2009. Las regiones de procedencia de las especies forestales en Europa. *Foresta*, 46, 44-48.
- Alía, R., Chambel, R., Notivol, E., Climent, J., González Martínez, S.C., 2014. Environment-dependent microevolution in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Aiton). *BMC Evolutionary Biology*, 14: 200.
- Alizoti, P.G., Kilimis, K., Gallios, P., 2010. Temporal and spatial variation of flowering among *Pinus nigra* Arn. clones under changing climatic conditions. *Forest Ecology and Management*, 259, 786-797.
- Alonso Zarza, A.M., Armenteros, I., Braga, J.C., Muñoz, A., Pujalte, V., Ramos, E., et ál., 2002. Tertiary. En: Gibbons, W., Moreno, T. (Eds.), *The Geology of Spain*, pp. 293-334. Geological Society of London, Londres.
- Álvarez, R., Valbuena, L., Calvo, L., 2005. Germinación, supervivencia y crecimiento de *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* después de incendios forestales. En: *IV Congreso Forestal Español*. S.E.C.F., Zaragoza, CD-Rom
- Alvin, K.L., 1957. On the two cones *Pseudoaraucaria heeri* (Coemans) nov. comb. and *Pityostrobus villerotensis* nov. sp. from the Wealden of Belgium. *Memoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 135, 1-27.
- Alvin, K.L., 1960. Further conifers of the Pinaceae from the Wealden Formation of Belgium. *Memoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 146, 1-39.
- Amaral Franco, J., 1986. *Pinus* L. En: Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz-Garmendia, F., Paiva, J., Villar, L. (Eds.), *Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. I. *Lycopodiaceae-Papaveraceae*, pp. 168-174. CSIC, Madrid.
- Andrade, A., González-Jonte, R.H., 2007. El pinar de Hoyocasero (Ávila): ¿antigua repoblación o pinar natural conservado? *Anales de Biología*, 29, 33-51.
- Andreu, L., Gutiérrez, E., Macías, M., Ribas, M., Bosch, O., Camarero, J.J., 2007. Climate increases regional tree growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology*, 13, 804-815.

- Aparicio, A., Catalán, P., López Sáez, J.A., 2002. *Viscum*. En: López Sáez, J.A., Catalán, P., Sáez, L. (Eds.), *Plantas Parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares*, pp. 113-138. Mundi Prensa, Madrid.
- Aranda, I., Alía, R., Ortega, U., Dantas, Â.K., Majada, J., 2010. Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations. *Tree Genetics & Genomes*, 6, 169-178.
- Arbez, M., Millier, C., 1971. Contribution à l'étude de la variabilité géographique de *Pinus nigra* Arn. Étude comparative de quelques caracteres morphologiques des aiguilles au stade juvenile. Consequences pour la systematique de l'espèce et les test varietaux. *Annales des Sciences Forestières*, 28, 23-49.
- Arenillas, M., Martínez de Pisón, E., 1976. La morfología glaciaria de la Serrota (Ávila). *Boletín de la Real Sociedad Geográfica*, 112, 21-34.
- Arenillas, M., Arenillas, T., Bullón, T., Burgués, J.A., Juárez, D.R., Martínez de Pisón, E., Sanz, C., Troitiño, M.A., 1988. *Análisis del Medio Físico de Ávila. Delimitación de unidades y estructura territorial*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Arias, B., Climent, J.M., Díaz, P.M., 2011. Caracterización y diagnóstico de *Pinus nigra* en Navalacruz (Ávila). Estrategias para la conservación de recursos genéticos y propuestas de gestión y mejora. *Spanish Journal of Rural Development*, 2, 151-160.
- Arnold, C.A., 1953. Silicified plant remains from the Mesozoic and Tertiary of North America. II. Some fossils from northern Alaska. *Michigan Academy Science Letters*, 38, 9-12.
- Aseguinolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverría, M.R., Uribe-Echebarria, P.M., 1989. *Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Gobierno Vasco, Vitoria.
- Asensi, A., Díez Garretas, B., 1987. Andalucía occidental. En: Peinado Lorca, M., Rivas-Martínez, S. (Eds.), *La vegetación de España*, pp. 197-230. Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- Ashcroft, M.B., 2010. Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, 37, 1407-1413.
- Aurell, M., Meléndez, G., Olóriz, F., Bádenas, B., Caracuel, J.E., García, J.C., Goy, A., Linares, A., Quesada, S., Robles, S., et al., 2002. Jurassic. En: Gibbons, W., Moreno, T. (Eds.), *The Geology of Spain*, pp. 213-253. Geological Society, Londres.
- Aussenac, G., 1980. Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de desiccation. *Annales des Sciences Forestières*, 37, 201-215.
- Axelrod, D.I., 1986. Cenozoic history of some western American pines. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73, 565-641.
- Badal, E., 1998. El interés económico del pino piñonero para los habitantes de la Cueva de Nerja. En: Sanchidrián, J.L., Simón, M.D. (Eds.), *Las culturas del Pleistoceno Superior en Andalucía*, pp. 287-300. Patronato Cueva de Nerja, Málaga.

- Badal, E., 2001. La recolección de piñas durante la prehistoria de la Cueva de Nerja (Málaga). En: Villaverde, V. (Ed.), *De Neandertales a cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*, pp. 101-104. Universitat de València, Valencia.
- Badal, E., Bonet, H., Collado, E., Fabado, J., Fuentes, M., Izquierdo, I., Mata, C., Moreno, A., Ntinou, M., Quixal, D., Ripollès, P.P., Soria, L., 2008. Lo real y lo imaginario. El proyecto Hum2004-04939 sobre la flora en el mundo ibérico. En: Rovira, S., García-Heras, M., Gener, M., Montero, I. (Eds.), *VII Congreso Ibérico de Arqueometría*, pp. 144-157. CSIC, Madrid.
- Badal, E., Carrión, Y., Figueiral, I., Rodríguez Ariza, M.O., 2012a. Pinares y enebrales. El paisaje solutrense en Iberia. *Espacios, Tiempo y Forma. Serie I, Prehistoria y Arqueología*, 5, 259-271.
- Badal, E., Villaverde, V., Zilhão, J., 2012b. Middle Palaeolithic wood charcoal from three sites in South and West Iberia: Biogeographic implications. *Saguntum*, extra-13, 13-24.
- Baradat, P., Marpeau-Bezard, A., 1988. *Le pin maritime (Pinus pinaster Ait.): biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce*. Université de Bordeaux I, Burdeos.
- Barba, D., González Martínez, S.C., Ribeiro, M.M., Agúndez, D., Salvador, L., Alía, R., Gil, L., 2001. Variación genética de *Pinus pinaster* Ait.: aplicación a la identificación y caracterización del material forestal de reproducción (MFR). En: *III^{er} Congreso Forestal Español*, pp. 263-269. S.E.C.F., Granada.
- Barbero, M., Quézel, P., 1976. Les groupements forestières de Grèce centro-méridionale. *Ecologia Mediterranea*, 2, 3-86.
- Barbero, M., Loisel, R., Quézel, P., Richardson, D.M., Romane, F., 1998. Pines of the Mediterranean Basin. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 153-170. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barranco, J., Ortuño, S.F., 2004. Aproximación al sector del piñón en España. *Estudios Agrosociales y Pesqueros*, 201, 165-189.
- Barrón, E., Azêredo, A.C., 2003. Palynology of the Jurassic (Callovian-Oxfordian) succession from Pedrogao (Lusitanian Basin, Portugal). Palaeoecological and palaeobiogeographical aspects. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 227, 259-286.
- Barrón, E., Comas, M., Trincão, P., 1999. Estudio palinológico del tránsito Pliensbachense/Toarciense en la Rambla del Salto (Sierra Palomera, Teruel, España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 25, 171-187.
- Barrón, E., Comas, M., Elorza, L., 2001. Contribuciones al estudio palinológico del Cretácico Inferior de la Cuenca Vasco-Cantábrica: los afloramientos ambarígenos de Peñacerrada (España). *Coloquios de Paleontología*, 52, 135-156.
- Barrón, E., Rivas Carballo, R., Postigo Mijarra, J.M., Alcalde, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., Valle Hernández, M., 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 382-402.

- Bastien, C., Alía, R., 2000. What might be useful measures of genetic variability for adaptative traits within populations of Scots pine? *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 97-110.
- Bazile-Robert, E., 1981. Le pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans le Würm récent de Provence. *Geóbios*, 14, 395-397.
- Beltrán, M., Vericat, P., Piqué, M., Cervera, T., 2012. *Models de gestió per als boscos de pinassa (Pinus nigra Arn.): producció de fusta i prevenció d'incendis forestals*. Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Benito Garzón, M., Blazek, R., Neteler, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., Furlanello, C., 2006. Predicting habitat suitability with machine learning models: The potential area of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling*, 197, 383-393.
- Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., 2007. Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene. *Ecography*, 30, 120-134.
- Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., 2008a. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, 11, 169-178.
- Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., 2008b. The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian Peninsula from the last glacial maximum to 2100 under climate change. *The Holocene*, 18, 705-714.
- Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, M., Zavala, M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 766-778.
- Benito Garzón, M., Ruiz Benito, P., Zavala, M.A., 2013. Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1141-1151.
- Bennett, K.D., 1997. *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18, 103-115.
- Betancourt, J.L., Van Devender, T.R., Martin, P.S., 1990. *Packrat Middens: The Last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press, Tucson.
- Bhagwat, S.A., Willis, K.J., 2008. Species persistence in northern glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography*, 35, 464-482.
- Birks, H.J.B., 1989. Holocene Isochrone maps and patterns of tree-spreading in the British Isles. *Journal of Biogeography*, 16, 503-540.
- Birks, H.J.B., 1996. Contributions of Quaternary Palaeoecology to Nature Conservation. *Journal of Vegetation Science*, 7, 89-98.

- Birky, C.W., 1995. Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes-mechanisms and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 11331-11338.
- Birky, C.W., 2001. The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: Laws, mechanisms, and models. *Annual Review of Genetics*, 35, 125-148.
- Blanco Andray, A., 1985. Estudio comparativo de los hábitats de *Castanea sativa* y *Pinus pinaster* en la Sierra de Gredos. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 14, 35-45.
- Blanco Castro, E., Casado González, M.A., Costa Tenorio, M., Escribano, R., García Antón, M., Génova Fuster, M., Gómez Manzanegue, A., Gómez Manzanegue, F., Moreno Saiz, J.C., Morla Juaristi, C., Regato Pajares, P., Sainz Ollero, H., 1997. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- Blanco González, A., López Sáez, J.A., López Merino, L., 2009. Ocupación y uso del territorio en el sector centromeridional de la Cuenca del Duero entre la Antigüedad y la Alta Edad Media (siglos I-XI d.C.). *Archivo Español de Arqueología*, 82, 275-300.
- Blondel, J., Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean región*. Oxford University Press, Nueva York.
- Bogino, S.M., Bravo, F., 2008. Growth response of *Pinus pinaster* Ait. to climatic variables in central Spanish forests. *Annals of Forest Science*, 65, 2-12.
- Bogino, S.M., Bravo, F., Fernández Nieto, M.J., 2009a. Clima y crecimiento forestal en ambientes mediterráneos: *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris* en España. En: 5º Congreso Forestal Español, pp. 1-9. S.E.C.F., Ávila.
- Bogino, S.M., Fernández Nieto, M.J., Bravo, F., 2009b. Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fennica*, 43, 609-623.
- Bojovic, S., Jurc, M., Drazic, D., Pavlovic, P., Mitrovic, M., Djurdjevic, L., Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z., Barbero, M., 2005. Origin identification of *Pinus nigra* populations in southwestern Europe using terpene composition variations. *Trees*, 19, 531-538.
- Bolòs, O., Romo, A.M., 1989. L'aliança Amelanchiero ovalis-Buxion als Pirineus. *Folia Botanica Miscellanea*, 6, 109-114.
- Bond, W.J., Scott, A.C., 2010. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist*, 188, 1137-1150.
- Boratynski, A., 1991. Range of natural distribution. En: Giertych, M., Mátyás, C. (Eds.), *Genetics of Scots Pine*, pp. 19-30. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Borzan, Z., Idzajtich, M., 1996. Discrimination between European black pine (*Pinus nigra* Arn.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and their F1 and F2 hybrids by discriminant analysis. *Unapredenje proizvodnje biomase sumskih ekosustava, Sveuciliste u Zagreb*, 23-36.

- Bozukov, V.S., Utescher, T., Ivanov, D.A., Tsenov, B.V., Ashraf, A.R., Mosbrugger, V., 2011. New results for the fossil macroflora of the Beli Breg Lignite Basin, West Bulgaria. *Phytologia Balcanica*, 17, 3-19.
- Brandis, D., Troitiño, M.A., 1977. Ávila. En: Martínez de Pisón, E. (Dir.), *Los paisajes naturales de Segovia, Ávila, Toledo y Cáceres. Estudio geográfico*, pp. 51-106. Instituto de Estudios de Administración Local, Madrid.
- Brando, P.M., Nepstad, D.C., Balch, J.K., Bolker, B., Christman, M.C., Coe, M., Putz, F.E., 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density, and fire behavior. *Global Change Biology*, 18, 630-641.
- Brendel, O., Pot, D., Plomion, C., Rozenberg, P., Guehl, J.M., 2002. Genetic parameters and QTL analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and ring width in maritime pine. *Plant, Cell and Environment*, 25, 945-953.
- Bucci, G., González Martínez, S.C., Le Provost, G., Plomion, C., Ribeiro, M.M., Sebastiani, F., Alía, R., Vendramin, G.G., 2007. Range-wide phylogeography and gene zones in *Pinus pinaster* Ait. Revealed by chloroplast microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 16, 2137-2153.
- Budde, K.B., Heuertz, M., Hernández-Serrano, A., Pausas, J.G., Vendramin, G.G., Verdú, M., González Martínez, S.C., 2014. *In situ* genetic association for serotiny, a fire-related trait, in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster*). *New Phytologist*, 201, 230-241.
- Bueno, P., Barroso, R., de Balbín, R., Campo, M., Etxeberria, F., González, A., Herrasti, L., Treserras, J.J., López García, P., López Sáez, J.A., Matamala, J.C., Sánchez, B., 2002. Áreas habitacionales y funerarias en el Neolítico de la Cuenca Interior del Tajo: la provincia de Toledo. *Trabajos de Prehistoria*, 59, 65-79.
- Bueno, P., Barroso, R.M., Balbín, R., Campo, M., González, A., Etxebarria, F., Herrasti, L., Galván, V., Juan-Treserras, J., López Sáez, J.A., López, P., Matamala, J.C., Millos, J.J., Robledo, B., Trancho, G., Sánchez, B., 2005. Alimentación y economía en contextos habitacionales y funerarios del Neolítico meseteño. En: Arias, P., Ontañón, R., García, C. (Eds.), *III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica*, pp. 83-92. Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria 1, Universidad de Cantabria, Santander.
- Burban, C., Petit, R.J., 2003. Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, 12, 1487-1495.
- Burjachs, F., 2006. Palinología y restitución paleoecológica. *Ecosistemas*, monográfico, 1-10.
- Buxó R., Piqué, R., 2008. *Arqueobotánica. Los usos de las plantas en la Península Ibérica*. Crítica, Barcelona.
- Calama, R., Montero, G., 2007. Cone and seed production from Stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *European Journal of Forest Research*, 126, 23-35.

- Calama, R., Pardos, M., Mayoral, C., Madrigal, G., Conde, M., Sánchez-González, M.O., 2014. Regeneración de *Pinus pinea* y *Juniperus oxycedrus* en masas mixtas piñonero-encina-enebro en los valles del Tiétar y del Alberche (Sistema Central, España). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 40, 75-86.
- Calvo, L., Santalla, S., Marcos, E., Valbuena, L., Tárrega, R., Luis, E., 2003. Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster* Ait., and obligate seeder, and in others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *Forest Ecology and Management*, 184, 209-223.
- Calvo, L., Santalla, S., Valbuena, L., Marcos, E., Tárrega, R., Luis, E., 2008. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecology*, 197, 81-90.
- Camarero, J.J., Manzanedo, R.D., Sánchez, R., Navarro, R.M., 2013. Growth response to climate and drought change along an aridity gradient in the southernmost *Pinus nigra* relict forest. *Annals of Forest Science*, 70, 769-780.
- Camarero, J.J., Sangüesa Barreda, G., Montiel Molina, C., Seijo, F., López Sáez, J.A., 2018. Past growth suppressions as proxies of fire occurrence in relict Mediterranean black pine forests. *Forest Ecology & Management*, 413, 9-20.
- Cañellas, I., Martínez, F., Montero, G., 2000. Silviculture and dynamics of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 233-254.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J.H., Fréchette, B., Gauthier, S., Prairie, Y.T., 2001. Change in fire frequency in the Eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89, 930-946.
- Carlisle, A., 1958. A guide to the named variants of Scots pine (*Pinus sylvestris* Linnaeus). *Forestry*, 31, 203-224.
- Carrasquinho, I., Gonçalves, E., 2013. Genetic variability among *Pinus pinea* L. provenances for survival and growth traits in Portugal. *Tree Genetics Genomes*, 9, 855-866.
- Carrillo-Gavilán, M.A., Vilà, M., 2010. Little evidence of invasion by alien conifers in Europe. *Diversity and Distributions*, 16, 203-213.
- Carrión, J.S., 2001a. Condicionantes de la respuesta vegetal al cambio climático. Una perspectiva paleobiológica. *Acta Botanica Malacitana*, 26, 157-176.
- Carrión, J.S., 2001b. Pastoreo y vulnerabilidad de la vegetación en la alta montaña mediterránea durante el Holoceno. *Cuadernos de Geografía*, 69/70, 7-22.
- Carrión, J.S., 2001c. Dialectic with climatic interpretations of Late-Quaternary vegetation history in Mediterranean Spain. *Journal of Mediterranean Ecology*, 2, 145-156.
- 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., 2012. *Paleoflora y Paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno-Cuaternario*. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid.
- Carrión, J.S., Leroy, S.A.G., 2010. Iberian floras through time: Land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 227-230.
- Carrión, J.S., 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., 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, 243-252.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennet, K.D., Navarro, C., Munuera, M., 2001a. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene*, 11, 635-653.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M., Andrade, A., 2001b. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology*, 89, 783-797.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, E.I., Chaín, C., 2003a. Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*, 13, 839-849.
- Carrión, J.S., Yll, E., Walker, M., Legaz, A., Chaín, C., López, A., 2003b. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neandertal man sites. *Global Ecology & Biogeography*, 12, 119-129.
- Carrión, J.S., 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.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Quirante, L.S., Finlayson, J.C., Fernández, S., Andrade, A., 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews*, 26, 1455-1475.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López Sáez, J.A., López García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P., 2008. A coastal reservoir of biodiversity for 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., Fernández, S., González Sampériz, P., Gil Romera, G., Badal, E., Carrión, Y., López Merino, L., López Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 458-475.

- Castaing, J.P., Vergeron, P., 1973. Principes et methods d'étude expérimentale de la dispersion du pollen de pin maritime dans le Massif Landais. *Pollen et Spores*, 15, 255-280.
- Castelo, R., López Sáez, J.A., López, A.M., Peña, L., Ruiz, M., López Merino, L., Pérez Díaz, S., Liesau, C., García, R., Gómez, J.L., Manglano, G., 2012. Una aproximación interdisciplinar a las actividades agropecuarias y cinegéticas de un asentamiento rural lusitano: El Saucedo (Talavera la Nueva, Toledo). *Boletín de la Asociación Española de Amigos de la Arqueología*, 46, 205-236.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris* var. *nevadensis*) at its southernmost distribution limits: Consequence of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92, 266-277.
- Catalán, G., Gil, P., Galera, R., Martín, S., Agúndez, D., Alía, R., 1991. *Las regiones de procedencia de Pinus sylvestris L. y Pinus nigra Arn. subsp. salzmannii (Dunal) Franco en España*. ICONA, Madrid.
- Catón Santarén, B., Uribe-Echebarría, P.M., 1980. *Mapa de Vegetación de Álava*. Diputación Foral de Álava, Vitoria.
- Catry, F.X., Rego, F., Moreira, F., Fernandes, P.M., Pausas, J.G., 2010. Post-fire tree mortality in mixed forests of Central Portugal. *Forest Ecology and Management*, 260, 1184-1192.
- Cavagnetto, C., 2002. La palynoflore du Bassin d'As Pontesen Galice dans le Nord Ouest de l'Espagne à la limite Rupélien-Chattien (Oligocène). *Palaeontographica Abteilung B*, 263, 161-204.
- Ceballos, L., Ruiz de la Torre, J., 1979. *Árboles y arbustos de España*. E.T.S.I. Montes, Madrid.
- Cerro, A. del, Navarro, R., Andrés, M., Lucas, M.E., García, F.A., López, F.R., 2006. Factores que influyen en la difícil regeneración de los montes de *Pinus nigra* Arn. en la Serranía de Cuenca. *Montes*, 84, 33-39.
- Chagné, D., Chaumeil, P., Ramboer, A., Collada, C., Guevara, A., Cervera, M.T., Vendramin, G.G., García, V., Prigerio, J.M., Echt, C., Richardson, T., Plomion, C., 2004. Cross-species transferability and mapping of genomic and cDNA SSR in pines. *Theoretical and Applied Genetics*, 109, 1204-1214.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alía, R., 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of Forest Science*, 64, 87-97.
- Chapa, T., Pereira, J., Cabrera, A., Charro, C., Moreno, M., Ruiz Alonso, M., Pérez Díaz, S., López Sáez, J.A., Araujo, R., 2013. Una fosa-vertedero de época vettona en el Cerro de la Mesa (Alcolea de Tajo, Toledo). *Trabajos de Prehistoria*, 70, 140-165.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., et al., 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 528-580.

- Chavarría, J.A., González Muñoz, J.M., 2000. *Villas y villazgos en el Valle del Tiétar abulense (siglos XIV-XVIII)*. Sociedad de Estudios del Valle del Tiétar, Madrid.
- Cheddadi, R., Vendramin, G.G., Litt, T., Francois, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J.M., de Beaulieu, J.L., Sadori, L., Jost, A., Lunt, D., 2006. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology & Biogeography*, 15, 272-282.
- Chevalier, A., 1944. Notes sur les conifères de l'Indochine. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*, 24, 7-34.
- Ching, K.K., Doerksen, A., 1971. A natural chimera of Douglas-fir. *Silvae Genetica*, 20, 209-210.
- Christenhusz, M.J.M., Reveal, J.L., Farjon, A., Gardner, M.F., Mill, R.R., Chase, M.W., 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19, 55-70.
- Christensen, K.I., 1997. Pinaceae, Cupressaceae, Taxaceae, Ephedraceae, Salicaceae, Juglandaceae, Betulaceae, Fagaceae, Ulmaceae, Moraceae. En: Strid, A. y Tan, K. (Eds.), *Flora Hellenica*, vol. 1, pp. 1-17. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Christopoulou, A., Fulé, P.Z., Andriopoulos, P., Sarris, D., Arianoutsou, M., 2013. Dendrochronology-based fire history of *Pinus nigra* forests in Mt. Taygetos, Peloponnese Greece. *Forest Ecology and Management*, 293, 132-139.
- Christopoulou, A., Fyllas, N.M., Andriopoulos, P., Koutsias, N., Dimitrakopoulos, P.G., Arianoutsou, M., 2014. Post-fire regeneration patterns of *Pinus nigra* in a recent burned area in Mount Taygetos, Southern Greece: The role of unburned forest patches. *Forest Ecology and Management*, 327, 148-156.
- Climont, J., López, R., González, S., Gil, L., 2007. El pino canario (*Pinus canariensis*), una especie singular. *Ecosistemas*, 16, 80-89.
- Climont, J., Chambel, R., Barba, D., Voltas, J., Alía, R., 2008. Evaluación genética de la planta forestal: concepto y resultados disponibles para rodales de pinos españoles. *Boletín del CIDEU*, 6-7, 69-82.
- Coll, M., Peñuelas, J., Ninyerola, M., Pons, X., Carnicer, J., 2013. Multivariate effect gradients driving forest demographic responses in the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 303, 195-209.
- Collada, C., Jiménez, P., 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 9, extra 2, 237-248.
- Comes, H.P., Kadereit, J.W., 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, 3, 432-438.
- Corcuera, L., Cochard, H., Gil-Pelegrín, E., Notivol, E., 2011. Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P50) under severe drought. *Trees*, 25, 1033-1042.

- Correia, I., Almeida, M.H., Aguiar, A., Alía, R., Soares, T., Santos, J., 2008. Variations in growth, survival and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) among *Pinus pinaster* populations of different geographic origins. *Tree Physiology*, 28, 1545-1552.
- Correia, I., Alía, R., Yan, W., David, T., Aguiar, A., Almeida, H., 2010. Genotype x environment interactions in *Pinus pinaster* at age 10 in a multi-environment trial in Portugal: a maximum likelihood approach. *Annals of Forest Science*, 67, 1-9.
- Cortés, M., Morales, A., Simón, M.D., Bergadà, M.M., Delgado, López-García, P., López Sáez, J.A., Lozano, M.C., Riquelme, J.A., Roselló, E., Sánchez-Marco, A., Vera-Peláez, J.L., 2008. Paleoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2176-2193.
- Cortés, M., Morales, A., Simón, M.D., Lozano, M.C., Vera, J.L., Finlayson, C., Rodríguez Vidal, J., Delgado, A., Jiménez, F.J., Martínez, F., Martínez, M.A., Pascual, A.J., Bergadà, M.M., Gibaja, J.F., Riquelme, J.A., López Sáez, J.A., Rodrigo, M., Sakai, S., Sugisaki, S., Finlayson, G., Fa, D., Bicho, N.F., 2011. Earliest known use of marine resources by Neanderthals. *PLOS One*, 6, e24026 (1-15).
- Cortés, M., Jiménez, F., Simón, M.D., Gibaja, J.F., Faustino, A., Martínez, F., Rodrigo, M., Flores, J.A., Paytan, A., López Sáez, J.A., Peña Chocarro, L., Carrión, J.S., Morales, A., Roselló, E., Riquelme, J.A., Dean, R.M., Salgueiro, E., Martínez, R.M., De la Rubia de Gracia, J.J., Lozano, M.C., Vera, J.L., Llorente, L., Bicho, N.F., 2012. The Mesolithic-Neolithic transition in southern Iberia. *Quaternary Research*, 77, 221-234.
- Costa, M., García Antón, M., Morla, C., Sainz Ollero, H., 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, 1, 31-58.
- Cox, C.B., Moore, P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Crane, P.R., Lidgard, S.H., 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science*, 246, 675-678.
- Creus, J., Génova, M., Fernández Cancio, A., Pérez Antelo, A., 1992. New dendrochronologies for Spanish Mediterranean zone. En: Bartholin, T.S., Berglund, B.E., et ál. (Eds.), *Proceedings of the International Dendrochronological Symposium: Tree Rings and Environment*, pp. 76-78. Lund.
- Creus, J., Saz, M.A., 2001. Influencia de la precipitación y la temperatura en el crecimiento radial de *Pinus uncinata* Ramond y *Pinus nigra* Arnold subsp. *Salzmannii* (Dunal) Franco en la provincia de Teruel. *Pirineos*, 156, 3-26.
- Critchfield, W.B., Little, E.L., 1966. *Geographic distribution of the pines in the world*. USDA Forest Service, Miscellaneous Publication Number 991, Washington DC.
- Cruz, M. de la, Peinado, M., 1996. El paisaje vegetal de la Cuenca del río Henares. I. Comunidades arbóreas y arbustivas. *Wad-al-Hayara*, 23, 335-396.

- Cubash, U., Von Storch, H., Watewitz, J., Zorita, E., 1996. Estimates of climate change in Southern Europe derived from dynamical climate model output. *Climate Research*, 7, 129-149.
- Cuerda, P., 1993. *La Sierra de Gredos y su Reserva Nacional*. Sendai, Barcelona.
- Debazac, E.F., 1971. Contribution à la connaissance de la repartition et de l'écologie de *Pinus nigra* Arn. dans le Sud-est de l'Europe. *Annales des Sciences Forestières*, 28, 91-139.
- Delgado Sánchez, A., 1996. *Sierra de Gredos*. Junta de Castilla y León, Segovia.
- Derory, J., Mariette, S., González Martínez, S.C., Chagné, D., Madura, D., Gerber, S., Brach, J., Persyn, F., Ribeiro, M.M., Plomion, C., 2002. What can nuclear microsatellites tell us about maritime pine genetic resources conservation and provenance certification strategies? *Annals of Forest Science*, 59, 699-708.
- Desprat, S., Díaz, P.M., Coulon, T., Ezzat, L., Pessarossi-Langlois, J., Morales Molino, C., Sánchez Goñi, M.F., 2015. *Pinus nigra* (European black pine) as the dominant species of the last glacial pinewoods in south-western to central Iberia: a morphological study of modern and fossil pollen. *Journal of Biogeography*, 42, 1998-2009.
- Destremau, D.X., Alazard, P., Chaperon, H., 1982. *Monographie génétique de Pinus pinaster*. Academia Scientiarum et Artium Slavorum Meridionalium, Zagreb.
- Diéguez, C., Agut, D., Caballero, J., Chicote, G., Torres, Y., 2000. Patrimonio paleobotánico de la Comunidad de Madrid. Asociaciones vegetales del Cretácico Superior. En: Morales, J. (Ed.), *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*, pp. 67-83. Comunidad de Madrid, Madrid.
- Diéguez, C., Peyrot, D., Barrón, E., 2010. Floristic and vegetational changes in the Iberian Peninsula during Jurassic and Cretaceous. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 325-340.
- Díez Herrero, A., 2001. *Geomorfología e hidrología fluvial del río Alberche. Modelos y S.I.G. para la gestión de las riberas*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- Dresner, S., 2002. *The principles of sustainability*. Earthscan Publications Ltd., Londres.
- Dobrowsky, S.Z., 2001. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17, 1022-1035.
- Duarte, C.M., 2006. *Cambio global. Impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra*. CSIC, Madrid.
- Dubar, M., Ivaldi, J.P., Thion, M., 1995. Feux de forêt méditerranéens: une histoire de pins. *La Recherche*, 26, 188-189.
- Dupré, M., 1980. Análisis polínico de sedimentos arqueológicos de la Cueva de Les Malladetes (Barx, Valencia). *Cuadernos de Geografía*, 26, 1-22.

- Dupré, M., 1988. *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Series de Trabajos Varios Núm. 84, Servicio de Investigación Prehistórica, Diputación Provincial de Valencia, Valencia.
- Dvornyk, V., Sirvio, A., Mikkonen, M., Savolainen, O., 2002. Low nucleotide diversity at the *pal1* locus in the widely distributed *Pinus sylvestris*. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 179-188.
- Dzialuk, A., Muchewicz, E., Boratyn'ski, A., Montserrat, J.M., Boratyn'ska, K., Burczyk, J., 2009. Genetic variation of *Pinus uncinata* (Pinaceae) in the Pyrenees determined with cpSSR markers. *Plant Systematics and Evolution*, 277, 197-205.
- Eckert, A.J., Hall, B.D., 2006. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): phylogenetic tests of fossil-based hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40, 166-182.
- Elena Rosselló, R., Sánchez Palomares, O., 1991. *Estudio ecológico de los pinares españoles de Pinus nigra Arn.: síntesis ecológica*. Monografías INIA nº 81, INIA, Madrid.
- Elena Rosselló, R., Sánchez Palomares, O., Carretero, P., 1985, *Estudio fisiográfico y climático de los pinares autóctonos españoles de Pinus nigra Arn.* Comunicaciones INIA, Serie Recursos Naturales nº 36, INIA, Madrid.
- Enríquez de Salamanca, C., 1985. *Gredos por dentro y por fuera*. Madrid.
- Escudero, A., Barrero, S., Pita, J.M., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*, *P. sylvestris* var *iberica*). *Annales des Sciences Forestières*, 54, 553-562.
- Escudero, A., Núñez, Y., Pérez García, F., 2000. Is fire a selective force of seed size in pin species? *Acta Oecologica*, 21, 245-256.
- Escudero, A., Iriondo, J.M., Torres, M.E., 2003. Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biological Conservation*, 113, 351-365.
- Evaristo, I., Seabra, R., Baeta, J., Pais, M.S., 2002. Caracterização molecular de proveniências de *Pinus pinea* L. por RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA). *Silva Lusitana*, 10, 53-61.
- Evaristo, I., Santos, S., Tenreiro, R., Costa, R., 2008. Comparison of genetic structure assessed by amplified fragment length polymorphism and retrotransposon-based sequence-specific amplification polymorphism for Portuguese populations of *Pinus pinea* L. *Silvae Genetica*, 57, 93-100.
- Fady, B., 2005. Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? *Taxon*, 54, 905-910.
- Fady, B., 2012. Biogeography of neutral genes and recent evolutionary history of pines in the Mediterranean Basin. *Annals of Forest Science*, 69, 421-428.
- Fady, B., Conord, C., 2010. Macroecological patterns of species and genetic diversity in vascular plants of the Mediterranean Basin. *Diversity and Distributions*, 16, 53-64.

- Fady, B., Médail, F., 2004. Mediterranean forest ecosystems. En: Burley, J., Evans, J., Youngquist, J.A. (Eds.), *Encyclopedia of forest science*, pp. 1403-1414. Elsevier, Londres.
- Fady, B., Semerci, H., Vendramin, G.G., 2003. *Technical guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (Pinus halepensis) and Brutia pine (Pinus brutia)*. EUFORGEN, Roma.
- Fady, B., Fineschi, S., Vendramin, G.G., 2004. *Technical guidelines for genetic conservation and use. Italian stone pine (Pinus pinea)*. EUFORGEN, Roma.
- Fady, B., Lefevre, F., Vendramin, G.G., Ambert, A., Regnier, C., Bariteau, M., 2008. Genetic consequences of past climate and human impact on eastern Mediterranean *Cedrus libani* forests. Implications for their conservation. *Conservation Genetics*, 8, 85-96.
- Fady, B., Brahic, P., Cambon, D., Gilg, O., Rei, F., Roig, A., Royer, J., Thévenet, J., Turion, N., 2010. Valoriser et conserver le Pin de Salzmann en France. *Forêt méditerranéenne*, 31, 3-14.
- Fallour, D., Fady, B., Lefèvre, F., 1997. Study on isozyme variation in *Pinus pinea* L.: evidence of low polymorphism. *Silvae Genetica*, 46, 201-207.
- Farjon, A., 1990. *Pinaceae: drawings and descriptions of the genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Farjon, A., 2001. *World checklist and bibliography of conifers*. Royal Botanic Garden, Kew.
- Farjon, A. 2008. *A natural history of conifers*. Timber Press, Portland.
- Farjon, A., 2010. *A Handbook of the World's Conifers*. Brill Academic Publishers, Leiden.
- Farjon, A., 2013. *Pinus pinaster*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2.
- Feliciísimo, A.M., Francés, E., Fernández, J.M., González, A., Varas, J., 2002. Modelling the potential distribution of forests with a GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 68, 455-461.
- Feliciísimo, A.M., Muñoz, J., Mateo, R.G., Villalba, C.J., 2012. Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Ecosistemas*, 21, 1-6.
- Fernandes, P.M., Rigolot, E., 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 241, 1-13.
- Fernandes, P.M., Vega, J.A., Jiménez, E., Rigolot, E., 2008. Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*, 256, 246-255.
- Fernández, M., Gil, L., Pardos, J.A., 2000. Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. provenances during their first growing season. *Annals of Forest Science*, 57, 9-16.
- Fernández Cancio, A., Pérez Antelo, A., Creus, J., Génova, M., 1991. Algunos aspectos de la dendroecología de *Pinus pinea* L. *Studia Oecologica*, 8, 203-218.

- Fernández Cancio, A., Génova, M., Creus, J., Gutiérrez, E., 1996. Dendroclimatological investigation covering the last 300 years in Central Spain. En: Dean, J.S., Meko, D.M., Swetnam, T.W. (Eds.), *Radiocarbon. Tree Rings, Environment and Humanity*, pp.181-190. University of Arizona, Tucson.
- Fernández de Uña, L., Fonti, P., Aranda, I., Cañellas, I., Gea, G., 2013. Impact of drought on the intra-annual growth of *Pinus sylvestris* L. *The Open Forest Science Journal*, 6, 43-45.
- Ferrandis, P., Herranz, J.M., Martínez, J.J., 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a *Pinus pinaster* forest in SE Spain. *International Journal of Wildland Fire*, 6, 31-35.
- Ferré, Y. de, 1953. Division de genre *Pinus* en quatre sous-genres. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences (Paris)*, 236, 226-228.
- Field, T.S., Arens, N.C., 2007. The ecophysiology of early angiosperms. *Plant, Cell & Environment*, 30, 291-309.
- Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.K., Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M., 2012. *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge-Nueva York.
- Figueiral, I., 1991. Buraco da Pala: um medio-ambiente vegetal explorado pelo homem. Resultados da análise antracológica. En: Queiroga, F., Dinis, A.P. (Eds.), *Paleoecologia e Arqueologia II. Trabalhos dedicados a A.R. Pinto da Silva*, pp. 13-29. Centro de Estudos Arqueológicos Famalicenses, Vila Nova de Famalição.
- Figueiral, I., 1995. Charcoal analysis and the history of *Pinus pinaster* (cluster pine) in Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89, 441-454.
- Figueiral, I. 1996. Wood resources in north-west Portugal: their availability and use from the late Bronze Age to the Roman period. *Vegetation History and Archaeobotany*, 5, 121-129.
- Figueiral, I., Carcaillet, C., 2005. A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. *Quaternary Science Reviews*, 21, 549-558.
- Figueiral, I., Terral, J.F., 2002. Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 21, 549-558.
- Filiz, E., Koc, I., 2014. Assessment of chloroplast microsatellite from pine family (Pinaceae) by using bioinformatics tools. *Indian Journal of Biotechnology*, 13, 34-40.
- Finlayson, C., Giles, F., Rodríguez Vidal, J., Fa, D.A., Gutiérrez, J.M., Santiago, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández Jalvo, Y., Gledhill, P., Jiménez Espejo, F.J., López García, P., López Sáez, J.A., Riquelme, J.A., Sánchez, A., Giles, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino,

- C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature*, 443, 850-853.
- Fitzpatrick, M.C., Hargrove, W.W., 2009. The projection of species distribution models and the problema of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, 18, 2255-2261.
- Floran, V., Sestras, R.E., García Gil, M.R., 2011. Organelle genetic diversity and phylogeography of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 39, 317-322.
- Florin, R., 1963. The distribution of conifer and taxa genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, 20, 121-312.
- Franco Múgica, F., García Antón, M., Maldonado-Ruiz, J., Morla Juaristi, C., Sainz Ollero, H., 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish Northern Meseta. *The Holocene*, 11, 343-358.
- 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.
- Frankis, M.P., 1989. Generic interrelationships in Pinaceae. *Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburgh*, 45, 527-548.
- Fuertes, E., Ladero, M., 1978. Avance de la vegetación y flora del valle de Amblés (Ávila). *Pharmacia Mediterranea*, 3, 113-126.
- Fulé, P.Z., Ribas, M., Gutiérrez, E., Vallejo, R., Kaye, M.W., 2008. Forest structure and fire history in a old *Pinus nigra* forest eastern Spain. *Forest Ecology and Management*, 255, 1234-1242.
- Galán de Mera, A., Hagen, M.A., Vicente Orellana, J.A., 1999. Plant communities with *Pinus sylvestris* L. and *P. nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco of the Spanish Sistema Central: a phytosociological approximation. *Botanica Helvetica*, 109, 21-54.
- Galiano, L., Martínez Vilalta, J., Lloret, F., 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansión of co-occurring oak species. *Ecosystems*, 13, 978-991.
- Galiano, L., Martínez Vilalta, J., Lloret, F., 2011. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 years after a drought episode. *New Phytologist*, 190, 750-759.
- Gamisans, J., Gruber, M., 1988. Els boscos de Pinassa (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) als Pirineus catalans i est-aragonesos: estudi fitosociologic. *Monografías del Instituto Pirenaico de Jaca*, 4, 543-552.
- Gamisans, J., Gruber, M., Regato, P., 1991. Les fôrets de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* des Pyrénées aragonaises. *Lazarroa*, 12, 147-151.
- Gandía, R., Iglesias, A., Martín, J.M., 2005. Los recursos genéticos de *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco en la Sierra de Gredos, diario de su

- conservación. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 643-664. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Gandullo, J.M., Sánchez-Palomares, O., 1994. *Estaciones ecológicas de los pinares españoles*. M.A.P.A., Madrid.
- Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T., Busse Nielsen, A., 2014. The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, 330, 82-93.
- García, R., 2009. Información histórica sobre los bosques de Gredos. En: Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds.), *Los bosques de Gredos a través del tiempo*, pp. 181-328. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- García Álvarez, S., 2005. *Estudio de caracteres cuticulares de Pinus sylvestris L. y Pinus uncinata Ramond ex DC. de la Península Ibérica*. Proyecto Fin de Carrera, Universidad Politécnica, Madrid.
- García Álvarez, S., García Amorena, I., Rubiales, J.M., Morla, C., 2009. The value of leaf cuticle characteristics in the identification and classification of Iberian Mediterranean members of the genus *Pinus*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 436-448.
- García Álvarez, S., Morla, C., Paull, R., García, I., 2014. A taxonomic tool for identifying needle remains of south-western European *Pinus* species of the Late Quaternary. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175, 282-298.
- García Amorena, I., Gómez-Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares, G., Morla, C., 2007. The Late Quaternary coastal forests of western Iberia: A study of their macroremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254, 448-461.
- García Antón, M., Franco Múgica, F., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C., Sainz Ollero, H., 1995. Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 52, 187-195.
- García Antón, M., Franco Múgica, F., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C., Sainz Ollero, H., 1997. New data concerning the evolution of the vegetation in Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography*, 26, 1-7.
- García Antón, M., Franco Múgica, F., Morla Juaristi, C., Maldonado Ruiz, J., 2011. The biogeographical role of *Pinus* forest in the Northern Spanish Meseta: a new Holocene sequence. *Quaternary Science Reviews*, 30, 757-768.
- García Calvo, D., 2004. *Dendrocronologías de rodales relictos y maderas subfósiles de Pinus sylvestris L. y Pinus nigra Arnold en la Sierra de Gredos (Ávila)*. Proyecto Fin de Carrera, Universidad Politécnica, Madrid.
- García Calvo, D., Génova, M., Gómez Manzaneque, F., 2005. Los estudios dendrocronológicos en maderas subfósiles como informadores de la historia forestal. En: *IV Congreso Forestal Español*. S.E.C.F., Zaragoza, CD-Rom

- García Esteban, L., 2002. *Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie*. Mundi-Prensa, Madrid.
- García Esteban, L., Guindeo, A., 1988. *Anatomía e identificación de las maderas de coníferas españolas*. AITIM, Madrid.
- García Garcimartín, H.J., 2002. *Articulación jurisdiccional y dinámica socioeconómica de un espacio natural: la cuenca del Alberche (siglos XII-XV)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- García-Gil, M.R., Mikkonen, M., Savolainen, O., 2003. Nucleotide diversity at two phytochrome loci along a latitudinal cline in *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology*, 12, 1195-1206.
- García López, J.M., Allué, C., 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems*, 19, 329-339.
- García López, J.M., Allué, C., 2013a. Modelling future no-analogue climate distributions: A world-wide phytoclimatic niche-based survey. *Global and Planetary Change*, 101, 1-11.
- García López, J.M., Allué, C., 2013b. Phytoclimatic dynamics of Mediterranean forests under climate change. A case study in a Southern European *Pinus sylvestris* L. stand. *American Journal of Plant Sciences*, 4, 655-662.
- García López, J.M., Gonzalo Jiménez, J., Allué, C., 2005. Fitoclimatología de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco en España. Áreas potenciales de ensayo y adecuaciones fitoclimáticas. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 85-108. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- García Novo, F., Ramírez Díaz, L., Torres Martínez, A., 1975. El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispanica*, 5, 1-56.
- Gaspar, M.J., De Lucas, A.I., Alía, R., Pinto, J.A., Hidalgo, E., Louzada, J., Almeida, H., González Martínez, S.C., 2009. Use of molecular markers for estimating breeding parameters: a case study in a *Pinus pinaster* Ait. progeny trial. *Tree Genetics & Genomes*, 5, 609-616.
- Gaussen, H., 1960. Les Gymnosperms actuelles et fossils. Fascicle VI. Les Coniferales. Chapter XI. Généralités, Genre *Pinus*. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*, 1-272.
- Gaussen, H., Heywood, V.H., Chater, A.O., 1993. *Pinus*. En: Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, O.A., et ál. (Eds.), *Flora Europaea. Volume 1. Lycopodiaceae to Platanaceae*, 2nd ed., pp. 40-44. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gavilán, R.G., Jiménez-Alfaro, B., Bacchetta, G., Dimopoulos, P., Mucina, L., 2013. Mountain biodiversity patterns in Southern Europe and North Africa. *Lazaroa*, 34, 7-10.
- Gea-Izquierdo, G., Montes, F., Gavilán, R.G., Cañellas, I., Rubio, A., 2015. Is this the end? Dynamics of a relict stand from pervasively deforested ancient Iberian pine forests. *European Journal of Forest Research*, 134, 525-536.

- Geada López, G., Kamiya, K., Harada, K., 2002. Phylogenetic relationships of *Diploxylon* pines (Subgenus *Pinus*) based on plastid sequence data. *International Journal of Plant Science*, 163, 737-747.
- Génova, M., 1994. *Dendroecología de Pinus nigra Arnold. subsp. salzmanii (Dunal) Franco y Pinus sylvestris L. en el Sistema Central y en la Serranía de Cuenca (España)*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma, Madrid.
- Génova, M., 2000. Anillos de crecimiento y años característicos en el Sistema Central (España) durante los últimos cuatrocientos años. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 96, 33-42.
- Génova, M., Fernández Cancio, A., 1998-1999. Tree rings and climate of *Pinus nigra* subsp. *Salzmannii* in Central Spain. *Dendrochronologia*, 16-17, 75-85.
- Génova, M., Moya, P., 2012. Dendroecological analysis of relict pine forests in the centre of the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2949-2965.
- Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Regato, P., 1992. Sobre los pinares relictos de la Sierra de Gredos (Ávila). En: *Actes del Simposi Internacional de Botànica Pius Font i Quer*, vol. II, pp. 439-442. Lleida.
- Génova, M., Fernández Cancio, A., Creus, J., 1993. Diez series de anillos de crecimiento de los sistemas Carpetano e Ibérico. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 2, 151-172.
- Génova, M., Manrique, E., Fernández Cancio, A., 2005. Estudios dendrocronológicos y reconstrucciones dendroclimáticas realizadas en España con *Pinus nigra* ssp. *salzmannii*. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 109-126. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Génova, M., García Amorena, I., Gómez Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Morla, C., 2008. Cronologías milenarias de *Pinus* en la Sierra de Gredos. En: Redondo, M.M., Palacios, M.T., López, F.J., Santamaría, T., Sánchez Mata, D. (Eds.), *Avances en Biogeografía*, pp. 143-145. Universidad Complutense, Madrid.
- Génova, M., Benso, M., Moya, P., 2009a. Análisis de la dinámica forestal registrada en los anillos de crecimiento. En: *5º Congreso Forestal Español*, pp. 1-10. S.E.C.F., Ávila.
- Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla Juaristi, C., 2009b. *Los bosques de Gredos a través del tiempo*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Génova, M., Caminero, L., Dochao, J., 2014. Resing tapping in *Pinus pinaster*: effects on growth and response function to climate. *European Journal of Forest Research*, 133, 323-333.
- Gerber, S., Baradat, P., Marpeau, A., Arbez, M., 1995. Geographic variation in terpene composition of *Pinus nigra* Arn. *Forest Genetics*, 2, 1-10.
- Gernandt, D.S., López, G.G., García, S.O., Liston, A., 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54, 29-42.

- Gernandt, D.S., Magallón, S., López, G.G., Zerón, O., Willyard, A., Liston, A., 2008. Use of simultaneous analyses to guide fossil-based calibrations of Pinaceae phylogeny. *International Journal of Plant Science*, 169, 1086-1099.
- Gernandt, D.S., Hernández, S., Salgado, E., Pérez, J.A., 2009. Phylogenetic relationships of *Pinus* Subsection *Ponderosae* inferred from rapidly evolving cpDNA regions. *Systematic Botany*, 34, 481-491.
- Gil, L., 1991. Consideraciones históricas sobre *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. *Estudios Geográficos*, 202, 5-27.
- Gil, L., 1999. La transformación histórica del paisaje: La permanencia y la extinción local del pino piñonero. En: Marín, F., Domingo, J., Calzado, A. (Eds.), *Primeras Jornadas de historia, socioeconomía y política forestal (19979: Los montes y su historia – una perspectiva política, económica y social*, pp. 151-185. Universidad de Huelva, Huelva.
- Gil, L., 2008. *Pinares y rodinales, la diversidad que no se ve*. Real Academia de Ingeniería, Madrid.
- Gil, L., Gordo, J., Alía, R., Catalán, G., Pardos, J.A., 1990. *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. *Ecología*, Fuera de Serie 1, 469-495.
- Gil, L., Galera, R.M., Martín, S., Agúndez, D., Alía, R., 1991. *Las regiones de procedencia de Pinus sylvestris L. y Pinus nigra Arn. subsp. salzmannii (Dunal) Franco en España*. ICONA, Madrid.
- Gil, L., López, R., García, A., González, I., 2009. Seed provenance and fire-related reproductive traits of *Pinus pinaster* in central Spain. *International Journal of Wildland Fire*, 18, 1003-1009.
- Gill, A.M., Allan, G., 2008. Large fires, fire effects and the fire-regime concept. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 688-695.
- Gil Romera, G., López Merino, L., Carrión, J.S., González Sampériz, P., Martín-Puertas, C., López Sáez, J.A., Fernández, S., García Antón, M., Stefanova, V., 2010. Interpreting resilience through long-term ecology: potential insights in Western Mediterranean landscapes. *The Open Ecology Journal*, 3, 43-53.
- Gil Tena, A., De Cáceres, M., Aquilué, N., Regos, A., Villero, D., Saura, S., Brotons, L., 2013. Modelización del hábitat de pino laricio (*Pinus nigra* spp *salzmannii*) y de los cambios en su conectividad dentro de la Red Natura 2000 en futuros escenarios de cambio climático. En: *6º Congreso Forestal Español*, pp. 1-13. SECF, Vitoria.
- Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 63, 90-104.
- Gómez, A., Lunt, D.H., 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. En: Weiss, S., Ferrand, N. (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*, pp. 155-188. Springer, Amsterdam.

- Gómez, A., Aguiriano, E., Bueno, M.A., Alía, R., 2000. Microsatélites del cloroplasto en *Pinus pinea* L. En: *Primer Simposio Internacional del Piño Piñonero*, pp. 39-46. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Gómez, A., Aguiriano, E., Alía, R., Bueno, M.A., 2002. Análisis de los recursos genéticos de *Pinus pinea* L. en España mediante microsatélites de cloroplasto. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 11, 145-154.
- Gómez, A., González Martínez, S.C., Collada, C., Climent, J., Gil, L., 2003. Complex population genetic structure in the endemic Canary island pine revealed using chloroplast microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 107, 1123-1131.
- Gómez, J.J., Goy, A., 2005. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeographic evolution and depositional cycles of the Western Tethys Iberian platform system (Eastern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222, 77-94.
- Gómez, M.A., Vendramin, G.G., González Martínez, S.C., Alía, R., 2005. Genetic diversity and differentiation of two Mediterranean pines (*P. halepensis* Mill. & *P. pinaster* Ait.) along a latitudinal cline using cpSSR markers. *Diversity and Distributions*, 11, 257-263.
- Gómez Aparicio, L., García, R., Ruíz Benito, P., Zavala, M.A., 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology*, 17, 2400-2414.
- Gómez Manzaneque, F., 1988. Algunos taxones interesantes del suroeste madrileño. *Studia Botanica*, 7, 257-261.
- Gómez Manzaneque, F., 2009. La cubierta vegetal y la flora. En: Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds.), *Los bosques de Gredos a través del tiempo*, pp. 43-84. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Gómez Manzaneque, F., Génova, M., Regato, P., 2005. Los pinares de *Pinus nigra* del Sistema Central. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 633-642. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Gómez Mercado, F., Valle, F., 1990. Notas fitosociológicas sobre las comunidades arbóreas de las Sierras de Cazorla y Segura. *Acta Botánica Malacitana*, 15, 239-246.
- Gómez Serrano, M.A., Sanjaume, E. 2009. 2270. Dunas con bosques de *Pinus pinea* y/o *Pinus pinaster*. En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, 48 pp. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- González Bueno, A., Sánchez Mata, D., 2007. El Pinar de Hoyocasero: análisis histórico de su utilización. En: Ávila en el tiempo. Homenaje al profesor Ángel Barrios, vol. 2, pp. 55-84. Diputación de Ávila, Ávila.

- González Martínez, S. C., Bravo, F., 1999. Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino Silvestre (*Pinus sylvestris* L.). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 226-247.
- González Martínez, S.C., Salvador, L., Agúndez, D., Alía, R., Gil, L., 2001. Geographical variation of gene diversity of *Pinus pinaster* Ait. in the Iberian Peninsula. En: Müller-Starck, G. y Schubert, R. (Eds.), *Genetic response of forest systems to changing environmental conditions*, pp. 161-171. Kluwer Academic Publishers, Weihenstephan.
- González Martínez, S.C., Alía, R., Gil, L., 2002. Population genetic structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.): a comparison of allozyme markers and quantitative traits. *Heredity*, 89, 199-206.
- González Martínez, S.C., Miguel, I., Allué, M., Alía, R., Gil, L., 2003. Estructura poblacional y flujo genético en un regenerado natural de *Pinus pinaster* Ait. (Coca, Segovia). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 15, 123-128.
- González Martínez, S.C., Mariette, S., Ribeiro, M.M., Burban, C., Raffin, A., Chambel, M.R., Ribeiro, C.A.M., Aguiar, A., Plomion, C., Alía, R., Gil, L., Vendramin, G.G., Kremer, A., 2004. Genetic resources in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): molecular and quantitative measures of genetic variation and differentiation among maternal lineages. *Forest Ecology and Management*, 197, 103-115.
- González Martínez, S.C., Gil, L., Alía, R., 2005. Genetic diversity estimates of *Pinus pinaster* in the Iberian Peninsula: a comparison of allozymes and quantitative traits. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14, 1-10.
- 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. En: Weiss, S., Ferrand, N. (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*, pp. 257-269. Springer, Amsterdam.
- González Molina, J.M., 2006. *Manual de gestión de los hábitats de pino silvestre en Castilla y León*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León, Valladolid.
- González Ramón, A., Andreo, B., Ruiz Bustos, A., Richards, D.A., López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., 2012. Late Quaternary palaeoenvironmental record from a sedimentary fill in Cucú Cave, Almería, SE Spain. *Quaternary Research*, 77, 264-272.
- González Sampériz, P., Leroy, S.A.G., Carrión, J.S., Fernández, S., García Antón, M., Gil García, M.J., Uzquiano, P., Valero Garcés, B., Figueiral, I., 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 427-457.
- Gordo, J., Mutke, S., Gil, L., 2007. Ausencia de diferenciación ecotípica entre rodales selectos de pino piñonero en la cuenca del Duero. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16, 253-261.

- Granier, A., Loustau, D., 1994. Measuring and modeling the transpiration of maritime pine canopy from sap flow data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 71, 61-81.
- Grau, J.M., Cámara, A., Montoto, J.L., 1999. Fitoclimatología básica de los *Pinus nigra* Arn., *Pinus sylvestris* L. y *Pinus pinaster* Ait. Aplicación del modelo de idoneidad. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie, 37-51.
- Grega, L., Anderson, S., Cheetham, M., Clemente, M., Colletti, A., Moy, W., Talarico, D., Thatcher, S.L., Osborn, J.M., 2013. Aerodynamic characteristics of saccate pollen grains. *International Journal of Plant Science*, 174, 499-510.
- Greguss, P., 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akademiai Kiado, Budapest.
- Greuter, W., Burdet, H.M., Long, G., 1984. *Med.Checklist-A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries*. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Ginebra.
- Grivet, D., Sebastiani, F., Alía, R., Bataillon, T., Torre, S., Zabal-Aguirre, M., Vendramin, G.G., González Martínez, S.C., 2011. Molecular footprints of local adaptation in two Mediterranean conifers. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 101-116.
- Grivet, D., Climent, J., Zabal, M., Neale, D.B., Vendramin, G.G., González Martínez, S.C., 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68, 555-566.
- Grotkopp, E., Rejmanek, M., Sanderson, M.J., Rost, T.L., 2004. Evolution of genome size in pines (*Pinus*) and its life-history correlates: supertree analyses. *Evolution*, 58, 1705-1729.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2006. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Gutiérrez, J., Velayos, A., Arrabal, Y., Montes, M., Lizana, M., 1994. Distribución de los anfibios y reptiles en el Valle Amblés (Ávila). *Cuadernos Abulenses*, 21, 11-36.
- Guyon, J.P., Kremer, A., 1982. Phenotypic stability of height growth, daily changes in sap pressure and transpiration in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Canadian Journal of Forest Research*, 12, 936-946.
- Habrouk, A., Retana, J., Espelta, J.M., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology*, 145, 91-99.
- Hampe, A., Jump, A.S., 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 313-333.
- Hampe, A., Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8, 461-467.

- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., Sherman-Broyles, S.L., 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6, 95-124.
- Hamrick, J.L., Nason, J.D., 1996. Consequences of dispersal in plants. En: Rhodes, O.E., Chesser, R.K., Smith, M.H. (Eds.), *Population dynamics in ecological space and time*, pp. 203-236. University of Chicago Press, Chicago.
- Harfouche, A., Baradat, P., Durel, C.E., 1995. Variabilité intra-spécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-est de la France. I. Variabilité des populations autochtones et des populations de l'ensemble de l'aire de l'espèce. *Annales des Sciences Forestières*, 52, 307-328.
- Haseldonckx, P., 1973. The Palynology of some Paleogene deposits between the Río Esera and the Río Segre, southern Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 49, 145-165.
- He, T., Pausas, J.L., Belcher, C.M., Schwillk, D.W., Lamont, B.B., 2012. Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. *New Phytologist*, 194, 751-759.
- Hernández, L., Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., Romero, F., Sanz, C., Gómez Manzanegue, 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, 1178-1187.
- Hernández-León, S., Gernandt, D.S., Pérez de la Rosa, J.A., Jardón-Barbolla, L., 2013. Phylogenetic relationships and species delimitation in *Pinus* Section *Trifoliae* inferred from plastid DNA. *PLOS One*, 8, e70501.
- Hernández Pacheco, F., 1934. *El glacialismo cuaternario de La Serrota (Ávila)*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Hernández Serrano, A., Verdú, M., González Martínez, S.C., Pausas, J.G., 2013. Fire structures pine serotiny at different scales. *American Journal of Botany*, 100, 1-8.
- Herrero Matías, M., 1996. *La Sierra de Ávila*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Heuertz, M., Teufel, J., González Martínez, S.C., Soto, A., Fady, B., Alía, R., Vendramin, G.G., 2010. Geography determines genetic relationships between species of mountain pine (*Pinus mugo* complex) in Western Europe. *Journal of Biogeography*, 37, 541-556.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247-256.
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial recolonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87-112.
- Hewitt, G.M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913.
- Hewitt, G.M., 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10, 537-549.

- Heywood, J.S., 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annual Review of Ecology & Systematic*, 22, 335-355.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora, R., Zobel, M., 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology & Biogeography*, 15, 1-7.
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
- Holderegger, R., Thiel-Egenter, C., 2009. A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 36, 476-480.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 4, 1-23.
- Holling, C.S., 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. En: Schulze, P. (Ed.), *Engineering within ecological constraints*, pp. 31-44. National Academy Press, Washington.
- Holling, C.S., 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems*, 4, 390-405.
- Huntley, B., Birks, H.J.B., 1983. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hurme, P., Repo, T., Savolainen, O., Paakkonen, T., 1997. Climatic adaptation of bud set and frost hardiness in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 716-723.
- Iglesias Ranz, A., 2009. Recolección de material forestal de reproducción en la provincia de Ávila. *Montes*, 98, 49-51.
- Irvine, J., Perks, M., Magnani, F., Grace, J., 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 18, 393-402.
- Isajev, V., Fady, B., Semerci, H., Andonovski, V., 2004. *Technical guidelines for genetic conservation and use for European black pine (Pinus nigra)*. EUFORGEN, Roma.
- Jackson, J.F., Adams, D.C., Jackson, U.B., 1999. Allometry of constitutive defense, a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *American Naturalist*, 153, 614-632.
- Jacquot, P.C., 1955. *Atlas d'anatomie des bois des conifères*. Institut National de Bois, Paris.
- Jappiot, M., González, J.R., Lampin-Maillet, C., Borgniet, L., 2009. Assessing wildfire risk in time and space. En: Birot, Y. (Ed.), *Living with wildfires: what science can tell us. A contribution to the science-policy dialogue*, pp. 41-47. European Forest Institute, Torikatu.

- Jasińska, A.K., Boratyńska, K., Dering, M., Sobierajska, K.I., Ok, T., Romo, A., Boratyński, A., 2014. Distance between south-European and south-west Asiatic refugial areas involved morphological differentiation: *Pinus sylvestris* case study. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 1487-1502.
- Jiménez Moreno, G., Fauquette, S., Suc, J.P., 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 403-415.
- Julià, R., Suc, J.P., 1980. Analyse pollinique des depots lacustres du Pléistocène inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bòbila Ordis-Espagne): un element nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des regions méditerranéennes d'Europe occidentale. *Geobios*, 13, 5-19.
- Karhu, A., Hurme, P., Karjalainen, M., Karvonen, P., Karkkainen, K., Neale, D., Savolainen, O., 1996. Do molecular markers reflect patterns of differentiation in adaptative traits of conifers? *Theoretical and Applied Genetics*, 93, 215-221.
- Keeley, J.E., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69, 445-453.
- Keeley, J.E., Zedler, P.H., 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 219-249. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16, 406-411.
- Keenan, T., Serra, J.M., Lloret, F., Ninyerola, M., Sabaté, S., 2011. Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO2 matters! *Global Change Biology*, 17, 565-579.
- Kelly, D.L., Connolly, A., 2000. A review of the plant communities associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Europe, and an evaluation of putatite indicator/specialist species. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 15-39.
- Keppel, G., Wardell-Johnson, G.W., 2012. Refugia: keys to climate change management. *Global Change Biology*, 18, 2389-2391.
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., et ál., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 393-404.
- King, R.A., Ferris, C., 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology*, 7, 1151-1161.
- Kislev, M.E., 1988. *Pinus pinea* in agriculture, culture and cult. *Forschungen und Berichte zur Vor-und Frühgeschichte in Baden-Württemberg*, 31, 73-79.
- Klaus, W., 1989. Mediterranean pines and their history. *Plant Systematics and Evolution*, 162, 133-163.

- Kohler, T., Giger, M., Hurni, H., Ott, C., Wiesmann, U., Wyman von Dach, S., Maselli, D., 2010. Mountains and climate change: A global concern. *Mountain Research and Development*, 30, 53-55.
- Korpelainen, H., 2004. The evolutionary processes of mitochondrial and chloroplast genomes differ from those of nuclear genomes. *Naturwissenschaften*, 91, 505-518.
- Kremenetski, C.V., Sulerzhisky, L.D., Hantemirov, R., 1998. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia. *Arctic and Alpine Research*, 30, 317-333.
- Kremer, A., Roussel, G., 1986. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime. Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. *Annales des Sciences Forestières*, 43, 15-34.
- Krupkin, A.B., Liston, A., Strauss, S.H., 1996. Phylogenetic analysis of the hard pines (*Pinus* subgenus *Pinus*, Pinaceae) from chloroplast DNA restriction site analysis. *American Journal of Botany*, 83, 489-498.
- Kunkel, G., 1984. *Plants for human consumption*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Labra, M., Grassi, F., Sgorbati, S., Ferrari, C., 2006. Distribution of genetic variability in southern populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the Alps to the Apennines. *Flora*, 201, 468-476.
- Laguna, M., 1870. *Comisión de la Flora Forestal Española. Resumen de los trabajos verificados por la misma durante los años 1867 y 1868*. Imprenta del Colegio Nacional de Sordo-Mudos y de Ciegos, Madrid.
- Laguna, M., 1879. El Valle de Iruelas. *Montes*, 3, 481-491.
- Laguna, M., 1883. *Flora Forestal Española*. Imprenta del Colegio Nacional de Sordo-Mudos y de Ciegos, Madrid.
- Laguna, M., 1891. El valle de Iruelas. *Montes y Plantas*, 353-360.
- Lamont, B.B., Maitre, D.I., Cowling, R.M., Enright, N.J., 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review*, 57, 277-317.
- Lanner, R.M., Van Devender, T.R., 1998. The recent history of pinyon pines in the American Southwest. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 171-182. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lauranson-Broyer, J., Lebreton, P., 1995. Flavonic chemosystematics of the specific complex *Pinus nigra* Arn. En: Baradat, P., Adams, W.T., Müller-Starck, G. (Eds.), *Population genetics and genetic conservation of forest trees*, pp. 181-188. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Ledo, A., Montes, F., Barbeito, I., Rubio, A., Cañellas, I., 2009. Dinámica de especies en el ecotono de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en el Sistema Central. En: 5º Congreso Forestal Español, pp. 1-10. S.E.C.F., Ávila.
- Lee, C.H., 1968. Geographic variation in European black pine. *Silvae Genetica*, 17, 165-172.

- Le Maitre, D.C., 1998. Pines in cultivation: a global view. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 407-431. Cambridge University Press, Cambridge.
- LePage, B.A., 2003. The evolution, biogeography and palaeoecology of the Pinaceae base don fossil and extant representatives. *Acta Horticulturae*, 615, 29-52.
- Leroy, S.A.G., 1997. Climatic and non-climatic lake-level changes inferred from a Plio-Pleistocene lacustrine complex of Catalonia (Spain): palynology of the Tres Pins sequences. *Journal of Paleolimnology*, 17, 347-367.
- Leroy, S.A.G., 2008. Vegetation cycles in a disturbed sequence around the Cobb-Mountain subchron in Catalonia (Spain). *Journal of Paleolimnology*, 40, 851-868.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S., 2003. Mechanism underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 775-781.
- Leys, B., Finsinger, W., Carcaillet, C., 2014. Historical range of fire frequency is not the Achilles'heel of the Corsican black pine ecosystems. *Journal of Ecology*, 102, 381-395.
- Linares, J.C., Tíscar, P.A., 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology*, 30,795-806.
- Liston, A., Robinson, W.A., Piñero, D., Álvarez, E.R., 1999. Phylogenetics of *Pinus* (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer región sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11, 95-109.
- Liston, A., Gernandt, D.S., Vining, T.F., Campbell, C.S., Piñero, D., 2003. Molecular phylogeny of Pinaceae and *Pinus*. *Acta Horticulturae*, 615, 107-113.
- Little, E.L., Critchfield, W.B., 1969. *Subdivisions of the genus Pinus (Pinaceae)*. USDA Forest Service, Miscellaneous Publication Number 1144, Washington DC.
- Lloret, F., Peñuelas, J., Estiarte, M., 2004. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*, 10, 248-258.
- Loidi, J., Biurrun, I., Herrera, M., 1997a. La vegetación del centro-septentrional de España. *Itinera Geobotanica*, 9, 161-168-
- Loidi, J., Díaz, T., Herrera, M., 1997b. El paisaje vegetal del norte-centro de España. Guía de la excursión. *Itinera Geobotanica*, 9, 5-160.
- López de Heredia, U., Robledo Arancio, J.J., Fuentes, P., Valbuena Carabaña, M., Gil, L., 2005. Contrasting genetic diversity of tree species in Spain: from Tertiary relicts to domestication. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales*, 14, 318-333.
- López García, P., López Sáez, J.A., 1994a. Comparison of peats and archaeological samples in the Andalusian region, Spain. En: Davis, O.K. (Ed.), *Aspects*

- of archaeological palynology: methodology and applications, pp. 127-139. American Association of Stratigraphic Palynologists Contributions Series nº 29, Houston.
- López García, P., López Sáez, J.A., 1994b. El paisaje andaluz en la Prehistoria: datos paleopalinológicos. *Revista Española de Micropaleontología*, 26, 49-59.
- López Gómez, A., 1955. Evolución de los bosques en las montañas ibéricas (Observaciones en la Sierra de Neila). *Estudios Geográficos*, 58, 167-170.
- López González, G., 1986. Pinaceae. En: Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz-Garmendia, F., Paiva, J., Villar, L. (Eds.), *Flora ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. I. Lycopodiaceae-Papaveraceae*, pp. 163-174. CSIC, Madrid.
- López Leiva, C., Espinosa, J., Bengoa, J., 2009. *Mapa de vegetación de Castilla y León. Síntesis 1:400.000*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- López Martínez, N., 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En: Aguirre, E. (Ed.), *Paleontología, Nuevas tendencias* 10, pp. 271-296. CSIC, Madrid.
- López Merino, L., 2009. *Paleoambiente y antropización en Asturias durante el Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma, Madrid.
- López Merino, L., López Sáez, J.A., Ruiz Zapata, M.B., Gil García, M.J., 2008. Reconstructing the history of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the north-western Iberian Range (Spain): From Late-Glacial refugia to the Holocene anthropic-induced forests. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 152, 58-65.
- López Merino, L., López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., Pérez Díaz, S., Carrión, J.S., 2009. 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158, 42-51.
- López Sáez, J.A., 1991. El medio natural en las gargantas meridionales de la Sierra de Gredos (Ávila). En: A.U.S. Horizonte Cultural, A. Duratón & Academia de Historia y Arte de S. Quirce (Eds.), *IV Jornadas sobre el Paisaje: Alternativas de Desarrollo y Conservación del Paisaje*, pp. 221-234. Segovia.
- López Sáez, J.A., 1992. Contribución al estudio de las poblaciones de *Viscum album* L. subsp. *austriacum* (Wiesb.) Vollman en masas forestales de la provincia de Ávila. *Anales de Biología*, 18, 77-80.
- López Sáez, J.A., 1993a. Las alisedas (*Scrophulario-Alnetum glutinosae*) del Valle del Tiétar (Sierra de Gredos, Ávila): estado de conservación y presencia de especies relicticas del Terciario y Pliocuatnario. En: Silva Pando, F.J. & Vega Alonso, G. (Eds.), *I Congreso Forestal Español (vol. IV)*, pp. 41-46. Pontevedra.
- López Sáez, J.A., 1993b. Contribución al mapa corológico de *Viscum album* L. en la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal-Plagas*, 19, 249-257.
- López Sáez, J.A., 1993c. Aproximación a la corología y biología del muérdago, *Viscum album* L. en la Península Ibérica. En: Silva, F.J., Vega Alonso, G. (Eds.), *I Congreso Forestal Español*, pp. 313-316. Pontevedra.

- López Sáez, J.A., 1993d. Contribución a la corología y ecología del muérdago (*Viscum album* L.) en el centro y norte de la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal-Plagas*, 19, 551-558.
- López Sáez, J.A., 1994. Notas sobre algunas consideraciones taxonómicas de las subespecies de *Viscum album* L. en la Península Ibérica en función de sus hospedantes. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales*, 3, 69-73.
- López Sáez, J.A., 1995a. La conservación de los bosques ribereños del Valle del Tiétar (Ávila) y la introducción de especies exóticas. En: ARBA & COMADEN (Eds.), *II Encuentros sobre propagación de especies autóctonas y restauración de la vegetación natural*, pp. 74-77. Madrid.
- López Sáez, J.A., 1995b. Las comunidades de *Prunus lusitanica* L. del Valle del Tiétar (Sierra de Gredos, Ávila). *Anales de Biología*, 20 (*Biología Vegetal*, 9), 111-113.
- López Sáez, J.A., 1995c. Anotaciones sobre la plaga del muérdago (*Viscum album* L.) en bosques españoles. En: ARBA & COMADEN (Eds.), *II Encuentros sobre propagación de especies autóctonas y restauración de la vegetación natural*, pp. 159-163. Madrid.
- López Sáez, J.A., 2012. Capítulo 20. Ventanas temáticas. *Pinus pinaster*: aspectos paleogeográficos. En: Carrión, J.S. (Coord.), *Paleoflora y Paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno-Cuaternario*, pp. 520-523. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid.
- López Sáez, J.A., López García, P., 1994. Contribution of the palaeoecological knowledge of Quaternary in the Tietar Valley (Sierra de Gredos, Ávila, Spain). *Revista Española de Micropaleontología*, 26, 61-66.
- López Sáez, J.A., Sanz de Bremond, C., 1992. *Viscum album* L. y sus hospedantes en la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal-Plagas*, 18, 817-825.
- López Sáez, J.A., Sanz de Bremond, C., 1993. Preliminary studies of chorology and biology of *Viscum album* in the Iberian Peninsula. *Anuário da Sociedade Broteriana*, 59, 7-17.
- López Sáez, J.A., López García, P., Macías Rosado, R., 1991. Análisis polínico del yacimiento arqueológico de El Raso de Candeleda (Ávila). *Actas de Gredos*, 11, 39-44.
- López Sáez, J.A., López García, P. & Macías, R., 1997. Acción antrópica y reconstrucción de la vegetación durante el Holoceno reciente en el valle del Tiétar, Sierra de Gredos (Ávila). *Cuaternario y Geomorfología*, 11, 43-54.
- López Sáez, J.A., López García, P., Burjachs, F., 2003. Arqueopalinología: Síntesis crítica. *Polen*, 12, 5-35.
- López Sáez, J.A., López García, P., López Merino, L., 2006. El impacto humano en la Cordillera Cantábrica: Estudios palinológicos durante el Holoceno medio. En: Maíllo, J.M. y Baquedano, E. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Victoria Cabrera. Zona Arqueológica*, 7, Vol I, pp. 122-131. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares.

- López Sáez, J.A., López García, P., Cortés Sánchez, M., 2007. Paleovegetación del Cuaternario reciente: Estudio arqueopalinológico. En: Cortés Sánchez, M. (Ed.), *Cueva Bajondillo (Torremolinos). Secuencia cronocultural y paleoambiental del Cuaternario reciente en la Bahía de Málaga*, pp. 139-156. Centro de Ediciones de la Diputación de Málaga, Junta de Andalucía, Universidad de Málaga, Fundación Cueva de Nerja y Fundación Obra Social de Unicaja, Málaga.
- López Sáez, J.A., López Merino, L., Pérez Díaz, S., 2008. Los vettones y sus paisajes: paleoambiente y paleoeconomía de los castros de Ávila. En: Álvarez-Sanchís, J. (Ed.), *Arqueología Vettona. La Meseta Occidental en la Edad de Hierro, Zona Arqueológica*, 12, pp. 140-152. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares.
- López Sáez, J.A., Blanco, A., López, L., Ruiz Zapata, M.B., Dorado, M., Pérez, S., Valdeolmillos, A., Burjachs, F., 2009a. Landscape and climatic changes during the end of the Late Prehistory in the Amblés Valley (Ávila, central Spain), from 1200 to 400 cal BC. *Quaternary International*, 200, 90-101.
- López Sáez, J.A., López Merino, L., Alba, F., Pérez, S., 2009b. Contribución paleoambiental al estudio de la trashumancia en el sector abulense de la Sierra de Gredos. *Hispania*, 69, 9-38.
- López Sáez, J.A., López Merino, L., Pérez Díaz, S., 2009c. Historia de la vegetación y paleoambiente del Valle de Huecas. En: Benítez de Lugo, L., Bueno, P., Barroso, R., Balbín, R., López Sáez, J.A. (Eds.), *Arqueología, Medio Ambiente y Obras Públicas: El Valle de Huecas (Huecas, Toledo)*, pp. 83-101. Anthropos S.L., Valdepeñas.
- López Sáez, J.A., Peña, L., López Merino, L., García, E., Pérez, S., García, V., Castelo, R., 2009d. Paisajes culturales de las villas romanas de Toledo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 30, 101-106.
- López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., López Merino, L., Pérez Díaz, S., 2010a. Modern pollen analysis: a reliable tool for discriminating *Quercus rotundifolia* communities in Central Spain. *Phytocoenologia*, 40, 57-72.
- López Sáez, J.A., López Merino, L., Alba, F., Pérez, S., Abel, D., Carrión, J.S., 2010b. Late Holocene ecological history of *Pinus pinaster* forests in the Sierra de Gredos of central Spain. *Plant Ecology*, 206, 195-209.
- López Sáez, J.A., Sánchez Mata, D., Alba Sánchez, F., Abel Schaad, D., Gavilán, R.G., Pérez Díaz, S., 2013. Discrimination of Scots pine forests in the Iberian Central System (*Pinus sylvestris* var. *iberica*) by means of pollen analysis. Phytosociological considerations. *Lazaroa*, 34, 191-208.
- López Sáez, J.A., Abel, D., Pérez, S., Blanco, A., Alba, F., Dorado, M., Ruiz, B., Gil, M.J., Gómez, C., Franco, F., 2014. Vegetation history, climate and human impact in the Spanish Central System over the last 9,000 years. *Quaternary International*, 353, 98-122.
- López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., Sánchez Mata, D., Abel Schaad, D., Gavilán, R.G., Pérez Díaz, S., 2015a. A palynological approach to the study of *Quercus*

- pyrenaica* forest communities in the Spanish Central System. *Phytocoenologia*, 45, 107-124.
- López Sáez, J.A., García Gómez, E., Alba Sánchez, F., 2015b. *Historia de la vegetación y los paisajes de Toledo*. Diputación de Toledo, Toledo.
- López Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., Robles López, S., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Sabariego Ruiz, S., Glais, A., 2016a. Exploring seven hundred years of transhumance, climate dynamic, fire and human activity through a historical mountain pass in central Spain. *Journal of Mountain Science*, 13, 1139-1153.
- López Sáez, J.A., Abel Schaad, D., Robles López, S., Pérez Díaz, S., Alba Sánchez, F., Nieto-Lugilde, D., 2016b. Landscape dynamics and human impact on high-mountain woodlands in the western Spanish Central System during the last three millennia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 9, 203-218.
- López Sáez, J.A., Sánchez Mata, D., Gavilán, R.G., 2016c. Syntaxonomical update on the relict groves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L. var. *iberica* Svoboda) and Spanish black pine (*Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco) in the Gredos range (central Spain). *Lazaroa*, 37, 153-172.
- López Sáez, J.A., Glais, A., Robles López, S., Alba Sánchez, F., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Luelmo Lautenschlaeger, R., 2017. Unraveling the naturalness of sweet chestnut forests (*Castanea sativa* Mill.) in central Spain. *Vegetation History and Archaeobotany*, 26, 167-182.
- López Sáez, J.A., Blanco González, A., Abel Schaad, D., Robles López, S., Luelmo Lautenschlaeger, R., Pérez Díaz, S., Alba Sánchez, F., 2018. Transhumance dynamics in the Gredos range (central Spain) during the last two millennia. Environmental and socio-political vectors of change. En: Costello, E. & Svensson, E. (Eds.), *Historical Archaeologies of Transhumance across Europe*, pp. 233-244. Routledge, Leeds.
- López Tirado, J., Hidalgo, P.J., 2014. A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Pooter, M., 2000. *The invasive species specialist group (ISSG): a specialist group of the species survival commission (SSC) of the World Conservation Union*. IUCN, Gland.
- Lozny, L.R., 2013. *Continuity and change in cultural adaptation to Mountain Environments. From Prehistory to Contemporary Threats*. Springer, Nueva York.
- Lucas, M.E., Martínez, E., García, F.A., López, F.R., Andrés, M., Candel, D., Del Cerro, A., 2010. Regeneración natural de los montes de pino laricio [*Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco] en la serranía de Cuenca durante el periodo 2000-2009. *Foresta*, 47-48, 152-157.

- Lucas, A.I. de, 2009. *Flujo genético, demografía y variabilidad genética de una conífera mediterránea emblemática, el pino negral o rodeno*. Tesis Doctoral, Universidad de Valladolid, Valladolid.
- Lucas, A.I. de, González Martínez, S.C., Hidalgo, E., Bravo, F., Heuertz, M., 2009a. Admixture, one-source colonization or long-term persistence of maritime pine in the Castilian Plateau? Insights from nuclear microsatellite markers. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 18, 3-12.
- Lucas, A.I. de, González Martínez, S.C., Vendramin, G.G., Hidalgo, E., Heuertz, M., 2009b. Spatial genetic structure in continuous and fragmented populations of *Pinus pinaster* Aiton. *Molecular Ecology*, 18, 4564-4576.
- Luceño, M., Vargas, P., 1991. *Guía Botánica del Sistema Central Español*. Ed. Pirámide, Madrid.
- Luelmo Lautenschlaeger, R., 2015. *Dinámicas socioecológicas en el Valle de Iruelas (Sierra de Gredos, Ávila) durante el Holoceno reciente*. Trabajo Fin de Máster, Universidad Autónoma, Madrid.
- Luis López, C., 1987a. *La comunidad de Villa y Tierra de Piedrahíta en el tránsito de la Edad Media a la Moderna*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Luis López, C., 1987b. *Colección documental del Archivo Municipal de Piedrahíta (1372-1549)*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Luis López, C., 1990. *Documentación medieval del Asocio de la Extinguida Universidad y Tierra de Avila*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Luis López, C., 1993. *Documentación medieval de los archivos municipales de La Adrada, Candeleda, Higuera de las Dueñas y Sotillo de la Adrada*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Macchia, F., 1974. Análisi cariotípica de *Pinus pinea* e *Pinus pinea* cv. *Fragilis*. *Pubblicazioni del Centro de Sperimentazione Agricola e Forestale*, 12, 119-125.
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., García, M., 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 29, 835-849.
- Mallada, L., 1892. Catálogo de las especies fósiles encontradas en España. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 18, 1-253.
- Mancebo, J.M., Molina, J.R., Camino, F., 1993. *Pinus sylvestris* L. en la vertiente septentrional de la sierra de Gredos (Ávila). *Ecología*, 7, 233-245.
- Manso, R., Calama, R., Garriga, E., Pardos, M., 2009. Modelización de la dispersión primaria en *Pinus pinea* L.: una primera aproximación. En: *5º Congreso Forestal Español*, pp. 1-12. S.E.C.F., Ávila.
- Manso, R., Calama, R., Madrigal, G., Conde, M., Gordo, F., Pardos, M., 2014. Supervivencia del regenerado de *Pinus pinea* L. en la meseta norte. Previsiones en un contexto de cambio climático. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 40, 151-158.

- Marcos, J., Palacios, D., 1995. El glaciario en la vertiente sur de Gredos: cabecera de la garganta Blanca. En: Aleixandre Campos, T. & Pérez González, A. (Eds.), *Reconstrucción de paleoambientes y cambios climáticos durante el Cuaternario*, pp. 215-225. Centro de Ciencias Medioambientales, Monografías 3, C.S.I.C., Madrid.
- Mariette, S., Chagné, D., Decroocq, S., Vendramin, G.G., Lalanne, C., Madur, D., Plomion, C., 2001. Microsatellite markers for *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Forest Science*, 58, 203-206.
- Mariscal, B., 1983. Estudio polínico de la turbera del Cueto de la Avellanosa, Polaciones (Cantabria). *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 5, 205-226.
- Martín, J.A., Esteban, L.G., de Palacios, P., García, F., 2010. Variation in Wood anatomical traits of *Pinus sylvestris* L. between Spanish regions of provenance. *Trees*, 24, 1017-1028.
- Martín Albertos, S., González Martínez, S.C., 2000. Conservación de recursos genéticos de coníferas españolas. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 2, 151-183.
- Martín Arroyo, T., 1998. *Paleoclimatología y Paleoambiente durante el Pleistoceno Medio y Superior en el valle del Tajo*. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- Martín Arroyo, T., Ruiz Zapata, M.B., Pérez González, A., Valdeolmillos, A., Dorado, M., Benito, G., Gil, M.J., 1999. Paleoclima y paleoambiente durante el Pleistoceno Superior y Tardiglaciario en la región central peninsular. En: Pallí Buxó, L., Roqué Pau, C. (Eds.), *Avances en el estudio del Cuaternario español: Secuencias, Indicadores, Paleoambientes y Evolución de Procesos*, pp. 317-324. Girona.
- Martín Benito, D., Cherubini, P., del Río, M., Canellas, I., 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees-Structure and Function*, 22, 363-373.
- Martín Benito, D., del Río, M., Canellas, I., 2010. Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. *Annals of Forest Science*, 67, 401.
- Martinelli, N., 2004. Climate from dendrochronology: latest developments and results. *Global and Planetary Change*, 40, 129-139.
- Martínez de Pisón, E., Muñoz Jiménez, J., 1972. Observaciones sobre la morfología del Alto Gredos. *Estudios Geográficos*, 33 (129), 597-690.
- Martínez García, F., 2002. ¿Qué valor tiene el argumento de las «repoblaciones antiguas»? El ejemplo de los pinares albares del Sistema Central. *Anales de Biología*, 24, 45-63.
- Martínez García, F., Montero, G., 2000. Typology of *Pinus sylvestris* L. forests in Spain. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 41-65.

- Martínez García, F., Montero, G., 2004. The *Pinus pinea* L. woodlands along the coast of South-western Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecology*, 175, 1-18.
- Martínez Ruiz, E., 1999. Evolución histórica del paisaje forestal de la cara sur de la Sierra de Gredos (Valle del Tiétar). Siglos I-XVI. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 18, 43-50.
- Martínez Sánchez, J.J., Marín, A., Herranz, J.M., Ferrandis, P., Heras, J., 1995. Effects of high temperatures on germination of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Aiton subsp. *pinaster* seeds in southeast Spain. *Vegetatio*, 116, 69-72.
- Martínez Vilalta, J., Piñol, J., 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 161, 247-256.
- Martínez Vilalta, J., López, B.C., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola, M., 2008. Twentieth century increase of Scots pine radical growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology*, 14, 2868-2881.
- Martínez Vilalta, J., Aguadé, D., Banqué, M., Barba, J., Curiel, J., Galiano, L., García, N., Gómez, M., Hereş, A.M., López, B.C., Lloret, F., Poyatos, R., Retana, J., Sus, O., Vayreda, J., Vilà, A., 2012a. Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los talones. *Ecosistemas*, 21, 15-21.
- Martínez Vilalta, J., López, B.C., Loepfe, L., Lloret, F., 2012b. Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia*, 168, 877-888.
- Mason, W.L., Alía, R., 2000. Current and future status of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest in Europe. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, Fuera de Serie 1, 317-335.
- Matías, L., Jump, A.S., 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: the case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282, 10-22.
- Mátyás, C., Ackzell, L., Samuel, C.J.A., 2004. *Technical guidelines for genetic conservation and use for Scots pine (Pinus sylvestris)*. EUFORGEN, Roma.
- Mayer, H., Akspy, H., 1986. *Walder der Türkei*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- McLachlan, J.S., Clark, J.S., Manos, P.S., 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86, 2088-2098.
- Médail, F., Diadema, K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36, 1333-1345.
- Menéndez Amor, J., 1975. Análisis palinológico de los sedimentos turbosos de Calatañazor. *Estudios Geológicos*, 31, 795-797.
- Mergen, F., 1961. Chromosomes of *Pseudolarix amabilis*. *Cytologia (Tokyo)*, 26, 213-216.

- Miguel, I., González Martínez, S.C, Alía, R., Gil, L., 2002. Growth phenology and mating system of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in central Spain. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 11, 193-204.
- Miguel, M. de, María, N. de, Guevara, M.A., Díaz, L., Sáez-Laguna, E., Sánchez, D., Chancerel, E., Aranda, I., Collada, C., Plomion, C., Cabezas, J.A., Cervera, M.T., 2012. Annotated genetic linkage maps of *Pinus pinaster* Ait. from a Central Spain population using microsatellite and gene based markers. *BMC Genomics*, 13: 527.
- Millar, C.I., 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 471-498.
- Millar, C.I., 1998. Early evolution of pines. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 69-91. Cambridge University Press, Cambridge.
- Miller, C.N., 1976. Early evolution in the Pinaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 21, 101-117.
- Mirov, N.T., 1967. *The genus Pinus*. The Ronald Press Company, Nueva York.
- Molina Moreno, J.R., 1992. Flora y vegetación del Valle de Iruelas (Ávila). *Cuadernos Abulenses*, 18, 11-149.
- Montero, G., Cañadas, N., Yagüe, S., Bachiller, A., Calama, R., Garriga, E., Cañellas, I., 2003. Aportaciones al conocimiento de las masas de *Pinus pinea* L. en los Montes de Hoyo de Pinares (Ávila – España). *Montes*, 73, 30-40.
- Montiel, C., San-Miguel, J., 2009. Policy analysis reveals the need for new approaches. En: Birot, Y. (Ed.), *Living with wildfires: what science can tell us. A contribution to the science-policy dialogue*, pp. 63-67. European Forest Institute, Torikatu.
- Montoya, J.M., 1990. *El pino piñonero*. Mundi Prensa, Madrid.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E., 1991. *Pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- 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, 561-570.
- Moran, V.C., Hoffmann, J.H., Donnelly, D., Van Wilgen, B.W., Zimmermann, H.G., 2000. Biological control of alien, invasive pine trees (*Pinus* species) in South Africa. En: Spencer, N.R. (Ed.), *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*, pp. 941-953. Montana State University, Bozeman.
- Moreno, J.M., 2005. *Principales conclusiones de la evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Moreno, J.M., 2009. Impacts on potential wildfire risk due to changes in climate. En: Birot, Y. (Ed.), *Living with wildfires: what science can tell us. A*

- contribution to the science-policy dialogue, pp. 71-74. European Forest Institute, Torikatu.
- Moreno Amat, E., Iglesias, R., Hernández, L., Rubiales, J.M., Morales, C., Gómez Manzanegue, F., García Amorena, I., 2009. Huellas de la presencia pasada de pinares montanos en la submeseta norte de la Península Ibérica: Tubilla del Lago y Tubilla del Agua. En: *5º Congreso Forestal Español*, pp. 1-9. S.E.C.F., Ávila.
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., Corte-Real, J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research*, 31, 85-95.
- Morla Juaristi, C., 1993. Significación de los pinares en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. En: *Congreso Forestal Español*, pp. 361-370. Lourizán, Pontevedra.
- Morla Juaristi, C., Alcalde, C., Hernández, L., García Antón, M., García, M., García, C., Guerrero, S., Morales, C., Moreno, E., Del Nido, J., Postigo, J.M., 2009. Investigaciones paleobotánicas en la cuenca central del Duero. En: *5º Congreso Forestal Español*, pp. 1-16. S.E.C.F., Ávila.
- Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 14964-14969.
- Mouillot, F., Rambal, S., Joffre, R., 2002. Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology*, 8, 423-437.
- Mourier, T., Ho, S.Y.W., Thomas, M., Gilbert, P., Willerslev, E., Orlando, L., 2012. Statistical guidelines for detecting past population shifts using ancient DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 2241-2251.
- Murphy, M.A., Evans, J.S., Cushman, S.A., Storfer, A., 2008. Representing genetic variation as continuous surfaces: an approach for identifying spatial dependency in landscape genetic studies. *Ecography*, 31, 685-697.
- Murrell, D.J., Law, R., 2003. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters*, 6, 48-59.
- Mutke, S., Gordo, J., Gil, L., 2005. Cone yield characterization of a stone pine (*Pinus pinea* L.) clone bank. *Silvae Genetica*, 54, 189-197.
- Mutke, S., González Martínez, S.C., Soto, A., Gordo, J., Gil, L., 2008. El piñonero, un pino atípico. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 24, 81-85.
- Mutke, S., Gordo, J., Regina, M., Prada, M.A., Álvarez, D., Iglesias, S., Gil, L., 2010. Phenotypic plasticity is stronger than adaptative differentiation among Mediterranean stone pine provenances. *Forest Systems*, 19, 354-366.
- Mutke, S., Calama, R., González Martínez, S.C., Montero, G., Gordo, J., Bono, D., Gil, L., 2012. Mediterranean Stone pine: Botany and Horticulture. *Horticultural Reviews*, 39, 153-201.

- Mutke, S., Gordo, J., Khouja, M.L., Fady, B., 2013. Low genetic and high environmental diversity at adaptive traits in *Pinus pinea* from provenance tests in France and Spain. *Options Méditerranéennes*, 105, 73-79.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Myers, R.I., Rodríguez-Trejo, D.A., 2009. Fire in tropical pine ecosystems. En: Cochrane, M.A. (Ed.), *Tropical fire ecology, climate change, land use and ecosystem dynamics*, pp. 577-605. Springer-Praxis, Heidelberg.
- Nakazawa, F., Uetake, J., Suyama, Y., Kaneko, R., Takeuchi, N., Fujita, K., Motoyama, H., Imura, S., Kanda, H., 2013. DNA analysis for section identification of individual *Pinus* pollen grains from Belukha glacier, Altai Mountains, Russia. *Environmental Research Letters*, 8, 014032.
- Nasri, N., Khaldi, A., Fady, B., Triki, S., 2005. Fatty acids from seeds of *Pinus pinea* L.: Composition and population profiling. *Phytochemistry*, 66, 1729-1735.
- Nasri, N., Fady, B., Triki, S., 2007. Quantification of sterols and aliphatic alcohols in Mediterranean stone pine (*Pinus pinea* L.) populations. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55, 2251-2255.
- Nasri, N., Tlili, N., Ben Ammar, K., Khaldi, A., Fady, B., Triki, S., 2009. High tocopherol and triacylglycerol contents in *Pinus pinea* L. seeds. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 60, 161-169.
- Nathan, R., Safriel, U.N., Noy-Meir, I., 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology*, 82, 374-388.
- Navarro, G., 1986. *Vegetación y flora de las sierras de Urbión, Neila y Cabrejas*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- Navarro, R.M., Varo, M.A., Lajeri, S., Hernández, R., 2007. Cartografía de defoliación en los pinares de pino Silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold.) en la Sierra de los Filabres. *Ecosistemas*, 16, 163-171.
- Naydenov, K., Senneville, S., Beaulieu, J., Tremblay, F., Bousquet, J., 2007. Glacial vicariance in Eurasia: mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 233.
- Nelle, O., Dreier, S., Dannath, Y., 2010. Combining pollen and charcoal: evaluating Holocene vegetation composition and dynamics. *Journal of Archaeological Science*, 37, 2126-2135.
- Nguyen, A., Lamant, A., 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water-stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree Physiology*, 5, 123-133.
- Nichols, D.J., Johnson, K.R., 2008. *Plants and the K-T Boundary*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Nicolás, A., Gandullo, J.M., 1967. *Ecología de los pinares españoles. Pinus pinaster* Ait. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Nicolás, A., Gandullo, J.M., 1969. *Ecología de los pinares españoles. II. Pinus sylvestris* L. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Nieto, J.M., Pérez, A., Cabezudo, B., 1991. Biogeografía y series de vegetación de la provincia de Málaga (España). *Acta Botanica Malacitana*, 16, 417-436.
- Nikolic, D., Tucik, N., 1983. Isoenzyme variation within and among populations of European black pines (*Pinus nigra* Arnold). *Silvae Genetica*, 32, 80-89.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2005. *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- Nkongolo, K.K., Mehes-Smith, M., 2012. Karyotype evolution in the Pinaceae: implication with molecular phylogeny. *Genome*, 55, 735-753.
- Nobis, M.P., Traiser, C., Roth-Nebelsick, A., 2012. Latitudinal variation in morphological traits of the genus *Pinus* and its relation to environmental and phylogenetic signals. *Plant Ecology & Diversity*, 5, 1-11.
- Notivol, E., García, M.R., Alía, R., Savolainen, O., 2007. Genetic variation of growth rhythm traits in the limits of a latitudinal cline in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 540-551.
- Núñez, M.A., Medley, K.A., 2011. Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure. *Diversity and Distributions*, 17, 703-713.
- Núñez, M.R., Calvo, L., 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 131, 183-190.
- Ohlemüller, R., Anderson, B.J., Araújo, M.B., Butchart, S.H.M., Kudrna, O., Ridgley, R.S., Thomas, C.D., 2008. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. *Biology Letters*, 4, 568-572.
- Oldfield, F., 2005. *Environmental Change: Key issues and alternative approaches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Olmedo, J.A., 2012. Bosques relictos de *Pinus sylvestris* L. en la Sierra de Baza (provincia de Granada, España): análisis y cartografía del estado actual de la vegetación. *Cuadernos Geográficos*, 50, 37-61.
- Ordóñez, J.L., Retana, J., 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography*, 27, 449-458.
- Ordóñez, J.L., Franco, S., Retana, J., 2004. Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience*, 11, 296-304.
- Ordóñez, J.L., Retana, J., Espelta, J.M., 2005. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post-fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. *Forest Ecology and Management*, 206, 109-117.

- Ordóñez, J.L., Molowny-Horas, R., Retana, J., 2006. A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecological Modelling*, 197, 405-417.
- Ortiz-García, S., Seitz, V., Álvarez, E.R., Piñero, D., Robinson, W.A., Liston, A., 1997. Separate and combined phylogenetic analyses of morphological and ITS data in *Pinus* (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 84 (Suppl.), 221.
- Pacala, S.W., Levin, S.A., 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. En: Tilman, D., Kareiva, P. (Eds.), *Spatial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton.
- Palacios, D., De Marcos, J., Vázquez-Selem, L., 2011. Last glacial maximum and deglaciation of Sierra de Gredos, Central Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 233, 16-26.
- Palacios, D., Andrés, N., Marcos, J., Vázquez-Selem, L., 2012. Maximum glacial advance and deglaciation of the Pinar Valley (Sierra de Gredos, Central Spain) and its significance in the Mediterranean context. *Geomorphology*, 107-108, 51-62.
- Palacios, P., 1890. Descripción física, geológica y agrológica de la provincial de Soria. *Memorias de la commission del Mapa Geológico de España*, 402-403.
- Palamarev, E., 1987. Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution*, 162, 93-107.
- Palmé, A.E., Pyhäjärvi, T., Wachowiak, W., Savolainen, O., 2009. Selection of nuclear genes in a *Pinus* phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, 26, 893-905.
- Palombo, C., Chirici, G., Marchetti, M., Tognetti, R., 2013. Is land abandonment affecting forest dynamics at high elevation in Mediterranean mountains more than climate change? *Plant Biosystems*, 147, 1-11.
- Palombo, C., Marchetti, M., Tognetti, R., 2014. Mountain vegetation at risk: Current perspectives and research needs. *Plant Biosystems*, 148, 35-41.
- Parks, M., Cronn, R., Liston, A., 2012. Separating the wheat from the chaff: mitigating the effects of noise in a plastome phylogenetic data set from *Pinus* L. (Pinaceae). *BMC Evolutionary Biology*, 12: 100.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.
- Paul, H.A., Zachos, J.C., Flower, B.P., Tripathi, A., 2000. Orbitally induced climate and geochemical variability across the Oligocene/Miocene boundary. *Paleoceanography*, 15, 471-485.
- Pausas, J.G., Schwilk, D.W., 2012. Fire and plant evolution. *New Phytologist*, 193, 301-303.

- Pausas, J.G., Llovet, J., Rodrigo, A., Vallejo, R., 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 713-723.
- Pautasso, M., 2009. Geographic genetics and the conservation of forest trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 157-189.
- Peguero, J.J., Alquézar, J.M., Mayr, S., Cochard, H., Gil, E., 2011. Embolism induced by winter drought may be critical for the survival of *Pinus sylvestris* L. near its southern distribution limit. *Annals of Forest Science*, 68, 565-574.
- Peñalba, M.C., 1989. *Dynamique de la végétation tardiglaciaire et holocène du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. Tesis Doctoral, Université d'Aix-Marseille III, Marsella.
- Peñalba, M.C., 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology*, 82, 815-832.
- Peñalba, M.C., Arnold, M., Guiot, J., Duplessy, J.C., Beaulieu, J.L., 1997. Termination of the last glaciation in the Iberian Peninsula inferred from the pollen sequence of Quintanar de la Sierra. *Quaternary Research*, 48, 205-214.
- Peñuelas, J., Filella, I., 2001. Phenology: responses to a warming world. *Science*, 294, 793-795.
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P., 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8, 531-544.
- Peraza, C., 1964. *Estudio de las maderas de coníferas españolas y del Norte de Marruecos*. IFIE, Madrid.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., et ál., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330, 1496-1501.
- Pérez, B., Moreno, J.M., 1998. Fire-type and forestry management effects on the early postfire vegetation dynamics of a *Pinus pinaster* woodland. *Plant Ecology*, 134, 27-41.
- Pérez Antelo, A., 1994. Nota de revisión de la investigación dendrocronológica en España. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 3, 222-235.
- Pérez Antelo, A., Fernández Cancio, A., 1992. A dendrochronology of *Pinus pinea* Aiton in Central Spain. En: Bartholin, T.S., Berglund, B.E., et ál. (Eds.), *Proceedings of the International Dendrochronological Symposium: Tree Rings and Environment*, pp. 254-255. Lund.
- Pérez Latorre, A.V., Galán de Mera, A., Cabezudo, B., 1999. Propuesta de aproximación sintaxonómica sobre las comunidades de Gimnospermas de la provincial Bética (España). *Acta Botanica Malacitana*, 24, 257-262.
- Peso, C. de, Sierra de Grado, R., 1998. El paisaje forestal del Valle del Alberche (Ávila): Documentación histórica. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 8, 51-57.

- Petit, R.J., Bahrman, N., Baradat, P., 1995. Comparison of genetic differentiation in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) estimated using isozyme, total protein and terpenic loci. *Heredity*, 75, 382-389.
- Petit, R.J., El-Mousadik, A., Pons, O., 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12, 844-855.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordács, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J.E., Csailkl, U.M., et ál., 2002. Identification of refugia and post-glacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156, 49-74.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., et ál., 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300, 1563-1565.
- Petit, R.J., Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Salvini, D., Vendramin, G.G., 2005a. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, 14, 689-701.
- Petit, R.J., Hampe, A., Cheddadi, R., 2005b. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, 54, 877-885.
- Petit, R.J., Hu, F.S., Dick, C.W., 2008. Forests of the Past: A window to future changes. *Science*, 320, 1450-1452.
- Picon, C., Guehl, J.M., Ferhi, A., 1996. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment*, 19, 182-190.
- Pinzauti, F., Sebastiani, F., Budde, K.B., Fady, B., González Martínez, S.C., Vendramin, G.G., 2012. Nuclear microsatellites for *Pinus pinea* (Pinaceae), a genetically depauperate tree, and their transferability to *P. halepensis*. *American Journal of Botany*, e362-e365.
- Pons, A., Reille, M., 1988. The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 243-263.
- Portabales Pichel, A., 1952. *Maestros mayores, arquitectos y aparejadores de El Escorial*. Ed. Rollán, Madrid.
- Portero, J.M., Aznar, J.M., 1984. Evolución morfotectónica y sedimentación terciarias en el Sistema Central y cuencas limítrofes (Duero y Tajo). En: *I Congreso Español de Geología*, pp. 253-264. Segovia.
- Postigo Mijarra, J.M., Barrón, E., 2013. Zonal plant communities of the Ribesalbes-Alcora Basin (La Rinconada mine, eastern Spain) during the early Miocene. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 172, 153-174.
- Postigo Mijarra, J.M., Burjachs, F., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., 2007. A palaeoecological interpretation of lower-middle Pleistocene Cal Guardiola site (Tarrasa, Barcelona, NE Spain) from the comparative study of Wood and pollen samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146, 247-264.

- Postigo Mijarra, J.M., Barrón, E., Manzanque, F., Morla, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic islands during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36, 2025-2043.
- Postigo Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales, C., García, S., 2010a. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 416-426.
- Postigo Mijarra, J.M., Gómez Manzanque, F., Morla Juaristi, C., Zazo, C., 2010b. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295, 332-343.
- Pot, D., McMillan, L., Echt, C., Le Provost, G., Garnier, P., Cato, S., Plomion, C., 2005. Nucleotide variation in genes involved in wood formation in two pine species. *New Phytologist*, 167, 101-112.
- Poyatos, R., Martínez Vilalta, J., Čermák, J., Ceulemans, R., Granier, A., Irvine, J., Köstner, B., Lagergren, F., Meiresonne, L., Nadezhdina, N., Zimmermann, R., Llorens, P., Mencuccini, M., 2007. Plasticity in hydraulic architecture of Scots pine across Eurasia. *Oecologia*, 153, 245-259.
- Prada, M.A., Mutke, S., 2008. *Guía técnica para la conservación genética y utilización del pino piñonero (Pinus pinea) en España*. Foresta, Madrid.
- Prada, M.A., Gordo, J., De Miguel, J., Mutke, S., Catalán, G., Iglesias, S., Gil, L., 1997. *Las regiones de procedencia de Pinus pinea L. en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Price, R.A., Olsen-Stojkovich, J., Lowenstein, J.M., 1987. Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison. *Systematics Botany*, 12, 91-97.
- Price, R.A., Liston, A., Strauss, S.H., 1998. Phylogeny and systematic of *Pinus*. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 49-68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prus-Glowacki, W., Stephan, B.R., 1994. Genetic variation of *Pinus sylvestris* from Spain in relation to other European populations. *Silvae Genetica*, 43, 7-14.
- Prus-Glowacki, W., Stephan, B.R., Bujas, E., Alía, R., Marciniak, A., 2003. Genetic differentiation of autochthonous populations of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) from the Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution*, 239, 55-66.
- Prus-Glowacki, W., Urbaniak, L., Bujas, E., Curtu, A.L., 2012. Genetic variation of isolated and peripheral populations of *Pinus sylvestris* (L.) from glacial refugia. *Flora*, 207, 150-158.
- Pyhäjärvi, T., Salmeda, M.J., Sovalainen, O., 2008. Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation. *Tree Genetics & Genomes*, 4, 247-254.
- Quézel, P., 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. En: Gómez-Campo, C. (Ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean Area*, pp. 9-24. Dr. W. Junk, Dordrecht.

- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, París.
- Rafii, Z.R., Dodd, R.S., Zavarin, E., 1996. Genetic diversity in foliar terpenoids among natural populations of European Black pine. *Biochemical Systematics and Ecology*, 24, 325-339.
- Rawlence, N.J., Lowe, D.J., Wood, J.R., Young, J.M., Churchman, G.J., Huang, Y.T., Cooper, A., 2014. Using palaeoenvironmental DNA to reconstruct past environments: progress and prospects. *Journal of Quaternary Science*, 29, 610-626.
- Ray, N., Adams, J.M., 2001. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology*, 11, 1-44.
- Redondo, M.M., Palacios, T., López, F.J., 2008. Impacto ambiental de los incendios: el caso de la provincia de Ávila. En: Redondo, M.M., Palacios, M.T., López, F.J., Santamaría, T., Sánchez Mata, D. (Eds.), *Avances en Biogeografía*, pp. 345-358. Universidad Complutense, Madrid.
- Regato, P., 1992. *Caracterización florística y ecológica de los bosques de Pinus nigra subsp. salzmannii del Sistema Ibérico*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma, Madrid.
- Regato, P., Del Río, M., 2009. 9530. Pinares (sud-) mediterráneos de *Pinus nigra* endémicos. En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, 95 pp. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Regato, P., Elena Rosselló, R., 1995. Natural black pine (*Pinus nigra* subsp. *Salzmannii*) forests of the Iberian eastern mountains: development of the phytoecological basis for their site evaluation. *Annales des Sciences Forestières*, 52, 589-606.
- Regato, P., Escudero, A., 1989. Caracterización fitoecológica de las comunidades de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en los afloramientos rocosos del Sistema Ibérico meridional. *Botánica Complutensis*, 15, 149-161.
- Regato, P., Elena Rosselló, R., Sánchez Palomares, O., 1991. Estudio autoecológico comparativo de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* de la Península Ibérica y otras subespecies de la región circunmediterránea. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 0, 49-59.
- Regato, P., Génova, M., Gómez Manzaneque, F., 1992. Las representaciones relictas de *Pinus nigra* Arnold en el Sistema Central español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 88, 63-71.
- Regato, P., Gamisans, J., Gruber, M., 1995. A syntaxonomical study of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* forests in the Iberian peninsula. *Phytocoenologia*, 25, 561-578.
- Rentaria, M., 2007. Breve revision de los marcadores moleculares. En: Eguiarte, L.E., Souza, V., Aguirre, X. (Eds.), *Ecología molecular*, pp. 541-566. INECC, México.

- Resch, T., 1974. Essai de distinction des races majeurs de *Pinus pinaster*. *Annales de la Recherche forestière au Maroc*, 14, 91-102.
- Retana, J., Espelta, J.M., Gracia, M., Riba, M., 1999. Seedling recruitment. En: Roda, F., Retana, J., Gracia, C.A., Bellot, J. (Eds.), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, pp. 89-101. Springer, Berlín.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordóñez, J.L., de Solà-Morales, F., 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9, 89-97.
- Retana, J., Arnan, X., Arianoutsou, M., Barbati, A., Kazanis, D., Rodrigo, A., 2012. Post-Fire management of Non-Serotinous Pine Forests. En: Moreira, F. et ál. (Eds.), *Post-Fire Management and Restoracion of Southern European Forests*, pp. 151-170. Springer Science, Berlín.
- Rey Benayas, J.M., Schneider, S.M., Franklin, J., 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*, 13, 245-258.
- Reyes, O., Casal, M., 2001. The influence of seed age on germinative response to the effects on fire in *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *Eucalyptus globulus*. *Annals of Forest Science*, 58, 439-447.
- Reyes, O., Casal, M., 2002. Role of fire on seed dissemination and germination of *P. pinaster* and *P. radiata*. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 12, 111-118.
- Ribeiro, M.M., Plomion, C., Petit, R., Vendramin, G.G., Szmidt, A.E., 2001. Variation of chloroplast simple-sequence repeats in Portuguese maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theoretical and Applied Genetics*, 102, 97-103.
- Richardson, D.M., 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12, 18-26.
- Richardson, D.M., 2006. *Pinus*: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia*, 78, 375-388.
- Richardson, D.M., Higgins, S.I., 1998. Pines as invaders in the Southern Hemisphere. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 450-470. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, D.M., Rejmánek, M., 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10, 321-331.
- Richardson, D.M., Rejmánek, M., 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global view. *Diversity and Distributions*, 17, 788-809.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J., 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21, 511-527.
- Richardson, D.M., Rundel, P.W., Jackson, S.T., Teskey, R.O., Aronson, J., Bytnerowicz, A., Wingfield, M.J., Proches, S., 2007. Human impacts in Pine

- forests: Past, Present, and Future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 275-297.
- Richardson, D.M., Van Wilgen, B.W., Núñez, M., 2008. Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biological Invasions*, 10, 573-577.
- Richter, K., 1988. *Dendrochronologische und dendroklimatologische untersuchungen and kiefern (Pinus sp.) in Spanien*. Tesis Doctoral, Universität Hamburg, Hamburgo.
- Richter, K., Eckstein, D., Holmes, R.L., 1991. The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* sp.) in Spain. *Tree-Ring Bulletin*, 51, 1-13.
- Rigolot, E., 2012. Conservation, ecology, restoration, and management of Mediterranean pines and their ecosystems: challenges under global change. *Annals of Forest Science*, 69, 417-419.
- Rivas Martínez, S., 1964. Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles*, 21, 5-325.
- Rivas Martínez, S., 1966. Esquema de la vegetación psammófila de las costas gaditanas. En: *Volumen Homenaje al profesor Albareda*, pp. 149-159. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Rivas Martínez, S., 1975. Mapa de vegetación de la provincia de Ávila. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles*, 32, 1493-1556.
- Rivas Martínez, S., 1987. *Memoria del MAPA de Series de Vegetación de España, 1: 400.000*. M.A.P.A. & I.C.O.N.A., Madrid.
- Rivas Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S., Valdés, E., 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2, 5-189.
- Rivas Martínez, S., Fernández González, F., Sánchez Mata, D., 1986. Datos sobre la vegetación del Sistema Central y Sierra Nevada. *Opuscula Botanica Pharmaciae Complutensis*, 2, 3-136.
- Rivas Martínez, S., Belmonte, D., Cantó, P., Fernández, F., Fuente, V., Moreno, J.M., Sánchez Mata, D., Sancho, L.G., 1987a. Piornales, enebrales y pinares oromediterráneos (*Pino-Cytisium oromediterranei*) en el Sistema Central. *Lazaroa*, 7, 93-124.
- Rivas Martínez, S., Fernández González, F., Sánchez Mata, D., 1987b. El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. En: Peinado Lorca, M., Rivas-Martínez, S. (Eds.), *La vegetación de España*, pp. 419-451. Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- Rivas Martínez, S., Asensi, A., Molero, J., Valle, F., 1991. Endemismos vasculares de Andalucía. *Rivasgodaya*, 6, 5-76.
- Rivas Martínez, S., Fernández González, F., Loidi, J., Lousã, M., Penas, A., 2001. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotanica*, 14, 5-341.

- Rivas Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández, F., Izco, J., Loidi, J., Lousã, M., Penas, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the Syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera Geobotanica*, 15, 5-922.
- Rivas Martínez, S. (y cols.), 2007. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. Memoria del mapa de la vegetación potencial de España, parte I. *Itinera Geobotanica*, 17, 5-435.
- Rivas Martínez, S. (y cols.), 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. Memoria del mapa de la vegetación potencial de España, parte II. *Itinera Geobotanica*, 18, 5-800.
- Robledo Arnuncio, J.J., Gil, L., 2005. Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total-exclusion paternity analysis. *Heredity*, 94, 13-22.
- Robledo Arnuncio, J.J., González Martínez, S.C., 2009. Marcadores moleculares y ecología del movimiento. *Ecosistemas*, 18, 44-51.
- Robledo Arnuncio, J.J., Collada, C., Alia, R., Gil, L., 2004. High levels of genetic diversity in a long-term European glacial refugium of *Pinus sylvestris* L. *Forest Genetics*, 11, 239-248.
- Robledo Arnuncio, J.J., Collada, C., Alia, R., Gil, L., 2005. Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* L. in a Mediterranean refugial area. *Journal of Biogeography*, 32, 595-605.
- Robledo Arnuncio, J.J., Navascués, M., González Martínez, S.C., Gil, L., 2009. Estimating gametic introgression rates in a risk assessment context: a case study with Scots pine relicts. *Heredity*, 103, 385-393.
- Robles López, S., Luelmo Lautenschlaeger, R., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D., Alba Sánchez, F., Ruiz Alonso, M., López Sáez, J.A., 2017a. Vulnerabilidad y resiliencia de los pinares de alta montaña de la Sierra de Gredos (Ávila, Sistema Central): dos mil años de dinámica socioecológica. *Cuaternario y Geomorfología*, 31, 51-72.
- Robles López, S., Manzano, S., Pérez Díaz, S., López Sáez, J.A., 2017b. Contributions to the European Pollen Database. Labradillos mire, Gredos Range (central Spain). *Grana*, 56, 398-400.
- Robles López, S., Fernández Martín-Consuegra, A., Pérez Díaz, S., Alba Sánchez, F., Broothaerts, N., Abel Schaad, D., López Sáez, J.A., 2018. The dialectic between deciduous and coniferous forests in central Iberia: A palaeoenvironmental perspective during the late Holocene in the Gredos range. *Quaternary International*, 470, 148-165.
- Rodríguez, R.J., Serrada, R., Lucas, J.A., Alejano, R., Del Río, M., Torres, E., Cantero, A., 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *mesogeensis* Fieschi & Gaussen. En: Serrada, R., Montero, G., Reque, J.A. (Eds.), *Compendio de selvicultura aplicada en España*, pp. 399-430. Ministerio de Educación y Ciencia, Madrid.

- 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, 145-156.
- Rodríguez García, E., Bravo, F., 2012. Regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. y su relación con los factores ambientales en masas mediterráneas del centro de España. En: Gordo, J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F., Montero, G. (Eds.), *La regeneración natural de los pinares en los arenales de la Meseta Castellana*, pp. 175-190. Universidad de Valladolid-INIA, Valladolid.
- Rodríguez García, E., Bravo, F., 2013. Factores de sitio y regeneración forestal natural: el caso de *Pinus pinaster* en rodales de bosques mediterráneos. En: 6º Congreso Forestal Español, pp. 1-19. SECF, Vitoria.
- Rodríguez García, E., Bravo, F., Spies, T.A., 2011a. Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on *Pinus pinaster* seedling dynamics. *Forest Ecology and Management*, 262, 244-251.
- Rodríguez García, E., Gratzer, G., Bravo, F., 2011b. Climatic variability and other site factor influences on natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forests. *Annals of Forest Science*, 68, 811-823.
- Rodríguez García, E., Ordóñez, C., Bravo, F., 2011c. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Annals of Forest Science*, 68, 337-346.
- Rodríguez Rojo, P., 2003. *Modelización y patrones de diversidad de las fitocenosis orófilas de interés pascícola del Sistema Central ibérico (España)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- Rodríguez Sánchez, F., Hampe, A., Jordano, P., Arroyo, J., 2010. Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and palaeodistribution modelling: A review. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 507-521.
- Roig, S., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C., Sánchez, L.J., 1997. Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55, 111-123.
- Roiron, P., Chabal, L., Figueiral, I., Terral, J.F., Ali, A.A., 2013. Palaeobiogeography of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco in the northwestern Mediterranean Basin: A review based on macroremains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 194, 1-11.
- Royo, A., Montero, G., 1996. *El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama*. M.A.P.A., Madrid.
- Roman-Amat, B., 1984. *Contribution à l'exploration et à la valorisation de la variabilité intraspécifique et individuelle du pin laricio de Corse, Pinus nigra ssp. Laricio var corsicana Loud.* Tesis Doctoral, Université Paris Sud Orsay, París.

- Romera García, E., Fernández Cancio, A., Grau Corbí, J.M., Bautista Carrascosa, R., 2001. Límites y clasificación fitoclimática de *Pinus nigra* Arnold. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 12, 99-108.
- Rouget, M., Richardson, D.M., Lavorel, S., Vayreda, J., Gracia, C., Milton, S.J., 2001. Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *Journal of Vegetation Science*, 12, 491-502.
- Rowland, E.L., Davison, J.E., Graumlich, L.J., 2011. Approaches to evaluating climate change impacts on species: A guide to initiating the adaptation planning process. *Environmental Management*, 47, 322-337.
- Rozas, V., García-González, I., Zas, R., 2011. Climatic control of intraannual wood density fluctuations of *Pinus pinaster* in NW Spain. *Trees*, 25, 443-453.
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F., 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. Germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management*, 258, 2647-2653.
- Rubiales, J.M., Hernández, L., Morla, C., García Amorena, I., Sanz, C., Alfaro, E., 2005. Nuevas aportaciones al conocimiento de los paisajes vegetales en el Holoceno de la cuenca del Duero. En: *IV Congreso Forestal Español*. S.E.C.F., Zaragoza, CD-Rom
- Rubiales, J.M., García Amorena, I., Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., 2007. The Holocene history of highland pine forests in a submediterranean mountain: the case of Gredos mountain range (Iberian Central range, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 26, 1759-1770.
- Rubiales, J.M., García Amorena, I., García Álvarez, S., Morla, C., 2009. Anthracological evidence suggests naturalness of *Pinus pinaster* in inland southwestern Iberia. *Plant Ecology*, 200, 155-160.
- Rubiales, J.M., García Amorena, I., Hernández, I., Génova, M., Martínez, F., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., 2010. Late Quaternary dynamics of pinewoods in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 476-491.
- Rubiales, J.M., Hernández, L., Romero, F., Sanz, C., 2011. The use of forest resources in central Iberia during the Late Iron Age. Insights from the wood charcoal analysis of Pintia, a Vaccaean oppidum. *Journal of Archaeological Science*, 38, 1-10.
- Rubiales, J.M., Morales, C., García, S., García Antón, M., 2012. Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a palaeoecological perspective. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21, 397-412.
- Ruby, J.L., Wright, J.W., 1976. A revised classification of geographic varieties in Scots pine. *Silvae Genetica*, 25, 169-175.
- Ruiz Benito, P., Álvarez Uribe, P., Zavala, M.A., 2009. 9540. Pinares mediterráneos de pinos mesogeos endémicos. En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, 115 pp. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.

- Ruiz Benito, P., Gómez Aparicio, L., Zavala, M.A., 2012. Large-scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diversity and Distributions*, 18, 1092-1106.
- Ruiz Benito, P., Herrero, A., Zavala, M.A., 2013. Vulnerabilidad de los bosques españoles frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas*, 22, 21-28.
- Ruiz de la Torre, J., 2001. *Mapa Forestal de España. Escala 1:200.000*. ICONA-M.A.P.A., Madrid.
- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Sainz Ollero, H., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography*, 39, 162-176.
- Ruiz Zapata, M.B., Dorado, M., Valdeolmillos, A., Gil, M.J., Martín Arroyo, T., Pérez González, A., 2004. Registro paleoambiental y paleoclimático del Pleistoceno medio y superior en depósitos fluviales del Valle del río Tajo (Toledo). En: *Miscelanea en Homenaje a Emiliano Aguirre, vol. II: Paleontología*, pp. 507-518. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares.
- Ruiz Zapata, M.B., Rodríguez, J.M., Pérez González, A., Gil, M.J., 2009. Paleovegetación en el yacimiento achelense de Puente Pino y su entorno (Toledo, España). *Cuaternario y Geomorfología*, 23, 113-126.
- Rull, V., 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography*, 36, 481-484.
- Rull, V., 2014. Macrorefugia and microrefugia: a response to Tzedakis et ál. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 243-244.
- Ryberg, P.E., Rothwell, G.W., Stockey, R.A., Hilton, J., Mapes, G., Riding, J.B., 2012. Reconstructing relationships among stem and crown group Pinaceae: oldest record of the genus *Pinus* from the Early Cretaceous of Yorkshire, United Kingdom. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 917-932.
- Sáez-Laguna, E., Guevara, M.A., Díaz, L.M., Sánchez, D., Collada, C., Aranda, I., Cervera, M.T., 2014. Epigenetic variability in the genetically uniform forest tree species *Pinus pinea* L. *PLOS One*, 9, e103145.
- 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.
- Sánchez de Medina, A., Morande, M.A., García, A., 2005. Aspectos generales de *Pinus nigra* Arn. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 1-55. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Sánchez Gómez, D., Cano, F.J., Cervera, M.T., Aranda, I., 2009. Variabilidad fenotípica en respuesta al estrés hídrico en una especie forestal genéticamente homogénea: *Pinus pinea* L. En: *5º Congreso Forestal Español*, pp. 1-7. S.E.C.F., Ávila.

- Sánchez Gómez, D., Majada, J., Alía, R., Feito, I., Aranda, I., 2010. Intraspecific variation in growth and allocation patterns in seedlings of *Pinus pinaster* Ait. submitted to contrasting watering regimes: can water availability explain regional variation? *Annals of Forest Science*, 67, 505-512.
- Sánchez Mata, D., 1989. *Flora y vegetación del Macizo Oriental de la Sierra de Gredos (Ávila)*. Institución Gran Duque de Alba, Diputación de Ávila, Ávila.
- Sánchez Mata, D., 1999. Bioclimatología: Una ciencia avanzada para la caracterización del medio natural. En: *Discursos de Entrada 1998*, pp. 95-112. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Sánchez Mata, D., 2015. *Hábitat y vegetación natural en la alta montaña del Parque Regional de la Sierra de Gredos (Castilla y León, Ávila)*. Discurso de Ingreso en la Academia de Farmacia de Castilla y León. CERSA editorial, Madrid.
- Sánchez Palomares, O., Elena Rosselló, R., Carretero, P., 1990. *Caracterización edáfica de los pinares autóctonos de Pinus nigra Arn.* Comunicaciones INIA, Serie Recursos Naturales nº 55, INIA, Madrid.
- Sánchez Palomares, O., López, E., Calama, R., Ruiz, R., Montero, G., 2013. *Autoecología paramétrica de Pinus pinea L. en la España peninsular*. INIA, Madrid.
- Sánchez Salguero, R., Navarro, R.M., Camarero, J.J., Fernández Cancio, A., 2012. Selective drought-induced decline of pin species in southeastern Spain. *Climatic Change*, 113, 767-785.
- Sánchez Salguero, R., Camarero, J.J., Dobbertin, M., Fernández Cancio, A., Vilà-Cabrera, A., Manzanedo, R.D., Zavala, M.A., Navarro, R.M., 2013. Contrasting vulnerability and resilience to drought-induced decline of densely planted vs. natural read-edge *Pinus nigra* forests. *Forest Ecology and Management*, 310, 956-967.
- San-Miguel, J., Camia, A., 2009. Forest fires at a glance: facts, figures and trends in the EU. En: Birot, Y. (Ed.), *Living with wildfires: what science can tell us. A contribution to the science-policy dialogue*, pp. 11-18. European Forest Institute, Torikatu.
- Sanz Donaire, J.J., 1979. *El Corredor de Béjar*. Instituto de Geografía Aplicada, Madrid.
- Sardinero, S., 2004. Flora y vegetación del macizo occidental de la Sierra de Gredos (Sistema Central, España). *Guineana*, 10, 1-474.
- Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T., 2004. Genetic variation in cessation to growth and frosh hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197, 79-89.
- Savolainen, O., Kujala, S.T., Sokol, C., Pyhäjärvi, T., Avia, K., Knürr, T., Kärkkäinen, K., Hicks, S., 2011. Adaptative potential of northernmost tree populations to climate change, with emphasis on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Journal of Heredity*, 102, 526-536.

- Schweingruber, F.H., 1990. *Anatomy of European woods*. Haup, Stuttgart.
- Schweingruber, F.H., 1993. *Trees and wood in dendrochronology*. Springer, Berlín.
- Schweingruber, F.H., 2007. Tree-ring chronology of *Pinus sylvestris* (Scots pine) compiled from tree-samples. <http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.600962>
- Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2001. Flammability and serotiny as strategies, correlated evolution in pines. *Oikos*, 94, 326-336.
- Ser Quijano, G., 1998. *Documentación medieval en los archivos municipales abulenses*. Institución Gran Duque de Alba, Ávila.
- Serra, C., 2014. *Paleovegetación y paleoclimatología en la Sierra de Gredos durante los últimos siete siglos*. Trabajo Fin de Máster, Universidad de Granada, Granada.
- Serrada, R., 2005. Estrategias regenerativas de *Pinus nigra*, comparación con los otros pinos españoles. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 127-150. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Serrada, R., Domínguez, S., Sánchez, M.I., Ruiz, J., 1994. El problema de la regeneración natural de *Pinus nigra* Arn. *Montes*, 36, 52-57.
- Sheffer, E., 2012. A review of the development of Mediterranean pine-oak ecosystems after land abandonment and afforestation: are they novel ecosystems? *Annals of Forest Science*, 69, 429-443.
- Siepielski, A.M., Benkman, C.W., 2007. Convergent patterns in the selection mosaic for two North-American bird-dispersed pines. *Ecological Monographs*, 77, 203-220.
- Sierra de Grado, R., 1996. ¿Es el *Pinus pinaster* espontáneo en la Sierra de Gredos? *Montes*, 43, 5-8.
- Sierra de Grado, R., Alía, R., 1993. Desarrollo de un plan de mejora genética de *Pinus pinaster* Ait. en la procedencia Sierra de Gredos. En: *Congreso Forestal Español*, pp. 53-57. Lourizán, Pontevedra.
- Sierra de Grado, R., Monleón, V., Diez-Barra, R., Alía, R., 1990. Variación de *Pinus pinaster* Ait. en la Sierra de Gredos. *Actas de Gredos – Boletín Universitario*, 10, 7-14.
- Sinclair, W.T., Morman, J.D., Ennos, R.A., 1999. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, 8, 83-88.
- Skov, F., Svenning, J.C., 2004. Potential impact of climate change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography*, 27, 366-380.
- Smith, A.G., Briden, J.C., Drewry, G.E., 1973. Phanerozoic World Maps. *Special Paper on Palaeontology*, 12, 1-42.
- Smith, A.G., Hurley, A.M., Briden, J.C., 1981. *Phanerozoic Paleocontinental World Maps*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Smith, A.G., Smith, D.G., Funnell, B.M., 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soranzo, N., Alía, R., Provan, J., Powell, W., 2000. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the post-glacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology*, 9, 1205-1211.
- Soto, A., Robledo Arnuncio, J.J., González Martínez, S.C., Smouse, P.E., Alía, R., 2010. Climatic niche and neutral genetic diversity of the six Iberian pin species: a retrospective and prospective view. *Molecular Ecology*, 19, 1396-1409.
- Spehn, E., Rudmann-Maurer, K., Körner, C., 2011. Mountain biodiversity. *Plant Ecology & Diversity*, 4, 301-302.
- Staszkiwicz, J., 1970. Systematics and variation in Scots pine. En: Bialobok, S. (Ed.), *Scots pine – Pinus sylvestris*, pp. 52-71. Arbor, Varsovia.
- Steffen, W., Sanderson, A., Tyson, P.D., Jäger, J., Matson, P.A., More III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.J., Turner II, B.L., Wasson, R.J., 2003. *Global change and the Earth system. A planet under pressure*. Springer, Berlín.
- Stevenson, A.C., 1985. Studies in the vegetational history of SW Spain. II. Palynological investigations at Laguna de Las Madres, SW Spain. *Journal of Biogeography*, 12, 293-314.
- Steward, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 661-671.
- Styles, B.T., 1992. Genus *Pinus*: A Mexican purview. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, pp. 397-420. Oxford University Press, Nueva York.
- Svenning, J.C., 2003. Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, 6, 646-653.
- Svoboda, P., 1953. *Forest trees and their communities*. Statni zemedelske nakladatelstvi, Praga.
- Syring, J., Willyard, A., Cronn, R., Liston, A., 2005. Evolutionary relationships among *Pinus* (Pinaceae) subsections inferred from multiple low-copy nuclear loci. *American Journal of Botany*, 92, 2086-2100.
- Syring, J., Farrell, K., Businky, R., Cronn, R., Liston, A., 2007. Widespread genealogical Nonmonophyly in species of *Pinus* Subgenus *Strobus*. *Systematic Biology*, 56, 1-19.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A., Cosson, J., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 8, 1923-1934.
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes, P., Pardos, J.A., 2001. Canopy seeds banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus*

- halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*, 89, 629-638.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L., 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171, 53-68.
- Teixeira, C., 1945. Subsídios para a história evolutiva do pinheiro dentro da flora portuguesa. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 19, 209-221.
- Thirgood, J.V., 1981. *Man and the Mediterranean forest. A history of resource depletion*. Academic Press, Londres.
- Thompson, R.S., Hostetler, S.W., Bartlein, P.J., Anderson, K.H., 1998. A strategy for assessing potential future changes in climate, hydrology, and vegetation in the Western United States. *U.S. Geological Survey Circular*, 1153.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005a. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 8245-8250.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Pyšek, P., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Rouget, M., 2005b. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11, 2234-2250.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., et ál., 2008. Predicting global change impactson plant species'distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic*, 9, 137-152.
- Tinner, W., Ammann, B., 2005. Long-term responses of mountain ecosystems to environmental changes: resilience, adjustment, and vulnerability. En: Huber, U.M., Bugmann, H., Reasoner, M. (Eds.), *Global change and mountain research – state of knowledge overview*, pp. 133-144. Springer, Dordrecht.
- Tíscar, P.A., 2005. Situación actual del conocimiento sobre la regeneración de *Pinus nigra* en la sierra de Cazorla y líneas de investigación futura. En: Grande, M., García, A. (Eds.), *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: Ecología, uso y gestión*, pp. 553-558. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Tíscar, P.A., 2007. Dinámica de regeneración de *Pinus nigra* subsp. *Salzmannii* al sur de su area de distribución: etapas, procesos y factores implicados. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16, 124-135.
- Tíscar, P.A., Linares, J.C., 2011. *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* forests from Southeast Spain: using structure and process information to guide management. En: Frisiras, C.T. (Ed.), *Pine Forests: Types, Threats and Management*, pp. 279-314. Nova Science Publishers, Nueva York.
- Touchan, R., Baisan, C., Mitsopoulos, L.D., Dimitrakopoulos, A.P., 2012. Fire history in European black pine (*Pinus nigra* Arn.) forests of the Valia Kalda, Pindus mountains, Greece. *Tree-Ring Research*, 68, 45-50.
- Trabaud, L., Campant, C., 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du Pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58, 329-343.

- Tranque Pascual, J., González Martínez, S.C., Lucas Borja, M.E., Iglesias Ranz, A., Fernández, J., Hernández Tecles, E., Notivol, E., Ahrazem, O., Climent, J., 2014. Ex-situ genetic conservation of *Pinus nigra salzmannii* endangered populations from the Spanish Central Range. En: *5th International Conference on Mediterranean Pines*, pp. 85. Solsona.
- Trincão, P.R., 1990. *Esporos e granos de polen do Cretácico Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontología e Biostratigrafia*. Tesis Doctoral, Universidade de Nova Lisboa, Lisboa.
- Turner, C., Hannon, G.E., 1988. Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 318, 451-485.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., 1964. *Flora Europaea. Volume 1. Lycopodiaceae to Platanaceae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tzedakis, P.C., Emerson, B.C., Hewitt, G.M., 2013. Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 696-704.
- Urbieto, I.R., García, L.V., Zavala, M.A., Marañón, T., 2011. Mediterranean pine and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration and adult distribution? *Journal of Vegetation Science*, 22, 18-31.
- Valbuena, L., Calvo, L., 1998. Seedling establishment after a wildfire in *Pinus pinaster* Aiton and *Pinus nigra* Arn. stands. En: *III International Conference of Forest Fire Research*, vol. 2, pp. 1901-1911. Coimbra.
- Valladares, F., Camarero, J.J., Pulido, F., Gil, E., 2004. El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 13-25. MIMAN, Madrid.
- Valle, F., Mota, J.F., Gómez Mercado, F., 1988. Datos sobre la vegetación orófila de Andalucía oriental (España). *Documents Phytosociologiques*, 11, 459-464.
- Vargas, P., García, B., 2008. Plant endemics to Sierra de Gredos (central Spain): taxonomic, distributional, and evolutionary aspects. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 65, 353-366.
- Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T., 2008. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). *Forest Ecology and Management*, 256, 1596-1603.
- Vega, J.A., Jiménez, Vega, D., Ortiz, L., Pérez, J.R., 2011. *Pinus pinaster* Ait. tree mortality following wildfire in Spain. *Forest Ecology and Management*, 261, 2232-2242.
- Velasco, T., Yakovlev, I., Majada, J.P., Aranda, I., Johnsen, Ø., 2012. Dehydrins in maritime pine (*Pinus pinaster*) and their expression related to drought stress response. *Tree Genetics & Genomes*, 8, 957-973.

- Vendramin, G.G., 2007. An overview of phylogeography studies on forest trees, with particular emphasis on Mediterranean conifers. En: *Proceedings Joint FAO Silva Mediterranea-IUFRO WP 2.02.13: Expert Consultation "Raising awareness and promoting the utilization of the outputs of the Mediterranean Conifer provenance trials"*. Arezzo, Roma, CD Rom.
- 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, 456-463.
- Vendramin, G.G., Fady, B., González, S.C., Hu, F.S., Scotti, I., Sebastiani, F., Soto, A., Petit, R.J., 2008. Genetically depauperate but widespread: the case of an emblematic Mediterranean pine. *Evolution*, 62, 680-688.
- 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.
- Vigo, J., 1979. Les forêts de conifères des Pyrénées catalanes: essai de révision phytocenologique. *Documents Phytosociologiques*, 4, 929-941.
- Vilà, A., Rodrigo, A., Martínez, J., Retana, J., 2012. Lack of regeneration and climatic vulnerability to fire of Scots pine may induce vegetation shifts at the southern edge of its distribution. *Journal of Biogeography*, 39, 488-496.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of the Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Vos, C.C., Berry, P., Opdam, P., Baveco, H., Nijhof, B., O'Hanley, J., Bell, C., Kuipers, H., 2008. Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1722-1731.
- Wahid, N., González Martínez, S.C., El Hadrami, I., Boulli, A., 2006. Variation of morphological traits in natural populations of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Morocco. *Annals of Forest Science*, 63, 83-92.
- Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R., Kinzig, A., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9, 5-13.
- Wang, B., Wang, X.R., 2014. Mitochondrial DNA capture and divergence in *Pinus* provide new insights into the evolution of the genus. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 20-30.
- Wang, X.Q., Ran, J.H., 2014. Evolution and biogeography of gymnosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 24-40.
- Wang, X.Q., Han, Y., Hong, D.Y., 1998. A molecular systematic study of *Cathaya*, a relic genus of the Pinaceae in China. *Plant Systematics and Evolution*, 213, 165-172.
- Wang, X.Q., Tank, D.C., Sang, T., 2000. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 17, 773-781.

- Wang, X.R., Szmidt, A.E., Lindgren, D., 1991. Allozyme differentiation among populations of *Pinus sylvestris* L. from Sweden and China. *Hereditas*, 114, 219-226.
- Wang, X.R., Tsumura, Y., Yoshimaru, H., Nagasaka, K., Szmidt, A.E., 1999. Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcl*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany*, 86, 1742-1753.
- Watson, R.T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H., 1997. *The regional impacts of climate change: An assessment of vulnerability*. Special Report of IPCC Working Group II, Cambridge University Press, Cambridge.
- Wheeler, N.C., Kriebel, H.B., Lee, C.H., Read, R.A., Wright, J.W., 1976. 15-year performance of European black pine in provenance tests in north central United States. *Silvae Genetica*, 25, 1-6.
- Williams, J.W., Shuman, B.N., Webb III, T., Bartlein, P.J., Leduc, P.L., 2004. Late Quaternary vegetation dynamics in North America: Scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs*, 74, 309-334.
- Williams, J.W., Jackson, S.T., Kutzbach, J.E., 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5738-5742.
- Williamson, M., 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres.
- 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.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2000. The refugial debate. *Science*, 287, 1406-1407.
- Willis, K.J., Bennett, K.D., Birks, H.J.B., 1998. The late Quaternary dynamics of pines in Europe. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 107-121. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willis, K.J., Birks, H.J.B., 2006. What is Natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science*, 314, 1261-1265.
- Willis, K.J., Bailey, R.M., Bhagwat, S.A., Birks, H.J.B., 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 583-591.
- Willyard, A., Syring, J., Gernandt, D.S., Liston, A., Cronn, R., 2007. Fossil calibration of molecular divergence infers a moderate mutation rate and recent radiations for *Pinus*. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 90-101.
- Wright, J.W., Bull, W.I., 1962. Geographic variation in European black pine: two years results. *Forest Science*, 8, 32-42.
- Wu, J., 2013. Landscape sustainability science: ecosystem services and human well-being in changing landscapes. *Landscape Ecology*, 28, 999-1023.

- Yamada, T., Yamada, M., Tsukagoshi, M., 2014. Fossil records of subsection *Pinus* (genus *Pinus*, Pinaceae) from the Cenozoic in Japan. *Journal of Plant Research*, 127, 193-208.
- Young, A.G., Boyle, T., Brown, A.H.D., 1996. The population genetic consequences of hábitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 413-418.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science*, 292, 686-693.
- Zanni, M., Ravazzi, C., 2007. Description and differentiation of *Pseudolarix amabilis* pollen. Palaeoecological implications and new identification key to fresh bisaccate pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145, 35-75.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., Retana, J., 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak–Aleppo pine forests. *Botanical Review*, 66, 120-149.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., Retana, J., 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak–Aleppo pine forests. *Botanical Review*, 66, 120-149.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., Caspersen, J., Retana, J., 2011. Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in Mediterranean pine-oak forests: implications for species coexistence. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 1432-1444.
- Zhang, Z.Y., Li, D.Z., 2004. Molecular phylogeny of Section *Parrya* of *Pinus* (Pinaceae) based on chloroplast *matK* gene sequence data. *Acta Botanica Sinica*, 46, 171-179.

LIBROS PUBLICADOS EN ESTA COLECCIÓN:

- 1 LUIS LÓPEZ, Carmelo y otros. *Guía del románico de Ávila y primer mudéjar de La Moraña*. 1982. ISBN 84-00051-83-1
- 2 TEJERO ROBLEDO, Eduardo. *Toponimia de Ávila*. 1983. ISBN 84-00053-06-0
- 3 ROBLES DÉGANO, Felipe. *Peri-hermenias*. 1983. ISBN 84-00054-54-7
- 4 GÓMEZ-MORENO, Manuel. *Catálogo monumental de la provincia de Ávila*. 2007. ISBN 84-00-05470-9
- 5 RUIZ-AYÚCAR ZURDO, M.^a Jesús. *La capilla mayor del monasterio de Gracia*. 1982. ISBN 84-00052-56-0
- 6 SOBRINO CHOMÓN, Tomás. *Episcopado abulense. Siglos XVI-XVIII*. 1983. ISBN 84-00055-58-6
- 7 HEDO, Jesús. *Antología de Nicasio Hernández Luquero*. 1985. ISBN 84-39852-58-4
- 8 GONZÁLEZ HONTORIA, Guadalupe y otros. *El arte popular en Ávila*. 1985. ISBN 84-39852-56-8
- 9 GARZÓN GARZÓN, Juan M.^a. *El real hospital de Madrigal*. 1985. ISBN 84-39852-57-6
- 10 MARTÍN MARTÍN, Victoriano y otros. *Estructura socioeconómica de la provincia de Ávila*. 1985. ISBN 84-39852-55-X
- 11 RUIZ-AYÚCAR ZURDO, M.^a Jesús y otros. *El retablo de la iglesia de San Miguel de Arévalo y su restauración*. 1985. ISBN 84-00061-02-0
- 12 RUIZ AYÚCAR, Eduardo. *Sepulcros artísticos de Ávila: (pequeña historia local)*. 1985. ISBN 84-00060-94-6
- 13 CABEZA SÁNCHEZ-ALBORNOZ, M.^a Cruz. *La tierra llana de Ávila en los siglos XV-XVI: análisis de la documentación del mayorazgo de La Serna (Ávila)*. 1985. ISBN 84-39855-76-1

- 14 ARNÁIZ GORROÑO, M.^a José y otros. *La iglesia y convento de la Santa en Ávila*. 1986. ISBN 84-50534-23-2
- 15 SOMOZA ZAZO, Juan J. y otros. *Itinerarios geológicos*. 1986. ISBN 84-00063-50-3
- 16 ARIAS CABEZUDO, Pilar; LÓPEZ VÁZQUEZ, Miguel; y SÁNCHEZ SASTRE, José. *Catálogo de la escultura zoomorfa, protohistórica y romana de tradición indígena de la provincia de Ávila*. 1986. ISBN 84-00-06372-4
- 17 FERNÁNDEZ GÓMEZ, Fernando. *Excavaciones arqueológicas en El Raso de Candeleda*. 1986. ISBN 84-505-4750-4
- 18 PABLO MAROTO, Daniel de y otros. *Introducción a san Juan de la Cruz*. 1987. ISBN 84-00-06565-4
- 19 RUIZ-AYÚCAR ZURDO, M.^a Jesús y otros. *La ermita de Nuestra Señora de las Vacas, de Ávila, y la restauración de su retablo*. 1987. ISBN 84-505-5455-1
- 20 LUIS LÓPEZ, Carmelo. *La comunidad de villa y tierra de Piedrahíta en el tránsito de la Edad Media a la Moderna*. 1987. ISBN 84-600-5094-7
- 21 MORALES MUÑIZ, M.^a Dolores Carmen. *Alfonso de Ávila, rey de Castilla*. 1988. ISBN 84-00-06785-1
- 22 DESCALZO LORENZO, Amalia. *Aldeavieja y su santuario de la Virgen del Cubillo*. 1988. ISBN 84-86930-00-6
- 23 GARCÍA FERNÁNDEZ, Emilio C. *El reportaje gráfico abulense*. 1988. ISBN 84-86930-04-9
- 24 CEPEDA ADÁN, José y otros. *Antropología de san Juan de la Cruz*. 1988. ISBN 84-86930-06-5
- 25 SÁNCHEZ MATA, Daniel. *Flora y vegetación del macizo oriental de la Sierra de Gredos*. 1989. ISBN 84-86930-17-0
- 26 MARTÍN GARCÍA, Gonzalo. *La industria textil en Ávila durante la etapa final del Antiguo Régimen. La real fábrica de algodón*. 1989. ISBN 84-86930-13-8
- 27 GARCÍA MARTÍN, Pedro. *El substrato abulense de Jorge Santayana*. 1990. ISBN 84-86930-23-5
- 28 MARTÍN JIMÉNEZ, M.^a Isabel. *El paisaje cerealista y pinariego de la tierra llana de Ávila: el interfluvio Adaja-Arevalillo*. 1990. ISBN 84-86930-27-8
- 29 SOBRINO CHOMÓN, Tomás. *Episcopado abulense. Siglo XIX*. 1990. ISBN 84-86930-30-8
- 30 RUIZ-AYÚCAR ZURDO, Irene. *El proceso desamortizador en la provincia de Ávila (1836-1883)*. 1990. ISBN 84-86930-16-2

- 31 RODRÍGUEZ, José V. y otros. *Aspectos históricos de san Juan de la Cruz*. 1990. ISBN 84-86930-33-2
- 32 VÁZQUEZ GARCÍA, Francisco. *El Infante don Luis Antonio de Borbón y Farnesio*. 1990. ISBN 84-86930-35-9
- 33 MUÑOZ JIMÉNEZ, José M. *Arquitectura carmelitana (1562-1800): arquitectura de los carmelitas descalzos en España, México y Portugal durante los siglos XVI a XVIII*. 1990. ISBN 84-86930-37-5
- 34 DOMÍNGUEZ GONZÁLEZ, Pedro y MUÑOZ MARTÍN, Carmen. *Opiniones y actitudes sobre la enfermedad mental en Ávila y la locura en el refranero*. 1990. ISBN 84-86930-41-3
- 35 TAPIA SÁNCHEZ, Serafín de. *La comunidad morisca de Ávila*. 1991. ISBN 84-7481-643-2
- 36 MARTÍNEZ RUIZ, Enrique. *Acabemos con los incendios forestales en España*. 1991. ISBN 84-86930-42-1
- 37 ROLLÁN ROLLÁN, M.^a del Sagrario. *Éxtasis y purificación del deseo*. 1991. ISBN 84-86930-47-2
- 38 GONZÁLEZ GONZÁLEZ, Nicolás y CRUZ VAQUERO, Antonio de la. *La custodia del corpus de Ávila*. 1993. ISBN 84-86930-79-0
- 39 CASTILLO DE LA LASTRA, Agustín del. *Molinos de la zona de Piedrahíta y El Barco de Ávila*. 1992. ISBN 84-86930-60-X
- 40 MARTÍN JIMÉNEZ, Ana. *Geografía del equipamiento sanitario de Ávila. Mapa sanitario*. 1993. ISBN 84-86930-74-X
- 41 IZQUIERDO SORLI, Monserrat. *Teresa de Jesús, una aventura interior: estudio de un símbolo*. 1993. ISBN 84-86930-80-4
- 42 MAS ARRONDO, Antonio. *Teresa de Jesús en el matrimonio espiritual*. 1993. ISBN 84-86930-81-2
- 43 STEGGINK, Otger. *La reforma del Carmelo español*. 1993. ISBN 84-86930-82-0
- 44 TEJERO ROBLEDO, Eduardo. *Literatura de tradición oral en Ávila*. 1994. ISBN 84-86930-94-4
- 45 GARCÍA FERNÁNDEZ, Emilio C. *Ávila y el cine: historia, documentos y filmografía*. 1995. ISBN 84-86930-96-0
- 46 HERRÁEZ HERNÁNDEZ, José M.^a. *Universidad y universitarios en Ávila durante el siglo XVII*. 1994. ISBN 84-86930-92-8
- 47 MARTÍN GARCÍA, Gonzalo. *El Ayuntamiento de Ávila en el siglo XVIII. La elección de los regidores trienales*. 1995. ISBN 84-89518-01-7

- 48 VILA DA VILA, Margarita. *Ávila románica: talleres escultóricos de filiación hispano-languedociana*. 1999. ISBN 84-89518-53-X
- 49 SÁNCHEZ SÁNCHEZ, Teresa y otros. *Estudio socioeconómico de la provincia de Ávila*. 1996. ISBN 84-86930-24-3
- 50 HERRERO DE MATÍAS, Miguel. *La Sierra de Ávila*. 1996. ISBN 84-89518-16-5
- 51 TOMÉ MARTÍN, Pedro. *Antropología ecológica. Influencias, aportaciones e insuficiencias: procesos culturales de adaptación en el Sistema Central*. 1996. ISBN 84-89518-17-3
- 52 GONZÁLEZ DE POSADA, Francisco; y BRU VILLASECA, Luis. *Arturo Duperier: mártir y mito de la ciencia española*. 2005. ISBN 84-89518-22-X
- 53 SOBRINO CHOMÓN, Tomás. *San José de Ávila. Historia de su fundación*. 1997. ISBN 84-89518-26-2
- 54 SERRANO ÁLVAREZ, José M. *Un periódico al servicio de una provincia: el Diario de Ávila*. 1997. ISBN 84-89518-31-9
- 55 TEJERO ROBLEDO, Eduardo. *La villa de Arenas en el siglo XVIII. El tiempo del infante don Luis (1727-1785)*. 1998. ISBN 84-89518-30-0
- 56 MARTÍN GARCÍA, Gonzalo. *Mombeltrán en su historia*. 1997. ISBN 84-89518-32-7
- 57 CHAVARRÍA VARGAS, Juan A. *Toponimia del Estado de La Adrada según el texto de Ordenanzas (1500)*. 1998. ISBN 84-89518-5
- 58 MARTÍNEZ PÉREZ, Jesús. *Fray Juan Pobre de Zamora. Historia de la pérdida y descubrimiento del galeón "San Felipe"*. 1997. ISBN 84-89518-34-3
- 59 BERNALDO DE QUIRÓS, José A. *Teatro y actividades afines en la ciudad de Ávila (siglos XVII, XVIII y XIX)*. 1998. ISBN 84-89518-40-8
- 60 FERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, Maximiliano. *Prensa y comunicación en Ávila (siglos XVI-XIX)*. 1998. ISBN 84-89518-0
- 61 TROITIÑO VINUESA, Miguel Á. *Evolución histórica y cambios en la organización del territorio del valle del Tiétar abulense*. 1999. ISBN 84-89518-47-5
- 62 ANDRADE, Antonia y otros. *Recursos naturales de las Sierras de Gredos*. 2002. ISBN 84-89518-57-2
- 63 SÁNCHEZ SÁNCHEZ, Andrés. *La beneficencia en Ávila*. 2000. ISBN 84-89518-64-5
- 64 SABE ANDREU, Ana M.^a. *Las cofradías de Ávila en la Edad Moderna*. 2000. ISBN 84-89518-66-1

- 65 BARRENA SÁNCHEZ, Jesús. *Teresa de Jesús, una mujer educadora*. 2000. ISBN 84-89518-67-X
- 66 CANELO BARRADO, Carlos. *La Escuela de Policía de Ávila*. 2001. ISBN 84-89518-68-8
- 67 NIETO CALDEIRO, Sonsoles. *Paseos y jardines públicos de Ávila*. 2001. ISBN 84-89518-72-6
- 68 SÁNCHEZ MUÑOZ, M.^a Jesús. *La cuenca alta del Adaja (Ávila)*. 2002. ISBN 84-89518-3
- 69 ARRIBAS CANALES, Jesús. *Historia, literatura y fiesta en torno a san Segundo*. 2002. ISBN 84-89518-81-5
- 70 GONZÁLEZ CALLE, Jesús A. *Despoblados en la comarca de El Barco de Ávila: (baja Edad Media y Edad Moderna)*. 2002. ISBN 84-89518-83-1
- 71 ANDRÉS ORDAX, Salvador. *Arte e iconografía de san Pedro de Alcántara*. 2002. ISBN 84-89518-85-8
- 72 RICO CAMPS, Daniel. *El románico de San Vicente de Ávila*. 2002. ISBN 84-95459-92-5
- 73 NAVARRO BARBA, José A. *Arquitectura popular en la provincia de Ávila*. 2004. ISBN 84-89518-92-0
- 74 VALENCIA GARCÍA, M.^a de los Ángeles. *Simbólica femenina y producción de contextos culturales. El caso de la Santa Barbada*. 2004. ISBN 84-89518-89-0
- 75 LÓPEZ FERNÁNDEZ, M.^a Isabel. *La arquitectura mudéjar en Ávila*. 2004. ISBN 84-89518-93-9
- 76 GONZÁLEZ MARRERO, M.^a del Cristo. *La Casa de Isabel la Católica. Espacios domésticos y vida cotidiana*. 2005. ISBN 84-89518-94-7
- 77 GARCÍA GARCIMARTÍN, Hugo J. *El valle del Alberche en la baja Edad Media (siglos XII-XV)*. 2005. ISBN 84-89518-95-5
- 78 FERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, Maximiliano. *Elecciones en la provincia de Ávila, 1977-2000: comportamiento político y evolución de las corporaciones democráticas*. 2006. ISBN 84-96433-22-6
- 79 CAMPDERÁ GUTIÉRREZ, Beatriz I. *Santo Tomás de Ávila: historia de un proceso crono-constructivo*. 2006. ISBN 84-96433-26-9
- 80 CHAVARRÍA VARGAS, Juan A.; GARCÍA MARTÍN, Pedro; y GONZÁLEZ MUÑOZ, José M.^a. *Ávila en los viajeros extranjeros del siglo XIX*. 2006. ISBN 84-96433-30-7

- 81 CABALLERO ESCAMILLA, Sonia. *La escultura gótica funeraria de la catedral de Ávila*. 2007. ISBN 978-84-96433-37-3
- 82 FERRER GARCÍA, Félix A. *La invención de la iglesia de San Segundo*. 2006. ISBN 978-84-96433-38-0
- 83 SABE ANDREU, Ana M.^a. *Tomás Luis de Victoria, pasión por la música*. 2008. ISBN 978-84-96433-61-8
- 84 GONZÁLEZ MUÑOZ, José M.^a. *Gestión tradicional de los recursos hidráulicos en el alto Tiétar (Ávila): molinos harineros*. 2008. ISBN 978-84-96433-62-5
- 85 BERMEJO DE LA CRUZ, Juan C. *Actitudes ante la muerte en el Ávila del siglo XVII*. 2008. ISBN 978-84-96433-76-2
- 86 FERRER GARCÍA, Félix A. *Rupturas y continuidades históricas: el ejemplo de la basílica de San Vicente de Ávila, siglos XII-XVII*. 2009. ISBN 978-84-96433-77-9
- 87 RUIZ-AYÚCAR ZURDO, M.^a Jesús. *La primera generación de escultores del S. XVI en Ávila. Vasco de la Zarza y su escuela*. 2009. ISBN 978-84-96433-80-9
- 88 GÓMEZ GONZÁLEZ, M.^a de la Vega. *Retablos barrocos del valle del Corneja*. 2009. ISBN 978-84-96433-79-3
- 89 GUTIÉRREZ ROBLEDO, José L. *Las murallas de Ávila. Arquitectura e historia*. 2009. ISBN 978-84-96433-83-0
- 90 CALVO GÓMEZ, José A. *El monasterio de Santa María de Burgohondo en la Edad Media*. 2009. ISBN 978-84-96433-91-5
- 91 SOBRINO CHOMÓN, Tomás. *San José de Ávila. Desde la muerte de santa Teresa hasta finales del siglo XIX*. 2009. ISBN 978-84-96433-96-0
- 92 MARTÍN GARCÍA, Gonzalo. *Sancho Dávila, soldado del rey*. 2010. ISBN 978-84-96433-92-2
- 93 PÉREZ GUTIÉRREZ, Manuel. *Astronomía en los castros celtas de la provincia de Ávila*. 2010. ISBN 978-84-96433-63-2
- 94 MONSALVO ANTÓN, José M.^a. *Comunalismo concejil abulense: paisajes agrarios, conflictos y percepciones del espacio rural en la tierra de Ávila y otros concejos medievales*. 2010. ISBN 978-84-15038-13-9
- 95 LUIS LÓPEZ, Carmelo. *Formación del territorio y sociedad en Ávila (siglos XII-XV)*. 2010. ISBN 978-84-15038-16-0
- 96 SEGURA ECHEZÁRRAGA, Xabier. *La espiritualidad esponsal del Cántico Espiritual de san Juan de la Cruz*. 2011. ISBN 978-84-15038-17-7

- 97 PÉREZ PASCUAL, Ángel. *Juan Díaz Rengifo y su Arte poética española*. 2011. ISBN 978-84-15038-19-1
- 98 SERRANO PÉREZ, Agustina. *Una propuesta de antropología teológica en el Castillo interior de santa Teresa*. 2011. ISBN 978-84-15038-22-1
- 99 SABE ANDREU, Ana M.^a. *La capilla de música de la catedral de Ávila, siglos XV-XVIII*. 2011. ISBN 978-84-15038-23-8
- 100 GONZÁLEZ Y GONZÁLEZ, Nicolás. *La ciudad de las carmelitas en tiempos de doña Teresa de Ahumada*. 2011. ISBN 978-84-15038-20-7
- 101 GÓMEZ GARRIDO, Luis Miguel. *Literatura de tradición oral y cultura popular de la Moraña (Ávila)*. 2014. ISBN 978-84-15038-50-4
- 102 GASCÓN BERNAL, Jesús. *El convento agustino extramuros de Madrigal de las Altas Torres*. 2015. ISBN 978-84-15038-51-1
- 103 PINILLA MARTÍN, María José. *Imagen e imágenes de santa Teresa de Jesús entre 1576 y 1700: origen, evolución y clasificación de su iconografía*. 2015. ISBN 978-84-15038-65-8
- 104 BENITO PRADILLO, M.^a Ángeles. *Historia crono-constructiva de la catedral de Ávila*. 2016. ISBN 978-84-15038-69-6
- 105 ARBONA ABASCAL, Guadalupe y otros. *De Ávila a Constantinopla: los viajes fabulosos de José Jiménez Lozano*. 2016. ISBN 978-84-15038-71-9
- 106 LÓPEZ FERNÁNDEZ, M.^a Isabel. *La arquitectura del siglo XVI en Ávila. La Casa de Bracamonte y el patrimonio abulense*. 2018. ISBN 978-84-15038-79-5
- 107 NIETO CALDEIRO, Sonsoles. *Winthuysen y Güell en Ávila. El jardín de San Segundo*. 2018. ISBN 978-84-15038-80-1
- 108 COLLADO GÓMEZ, Jesús. *El don de la luz: estructuras antropológicas de lo imaginario en la obra poética de José María Muñoz Quirós*. 2018. ISBN 978-84-15038-81-8

