

RECONSTRUYENDO LA HISTORIA DE LOS BOSQUES PIRENAICOS

JESÚS JULIO CAMARERO¹, SANDRA GARCÉS-PASTOR², EMILIA GUTIÉRREZ²,
VALENTÍ RULL³, TERESA VEGAS-VILARRÚBIA², NÚRIA CAÑELLAS-BOLTÀ³,
GABRIEL SANGÜESA BARREDA¹, MARI C. TRAPOTE², ALBERT CLAVAGUERA²,
MIGUEL ÁNGEL CALERO¹, JUAN DIEGO GALVÁN CANDELA⁴,
RAÚL SÁNCHEZ SALGUERO⁵, SANTIAGO GIRALT³ Y BLAS VALERO-GARCÉS¹

RESUMEN

Reconstruir la historia de los bosques ayuda a planificar su gestión futura bajo escenarios climáticos y de uso muy diferentes de los pasados. Presentamos resultados aplicando esta idea a los bosques pirenaicos, combinando la paleoecología y la dendrocronología. La paleoecología permitió cuantificar la variabilidad local y regional del clima y el paisaje forestal durante los últimos 700 años (incluida la pequeña edad de hielo, PEH) analizando los sedimentos lacustres, las diatomeas y el polen de sondeos tomados en Sant Maurici y Bassa Nera, Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, Pireneos centrales. La dendrocronología permitió reconstruir la estructura de edades de bosques pirenaicos y de zonas próximas del nordeste de la Península Ibérica de pino negro (*Pinus uncinata*) y abeto (*Abies alba*) y proyectar su crecimiento radial y el de pino albar (*Pinus sylvestris*) en función de escenarios climáticos del s. XXI. En términos de vegetación y paisaje, el cambio más importante se observó a comienzos de la PEH cuando se detectó un descenso de los pisos de vegetación en Bassa Nera. Las estructuras de edades de pino negro y abeto muestran fluctuaciones que no responden a la temperatura. El pino negro puede alcanzar edades máximas de 800-1000 años, mientras que el abeto alcanza unos 400 años de longevidad. La estructura de edades del abeto indica una regeneración intensa. Los modelos de crecimiento sugieren que el calentamiento climático puede favorecer el crecimiento de bosques de pino negro limitados por bajas temperaturas, pero también podría conducir a un menor crecimiento de los abetales limitados por el déficit hídrico al final del verano. No obstante, cualquier modelo de la dinámica forestal futura debería considerar la expresión local de los cambios climáticos y de uso como principales motores de la historia de los bosques pirenaicos.

Palabras clave: abeto, dendroecología, paleoecología, palinología, paleolimnología, pino negro, pino albar.

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Zaragoza, España. Teléfono: 976 369393, ext. 880041; Fax: 976716019; E-mails: jcamarero@ipe.csic.es, gsanguesa@ipe.csic.es, blas@ipe.csic.es

² Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona, Barcelona, España. Teléfono: 934021509, Fax: 934111438; E-mails: emgutierrez@ub.edu, tvegas@ub.edu

³ Instituto de Ciencias de la Tierra "Jaume Almera" (ICTJA-CSIC), Barcelona, España. Teléfono: 934095410; E-mails: vrull@ictja.csic.es, sgiralt@ictja.csic.es

⁴ Swiss Federal Research Institute for Forest Snow and Landscape (WSL), 8903 Birmensdorf, Suiza. E-mail: juan.candela@wsl.ch

⁵ Depto. Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide, Ctra. Utrera Km 1, E-41013 Sevilla, Spain. E-mail: rsanchez@upo.es

RECONSTRUCTING THE HISTORY OF PYRENEAN FORESTS

SUMMARY

Reconstructing the history of forests should help to plan their future management under climatic and use scenarios different from those observed in the past. Here we show findings resulting from that idea applied to the Pyrenean forests and combining paleoecology and dendroecology. The use of paleoecology allowed quantifying the local and regional climate and forest variability during the last 700 years (including the Little Ice Age, LIA) by analyzing lake sediments, diatoms and pollen from cores taken in Sant Maurici and Bassa Nera, two sites located at the Aigüestortes i Estany de Sant Maurici National Park, Central Pyrenees. The use of dendrochronology allowed to reconstruct the age structures of Pyrenean and nearby Mountain pine (*Pinus uncinata*) and Silver fir (*Abies alba*) forests from the northeastern Iberian Peninsula, and to project their radial growth and that of Scots pine (*Pinus sylvestris*) forests as a function of 21st-century climatic scenarios. In terms of vegetation and landscape patterns, the most important change was observed in the early LIA when there was a descent of vegetation stages in Bassa Nera. The age structures of Mountain pine and Silver fir showed changes which were not coupled to temperature fluctuations. The Mountain pine reached maximum ages of 800-1000 years, whilst the Silver fir reached a maximum lifespan of ca. 400 years. The Silver fir age structure indicated an intense regeneration. Growth models suggested that climate warming could enhance growth of Mountain pine forests constrained by low temperatures, whereas it could reduce growth of Silver fir forests limited by late-summer water deficit. However, any simulation of forest dynamics should consider the local expression of climate and use changes as major drivers of the history of Pyrenean forests.

Key words: dendroecology, Mountain pine, paleoecology, palynology, paleolimnology, Scots pine, Silver fir.

INTRODUCCIÓN

¿Hasta qué punto es relevante el pasado de los bosques para gestionarlos hoy? Para responder a esta pregunta necesitamos enfoques retrospectivos como el rango histórico de variabilidad, que representa un marco temporal usado como referencia para la gestión ya que describe las condiciones de un bosque previas a la alteración humana (VEBLEN 2003). Este concepto está ligado al régimen histórico de perturbaciones que determina la dinámica forestal afectando al crecimiento de los árboles o influyendo en la estructura de edades y en la composición del bosque. Crecimiento y regeneración son buenos ejemplos de variables que pueden ser reconstruidas estudiando los anillos anuales de crecimiento mediante la dendrocronología (SWETNAM *et al.* 1999). Por otro lado, la paleo-

ecología permite reconstruir la existencia y abundancia de distintas formaciones arbóreas (ver p.ej. FOSTER *et al.* 2006).

Sin embargo, las intensas presiones a las que se han visto sometidos los bosques a partir de mediados del s. XIX a escala global (cambio climático, modificaciones de uso del territorio, cambios de los ciclos biogeoquímicos, expansión de patógenos o invasión de nuevas especies) limitan la aplicación del concepto del rango histórico de variabilidad para gestionar los bosques del s. XXI (KEANE *et al.* 2009). Pese a estas limitaciones, este concepto muestra la importancia que los legados históricos juegan en la dinámica forestal dejando improntas en los bosques actuales (DUPOUEY *et al.* 2002).

El contexto temporal e histórico que aportan la dendrocronología y la paleoecología permite así

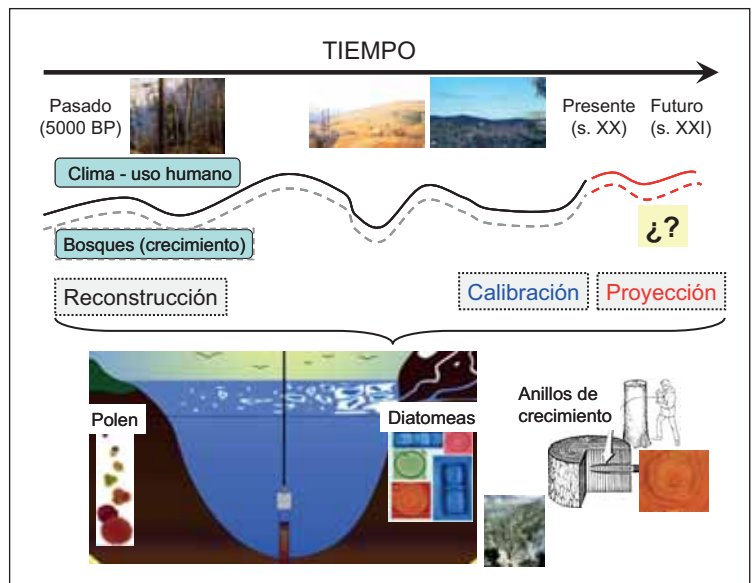
delimitar algunas de las posibles respuestas de los bosques a las condiciones ambientales futuras. No obstante, la rapidez, intensidad y amplitud geográfica del cambio global aconseja combinar reconstrucciones con proyecciones climáticas o con modelos de uso del territorio que consideren la aparición de nuevos escenarios climáticos o nuevos tipos de gestión e incluso la expansión de organismos patógenos. Por ejemplo, la palinología ha mostrado que el clima basta para desencadenar declives rápidos de bosques (FOSTER *et al.* 2006), pero aún es incierto el papel que pueden jugar patógenos o herbívoros en estos decaimientos.

Los bosques subalpinos pirenaicos son especialmente sensibles al cambio climático ya que los gradientes altitudinales permiten la coexistencia de distintas especies de árboles sometidas de distintas maneras al clima (TARDIF *et al.* 2003; CAÑELLAS-BOLTÀ *et al.* 2009). Además, la topografía modifica mucho las condiciones climáticas locales lo que también afecta a la productividad forestal y determina así la existencia de ciertos tipos de bosques (BUNN *et al.* 2005). En este trabajo aprovechamos la información ecológica y climática registrada por

los anillos de crecimiento de los árboles y por los sedimentos de los lagos y lagunas de la alta montaña pirenaica, fuentes útiles para reconstruir cómo han cambiado los ecosistemas forestales pirenaicos (MONTERRAT 1992; GONZÁLEZ SAMPERIZ *et al.* 2006). Mostramos los resultados del proyecto “Reconstruyendo la historia de los bosques pirenaicos para mejorar su gestión y predecir su respuesta al cambio climático” que pretende reconstruir la historia de los bosques pirenaicos, combinando datos procedentes de la paleoecología (sedimentología, paleolimnología y palinología) y la dendrocronología (Figura 1). Los resultados paleoecológicos (estudio de sedimentos, diatomeas y granos de polen) muestran la variabilidad local y regional del clima y los ecosistemas forestales y lacustres durante los últimos 700 años, incluyendo la pequeña edad de hielo, en los bosques subalpinos situados en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Estos resultados se discuten en relación a la reconstrucción de la estructura de edades de bosques pirenaicos y de zonas próximas del nordeste de la Península Ibérica de pino negro (*Pinus uncinata*) y abeto (*Abies alba*). Finalmente, se proyecta a modo de ejemplo el

Figura 1. Esquema del proyecto “RECRO” mostrando los objetivos principales: 1) reconstrucción de la composición pasada de los bosques y el clima, 2) calibración de las relaciones actuales entre clima y variables bióticas usadas en la reconstrucción (polen, diatomeas, anillos de crecimiento) y 3) proyección de las tendencias futuras del crecimiento de los bosques en el siglo XXI.

Figure 1. Scheme of the “RECRO” project showing the main objectives: 1) to reconstruct the past forest composition as related to climate, 2) to calibrate the current relationships between climate and proxies (pollen, diatoms, tree rings), and 3) to forecast future growth trends of Pyrenean forests for the 21st century.



crecimiento de bosques de abeto, pino negro y pino albar o silvestre (*Pinus sylvestris*) del nordeste de la Península Ibérica en función de escenarios climáticos futuros.

MATERIAL Y MÉTODOS

Paleoecología

Sondeos del lago Sant Maurici y de la laguna Bassa Nera

El lago de Sant Maurici está situado en el valle de Espot (Lleida), dentro del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (42° 34' 55.1" N, 1° 00' 16.4" E, 1924 m s.n.m., Figura 2). En octubre de 2013 se obtuvieron allí siete sondeos con una plataforma flotante y un sondeador UWITEC. En este trabajo se presentan los resultados de un sondeo largo obtenido con un sondeador Uwitec (SMA13-4B, 720 cm de potencia) y un sondeo corto (SMA13-4B-1G, 106 cm) obtenido con un sondeador de gravedad UWITEC. Todos los sondeos se abrieron, fotografiaron y muestrearon en el laboratorio del IPE-CSIC, excepto el sondeo SMA13-4B-1G que se muestreó en campo para realizar la datación de los sedimentos superficiales mediante ²¹⁰Pb.

La laguna de Bassa Nera (BN) es un pequeño sistema lacustre situado en el valle de Aiguamòg, en la periferia del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (42° 38' 18.5" N, 0° 55' 27.6" W, 1891 m s.n.m., Figura 2). En julio del 2007 se obtuvo un sondeo (PATAM-12-A07) de la turbera que rodea la laguna con una sonda manual tipo Rusa, alcanzando una profundidad de 706 cm.

Análisis físico-químicos y datación de sedimentos lacustres

Se correlacionaron las secciones superiores del sondeo largo de Sant Maurici SMA13-4B y el corto SMA13-4B-1G para la construcción de la secuencia completa de los últimos 700 años (Figura 3). Se aplicaron los análisis geoquímicos de fluo-

rescencia de rayos X (XRF), litológico y composición química elemental: carbono total, azufre total y nitrógeno total. Los análisis de carbono total y azufre total se determinaron cada 2 cm por absorción de infrarrojos del CO₂ total liberado por combustión en un analizador LECO SC-144DR en el IPE-CSIC. El nitrógeno total se obtuvo con un analizador elemental tipo Varimax. El análisis geoquímico de fluorescencia de rayos X se realizó mediante el AVAATECH XRF "Core Scanner" de la Universidad de Barcelona. Este análisis permite obtener información cualitativa en continuo sobre la composición geoquímica del sedimento. El escaneo se realizó a una resolución de 0.5 cm, a 10 kV con una intensidad de 1100 microamperios y un tiempo de 10 s para Al, Si, P, S, Cl, K, Ca, Ti, V, Cr, Mn y Fe y a 30 kV y 2000 micro Amperios con un tiempo de 30 s para Ni, Cu, Zn, Ga, Ge, As, Se, Br, Rb, Sr, Y, Zr, Nb. Los resultados se representan en cuentas por segundo (cps) a lo largo del sondeo. Los elementos como Al, Fe y Ti informan sobre los aportes de material detrítico desde la cuenca de recepción del lago. Las relaciones Fe/Mn y Mn/Ti se relacionan con las condiciones de oxigenación del fondo del lago; las relaciones Ca/Fe informan sobre cambios en la erosión de la cuenca y en algunos casos de la intensidad de los procesos edáficos (DAVIES *et al.*, 2015). La composición del sedimento se analizó mediante la descripción se-



Figura 2. Localizaciones de la Bassa Nera (a) y del Estany de Sant Maurici (b). Fuente: Rull *et al.*, 2015.

Figure 2. Locations of Bassa Nera (a) and Sant Maurici lake (b). Source: Rull *et al.*, 2015.

dimentológica de los sondeos y el estudio de frotis al microscopio petrográfico (SCHNURRENBERGER *et al.*, 2003). Se realizaron 4 dataciones con ^{14}C a partir de concentrados polínicos del sondeo SMA13-4B-1G y dos dataciones del sondeo SMA13-4B el método de "Accelerator Mass Spectrometry" (AMS) en Beta Analytic Radiocarbon Dating laboratory (Miami, USA) (Tabla 1) y se dataron los sedimentos de los primeros 21,5 cm mediante ^{210}Pb .

En Bassa Nera se han datado diez fragmentos de madera y macrorrestos encontrados a lo largo del sondeo con AMS ^{14}C en el laboratorio antes citado y en Keck Carbon Cycle (Irvine, USA). De ellas, 3 dataciones se encuentran en los 700 años aquí estudiados (Tabla 1). Las dataciones de Bassa Nera se calibraron con la curva IntCal13.14C (REIMER *et al.*, 2013) y el modelo de edad se realizó con el software de R Clam 2.2 y el método Smooth Spline (BLAAUW 2010).

Análisis de polen y carbonos

El análisis polínico de los últimos 700 años se ha realizado en muestras de los sondeos SMA13-4B-1G y PATAM-12-A07 siguiendo metodologías estandarizadas (FAEGRI & IVERSEN *et al.* 1989; MOORE *et al.*, 1991). El polen de las muestras de sedimento se contó e identificó a 400x al microscopio óptico hasta la saturación de la diversidad (RULL 1987), con la ayuda de la palinoteca de referencia del Instituto Botánico de Barcelona (CSIC) y del atlas de REILLE (1992). Debido a la super-abundancia de polen de pino, se han incrementado los conteos para obtener unas frecuencias representativas de los otros tipos de polen (200-481 granos de polen sin contar pinos). También se han contado los carbonos (< 100 μm), así como otros palinomorfos como estomas o *Botryococcus*. De la suma polínica se ha excluido el pino, junto con las ciperáceas y plantas acuáticas, para poder observar cambios en las dinámicas de la vegetación. Se obtuvieron las

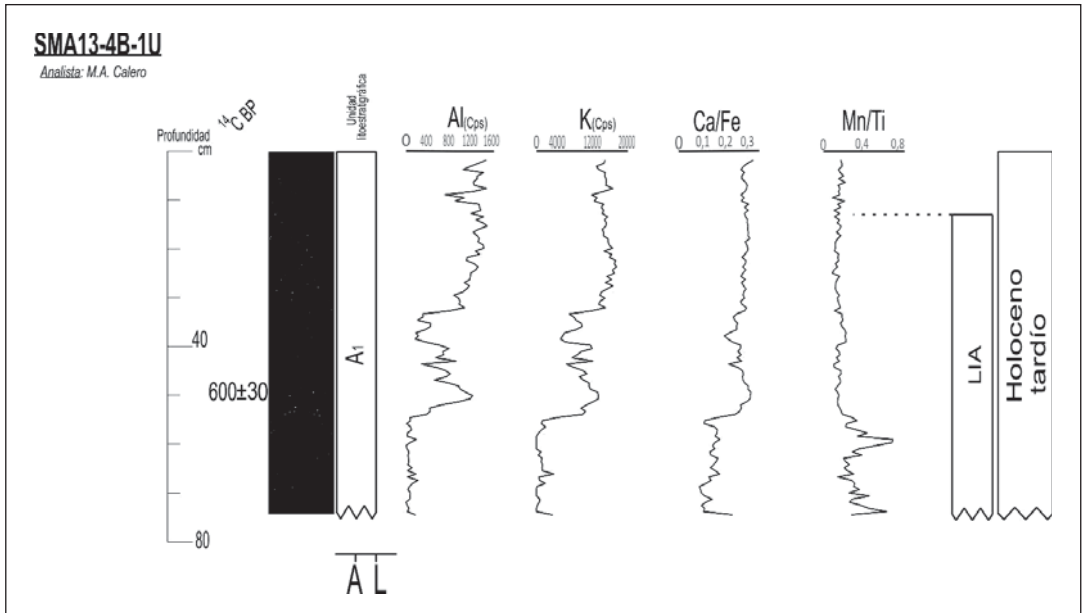


Figura 3. Secuencia sedimentaria de Sant Maurici (SMA13-4B). La Unidad litoestratigráfica A1 está compuesta por limos masivos orgánicos de color negro. A: arcillas; L: limos. Abreviaturas: LIA: Little Ice Age. IR: Industrial Revolution; cps: cuentas por segundo.

Figure 3. Sedimentary sequence obtained in Sant Maurici (SMA13-4B). The lithostratigraphic unit A1 is formed by black and massive organic silts. A: clay; L: silts. Abbreviations: MCA: Medieval Climatic Anomaly, LIA: Little Ice Age. IR: Industrial Revolution; cps: counts per second.

Profundidad (cm.)	Código muestras	Material datado	AMS ¹⁴ C (años BP)
<i>Sant Maurici (SMA13-4B-1G)</i>			
29.5	Beta-397176	Polen	560±30
51.5	Beta-397177	Polen	660±30
69.5	Beta-397178	Polen	610±30
105.5	Beta-391885	Polen	700±30
<i>Bassa Nera (PATAM12-A07)</i>			
97.5	Beta-247296	Madera	220±40
127.5 *	Beta-251879	Madera	190±40
192.5	Beta-247297	Madera	270±40
222.5	Beta-251880	Madera	490±40
261.5 *	Beta-247298	Madera	250±40
304.5	Beta-251881	Madera	880±40
428.5	Beta-247300	Madera	2380±40
517	Beta-247301	Semillas	3570±40
604.5	Beta-251883	Madera	4530±40
698.5	UCI-43704	Madera	6410±20

Tabla 1. Dataciones de AMS ¹⁴C en el lago de Sant Maurici y la laguna Bassa Nera. Las muestras señaladas con asteriscos han sido descartadas por incongruencia estratigráfica.

zonas polínicas estadísticamente significativas a partir de los taxones con una abundancia superior a 1%, mediante el programa Psimpoll 4.27 (BENNET 2002) usando el método “Optimal Splitting by Information Content” (BENNET 1996). En el presente trabajo se presenta un diagrama resumen con los taxones agrupados por comunidades vegetales. Se calculó un índice montano/subalpino para inferir las variaciones altitudinales del bosque montano. Este índice se basa en la relación entre la abundancia de indicadores polínicos montanos y los subalpinos, identificados en un estudio previo de sedimentación de polen actual del valle de Aiguamòg (CAÑELLAS-BOLTÀ *et al.* 2009). Se usaron los análogos modernos de dicho estudio para calibrar el índice, resultando que valores superiores a 2.75 indicarían la presencia del bosque montano en el emplazamiento. Debido a que este índice se calculó a partir de las proporciones vegetales del valle de Aiguamòg, sólo se aplicará a la laguna de la Bassa Nera.

Análisis de diatomeas

Las diatomeas de los sedimentos de los sondeos SMA13-4B-1G y PATAM-12-A07 se digirieron con peróxido de hidrógeno (diluido al 30%) y se montaron con Naphrax (R.I=1.7). Para estimar la concentra-

ción de diatomeas se añadió una concentración conocida de microesferas (BATTARBEE, 1986). Se identificaron un mínimo de 500 valvas con un microscopio óptico Polyvar a 1000x aumentos hasta el mayor nivel taxonómico. Se calcularon varios índices: el índice de diatomeas céntricas/pennadas (C/P), indicador de la abundancia de hábitat planctónico y bentónico; el índice planctónico/fragilarioide (P/F), indicador de la extensión de la cobertura de hielo (LOTTER & BIGLER 2000). El índice de crisófitos/diatomeas (Cr/D) se calculó como forma simple y efectiva para estimar la abundancia relativa de estos dos grupos de algas (VEGAS-VILARRÚBIA *et al.*, 2013). Los crisófitos observados en las preparaciones también se contabilizaron. El diagrama con los géneros más abundantes y los índices calculados se ha trazado con el programa Psimpoll 4.27 (BENNET 2002). Las zonas estadísticamente significativas se han calculado con los taxones con abundancias superiores a 3% mediante el método “Optimal Splitting by Information Content” (BENNET 1996).

Dendrocronología

Reconstrucción de la estructura de edades de abeto y pino negro

Durante las últimas tres décadas hemos realizado

muestreos dendrocronológicos enfocados a la reconstrucción del crecimiento de individuos adultos (edad > 75 años) en la mayor parte de las poblaciones de abeto y pino negro del NE ibérico. Estos muestreos han sido más intensivos en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (ver p.ej. TARDIF *et al.* 2003; MACIAS *et al.* 2006). Dado que estos muestreos estaban sesgados hacia individuos adultos y a menudo viejos (edad > 200 años) hemos limitado la reconstrucción de edades de ambas especies al periodo que abarca desde 1300 d. C. hasta 1924 d. C. Se utilizaron métodos dendrocronológicos que implicaron la obtención de dos testigos radiales de madera por árbol, su datación visual y la medición de la anchura de los anillos de crecimiento (FRITTS 2001). Después, realizamos varias correcciones para estimar la edad del árbol teniendo en cuenta la altura a la que obtuvimos los testigos y la distancia estimada desde los anillos más internos o antiguos hasta la médula teórica del árbol (BOSCH & GUTIÉRREZ 1999). De esta manera obtuvimos tres escalas de incertidumbre en las estimas de la edad del árbol (baja en el caso de que el testigo alcance la médula o la distancia estimada a la médula teórica sea menor de 1,5 cm; media cuando la distancia a la médula teórica supera 1,5 cm; alta si los anillos más internos no se curvan y no es posible estimar la posición de la médula teórica). Los árboles se agruparon en clases de 25 años.

Modelos de crecimiento radial en función del clima futuro

Seleccionamos una serie de cronologías (series medias) de índices de anchura del anillo de bosques con al menos 20 árboles muestreados por sitio. Se trataba de poblaciones representativas de los bosques subalpinos del nordeste ibérico, incluidos los Parques Nacionales de Ordesa y Monte Perdido y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Estos índices de crecimiento se obtuvieron quitando la tendencia biológica de los anillos de crecimiento debida al aumento de superficie del tronco a medida que el árbol crece y envejece (FRITTS 2001). Después recopilamos información climática (series mensuales y normalizadas de

temperatura media y precipitación total) del periodo 1950-2014 para estos bosques a una resolución espacial de 0.25° de la base de datos E-OBS v. 11 (HAYLOCK *et al.*, 2008). Para las predicciones de crecimiento basadas en clima futuro se utilizaron las proyecciones climáticas del periodo 2000-2099 extraídas del modelo climático global ECHAM5 (<http://ensemble-rt3.dmi.dk/>).

Los índices de crecimiento de cada población y las series climáticas para el periodo 1951-1999 fueron utilizados para construir el modelo de crecimiento-clima en cada especie. Se utilizaron modelos lineales mixtos para analizar el efecto de las variables climáticas sobre el crecimiento, incluyendo las variables climáticas como factores fijos y considerando las poblaciones como factores aleatorios (ZUUR *et al.*, 2009). La selección de variables climáticas incluidas en los modelos se realizó de forma manual mediante una regresión por pasos hacia atrás incluyendo primero aquellas más correlacionadas con los índices de crecimiento, es decir las que explicaban más varianza de crecimiento (R^2). En las correlaciones clima-crecimiento consideramos la ventana temporal que incluye desde septiembre del año previo al de formación del anillo hasta el mes de septiembre actual (TARDIF *et al.* 2003). Además, las correlaciones se realizaron considerando valores medios (temperatura) o acumulados (precipitación) de periodos que abarcaban de 1 a 3 meses. El modelo seleccionado fue el más parsimonioso, es decir aquel que minimizaba el valor del criterio de información de Akaike (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Todos estos análisis se realizaron usando el programa estadístico R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Paleoecología

Cronologías

El modelo resultante de Bassa Nera alcanza los 7464 años calibrados BP, con un error de intervalo de 150 años. La tasa de sedimentación es de 0.35

$\pm 0.14 \text{ cm} \cdot \text{años}^{-1}$ (mediana \pm SD) desde 0.09 hasta $0.54 \text{ cm} \cdot \text{años}^{-1}$. Las tasas de sedimentación medias para ambos lagos durante los últimos 700 años son muy diferentes, con valores casi triples para Bassa Nera en comparación con los de Sant Maurici (106 cm depositados en Sant Maurici y 265 cm en Bassa Nera). El modelo de edad preliminar para los últimos 700 años basado en ^{14}C y ^{210}Pb para Sant Maurici sugiere cambios notables en la tasa de sedimentación con una descenso significativo durante los últimos 200 años.

Cambios sedimentológicos durante los últimos 700 años

Los sedimentos depositados en Sant Maurici son limos orgánicos de color negro. Las variaciones de los elementos Al y K y la relación

Ca/Fe a lo largo del sondeo SMA13-4B se interpretan como indicadores de la variabilidad en la entrada de materiales detríticos (Figura 3). Desde la base de la secuencia (106 cm) hasta aproximadamente 95 cm, se observan valores elevados de Al y K, indicando un período de elevada escorrenría y aporte detrítico, posiblemente relacionado con un episodio de mayor humedad. Esta fase ocurrió hace más de 800 años y no se ha podido comparar con los *proxies* biológicos del sondeo corto SMA13-4B-1G dado que este sólo comprende los últimos ca. 700 años. A partir de los 95 cm, la baja intensidad de la fluorescencia de estos elementos sugiere un período de baja escorrenría y aporte detrítico, probablemente asociado a mayores sequías. Finalmente, en la parte superior del sondeo se aprecian nuevas fluctuaciones de los valores de los elementos asociados

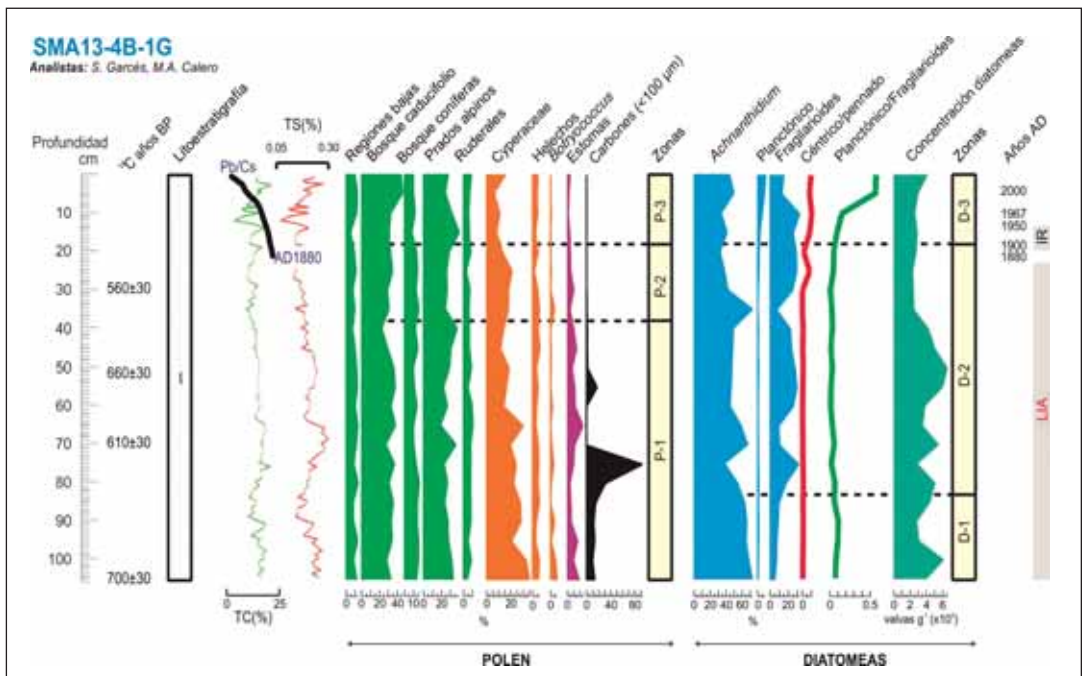


Figura 4. Diagrama simplificado con porcentajes de polen, palinomorfos y diatomeas del sondeo corto de Sant Maurici (SMA13-4B-1G) con los valores de Carbono total (TC) y Azufre total (TS). La sedimentología está formada por limos masivos orgánicos de color negro. Abreviaturas como en la Figura 3. Fuente: RULL *et al.* (2015).

Figure 4. Simplified diagram showing pollen percentages, palynomorphs and diatoms in the short core of Sant Maurici (SMA13-4B-1G) showing the values of total carbon (TC) and sulfur (TS). The sedimentology is formed by massive, organic, black silts. Abbreviations are as in Figure 3. Source: RULL *et al.* (2015).

a entradas terrígenas y escorrentía: un aumento a los 50 cm, seguido de una disminución (50-30 cm) y un nuevo aumento (0-30 cm). Los valores de las relaciones Mn/Ti y Fe/Mn sugieren una buena oxigenación de la columna de agua y de los sedimentos del fondo durante el intervalo 95-50 cm, probablemente asociada a la existencia de una masa de agua de poca profundidad. El cambio a partir de 50 cm sugiere una columna de agua con mayor estratificación, consecuente con una mayor escorrentía y aporte de terrígenos.

Los valores del TC del sondeo corto SMA13-4B-1G reflejan el carbono de origen orgánico ya que el contenido en carbonatos de los sedimentos es prácticamente nulo. El perfil de TC presenta una elevada fluctuación entre la base (106 cm) y los 63 cm. Entre 63-20 cm el TC se mantiene más constante mientras que el último tramo (20 a 0 cm) se caracteriza por cambios bruscos y pronunciados. Los valores de TS esencialmente nos informan de la presencia de sulfuros formados en sedimentos anaeróbicos. Aunque los rangos de variación son distintos, su patrón de evolución es similar al del TC, dado que las condiciones para mayor acumulación y preservación de materia orgánica son las adecuadas para la formación de sulfuros. Los sedimentos superiores (20 a 0 cm) están caracterizados por cambios bruscos y pronunciados en el contenido en TS que sugieren cambios en la oxigenación del fondo del lago.

La secuencia de Bassa Nera incluye 3 litofacies. La litofacies I son limos medios-gruesos masivos de color marrón (0-50 cm), la litofacies II son arcillas marrones rojizas masivas (50-195 cm) y la litofacies III son arcillas de color marrón oscuro masivas (195-265 cm).

Evolución de la vegetación y de la dinámica lacustre durante los últimos 700 años

El diagrama de polen de Sant Maurici presenta tres etapas estadísticamente diferenciadas en la evolución de su paisaje, aunque las comunidades vegetales no muestren grandes diferencias (Figura 4). La primera (106-38 cm) se caracteriza por el dominio de bosque caducifolio con coníferas. Destaca un pico de carbones a 75 cm que sugiere

un aumento de fuegos regionales, probablemente por una mayor presión humana. Las proporciones más altas de ciperáceas y de estomas de coníferas podrían indicar un bajo nivel de agua y la presencia de pinos y/o abetos muy cercanos al lago. En la segunda etapa (38-18 cm) se produce un ligero descenso de los prados alpinos y de las ciperáceas. Finalmente la última etapa (18-0 cm) se caracteriza por la continuación del descenso en los prados alpinos y ciperáceas, seguido de un incremento del bosque caducifolio al final de la etapa, sugiriendo un incremento de humedad y/o de temperatura.

En lo referente a la dinámica del lago, también se observan tres etapas. La primera (106-83 cm) se caracteriza por el dominio del género *Achnanthydium* (60%) y una concentración variable de diatomeas, sugiriendo aguas con un bajo contenido en nutrientes (POTAPOVA & CHARLES 2007). Los bajos valores de los índices C/P y P/F indican bajos niveles de agua. La segunda etapa (83-18 cm) se caracteriza por el incremento en las diatomeas Fragilarioides, una caída de las frecuencias de *Achnanthydium* de 65 al 45 % y un descenso de la concentración total de diatomeas alrededor de 35 cm. Este aumento de los Fragilarioides, característicos por ser especies ticoplanctónicas y oportunistas de ambientes fríos, inestables o aguas someras (SCUSSOLINI *et al.*, 2011; SMOL & CUMMING 2000), apuntan a un descenso en las temperaturas. En la tercera fase, *Achnanthydium* aumenta mientras que el grupo de las Fragilarioides disminuye con una marcada caída hacia los 5 cm. Por otro lado, los índices C/P y P/F aumentan notablemente alrededor de los 10 cm (1967 d. C.), sugiriendo una mayor estabilidad ambiental y un incremento en los niveles de agua de Sant Maurici, coincidiendo con las fechas posteriores a la construcción de la presa y el establecimiento del Parque Nacional (1955 d. C.).

En cambio, el paisaje vegetal alrededor de la Bassa Nera tiene dos períodos ecológicamente bien diferenciados. Se distingue una primera fase (265-197 cm, 1297-1565 d. C.) con dominio del bosque mixto de coníferas y caducifolios acompañado de bajas frecuencias de carbones (Figura 5); a partir de 197 cm (1565

pino negro y 45 de abeto (Figura 6). Todos estos bosques estaban situados en los Pirineos exceptuando las poblaciones que conforman los límites meridionales de distribución del pino negro (VI, Castillo de Vinuesa; TE, Teruel-Valdelinares) y del abeto (GUAR, Guara y MONT, Montseny- ver códigos en la Figura 6). Las zonas donde más pinos viejos se concentraban solían situarse en espacios

protegidos o en su periferia (SC en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, GE en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici). Sin embargo, los escasos bosques con abetos viejos no se encontraron dentro de los límites de los parques, lo que aconsejaría incluirlos en algún espacio protegido o conservarlos bajo alguna figura de protección (p. ej. CSAH, CONL, MULL; Figura 6). En general, los árboles más viejos no eran los más grandes ni crecían mucho, ya que las condiciones ambientales adversas estaban asociadas a un crecimiento bajo y una mayor longevidad.

Los individuos vivos más viejos que encontramos eran pinos negros (700-800 años; se obtuvieron estimas de hasta 1100 años de edad pero con incertidumbre elevada) y los abetos más viejos alcanzaron 400 años (Figura 7). En el caso del pino negro observamos picos de edad en las clases de 201-225, 251-275, 326-350, 376-400, 476-500 y 626-650 años. En el caso del abeto encontramos picos de edad en las clases de 101-125, 226-250 y 326-350 años. En ninguna de las dos especies observamos que estas estructuras de edad estuvieran relacionadas de forma significativa con reconstrucciones de temperatura en los Pirineos (CAMARERO *et al.* 2015a). La abundancia de abetos en las clases de edad más jóvenes sugiere que, a nivel pirenaico, la persistencia de la especie está garantizada gracias a un reclutamiento intenso durante el siglo pasado. No obstante, cualquier interpretación de una estructura estática de edades debe hacerse con cautela ya que el reclutamiento de árboles depende de la regeneración y la mortalidad, factores que no sólo dependen de la evolución del clima sino también de perturbaciones locales (aludes, vendavales, plagas, sequías) y del uso pasado de los bosques (BROWN & WU 2005).

Modelos de crecimiento futuro en función de las proyecciones climáticas

Los modelos climáticos explicaron un 52%, 44% y 47% de la varianza de los índices de crecimiento medios de todos los bosques de abeto, pino albar y pino negro, respectivamente (Tabla 2). El crecimiento radial de estas especies respondió positivamente a primaveras cálidas y húmedas lo que concuerda con resultados previos (TARDIF *et al.*

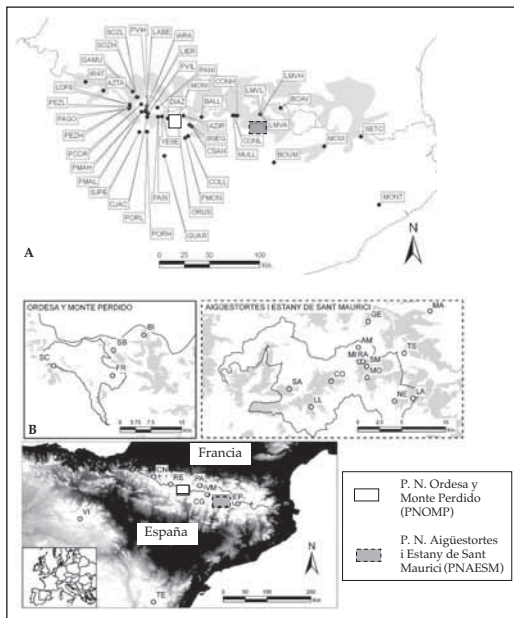


Figura 6. Bosques estudiados en el nordeste ibérico de abeto (A, *Abies alba*; códigos de 4 letras) y pino negro (B, *Pinus uncinata*; códigos de 2 letras; ver Tabla 1). Las áreas delineadas por las líneas continua y discontinua corresponden a los Parques Nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNAESM). Las áreas grises sombreadas en el mapa superior y en los mapas inferiores de ambos parques corresponden a la distribución actual de abeto y pino negro, respectivamente. El mapa del NE de España muestra la altitud (menor a mayor intensidad de negro) y las poblaciones relictas de pino negro situadas en el Sistema Ibérico (VI, Castillo de Vinuesa, Soria; TE, Valdelinares, Teruel).

Figure 6. Studied forests in the NE Iberian Peninsula for silver fir (A, *Abies alba*; 4-letter codes) and for Mountain pine (B, *Pinus uncinata*; 2-letters codes; see Table 1). The areas delimited by continuous and dashed lines correspond to “Ordesa y Monte Perdido (PNOMP)” and “Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNAESM)” National Parks. The dark areas in the uppermost map and in the parks maps indicate the approximate distribution of Silver fir and Mountain pine, respectively. The lowermost map shows NE Spain with lowest (highest) elevation indicated by black (white) colors and the Mountain pine relict populations located in the Iberian System (VI, Castillo de Vinuesa, Soria; TE, Valdelinares, Teruel).

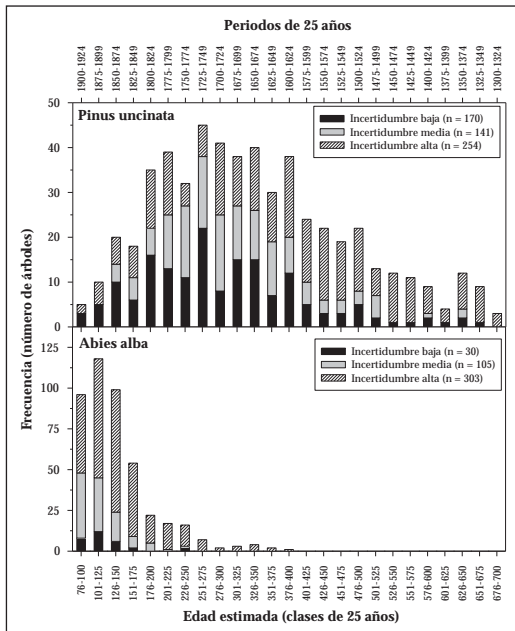


Figura 7. Estructuras de edades de bosques de pino negro (*Pinus uncinata*) y abeto (*Abies alba*) situados en el nordeste ibérico, mayoritariamente en los Pirineos. Las edades se estimaron para el periodo 1300-1924 (76-700 años) estableciendo tres niveles de incertidumbre (baja, media y alta).

Figure 7. Age structures of Mountain pine (*Pinus uncinata*) and silver fir (*Abies alba*) forests located in the northeastern Iberia Peninsula, mostly in the Pyrenees. Tree ages were estimated for the 1300-1924 period (76-700 year) considering three uncertainty levels (low, middle and high).

2003; CAMARERO *et al.* 2015a, 2015b). La temperatura de septiembre previo se relacionó con el crecimiento de forma negativa en todas las poblaciones de abeto y pino albar consideradas, sugiriendo la existencia de un estrés por sequía al final del verano, siendo esta relación más intensa al disminuir la altitud del bosque (resultados no presentados). Los modelos basados en las proyecciones climáticas predijeron descensos continuados del índice de crecimiento en el abeto y el pino albar, pero incrementos en el caso del pino negro (Figura 8). Estas predicciones serían acordes con las mayores exigencias hídricas del abeto y del pino albar, mientras que el aumento de temperaturas favorecería el crecimiento del pino negro que predomina en los bosques subalpinos situados a mayor altitud. No obstante, estas proyecciones son deterministas y no contemplan por ejemplo el efecto sobre la produc-

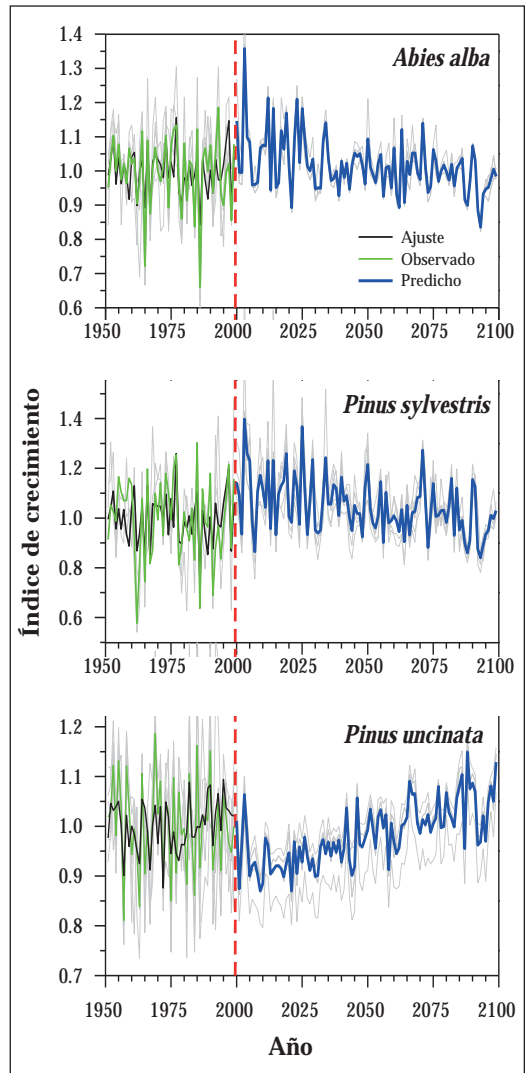


Figura 8. Valores de los índices de crecimiento observados (línea verde, media de todos los bosques), ajustados (líneas negra) y predichos para el siglo XXI (línea azul, media de todos los bosques) en las tres principales especies de coníferas de los Pirineos (abeto, *Abies alba*; pino albar, *Pinus sylvestris*; pino negro, *Pinus uncinata*). Las líneas grises indican los valores observados y predichos para cada bosque. La línea vertical de guiones indica el año 2000 a partir del cual comienzan las predicciones.

Figure 8. Observed (green line, mean of all forests), fitted (black line) and predicted (blue line, mean of all forests) growth indices for the 21st century and considering the three main conifer species of the Pyrenees (*Silver fir*, *Abies alba*; *Scots pine*, *Pinus sylvestris*; *Mountain pine*, *Pinus uncinata*). The grey lines show the observed and fitted growth indices for each forest. The dashed vertical line indicates the year 2000 when forecasts start.

Especie	Variabes climáticas	Coficiente de regresión	Error estándar	AIC
<i>Abeto</i> (<i>Abies alba</i>)	Intercepto	0.998	0.007	-384.63
	T abril	0.022	0.006	
	P junio+julio	0.033	0.007	
	T septiembre previo	-0.044	0.006	
<i>Pino albar</i> (<i>Pinus sylvestris</i>)	Intercepto	0.997	0.012	-47.30
	T abril	0.044	0.011	
	P mayo+julio	0.051	0.013	
	T septiembre previo	-0.063	0.010	
<i>Pino negro</i> (<i>Pinus uncinata</i>)	Intercepto	1.001	0.006	-462.10
	T mayo	0.033	0.007	
	P julio	0.010	0.006	
	T noviembre previo	0.040	0.007	

Tabla 2. Estadísticos de las variables climáticas mensuales (T, temperatura media; P, precipitación) incluidas en los modelos lineales mixtos utilizados para ajustar y predecir el crecimiento secundario (índice de crecimiento) en seis poblaciones del pirineo representativas para las tres especies estudiadas. Todas las variables climáticas de los modelos seleccionados fueron significativas ($P < 0,01$). La última columna muestra el criterio de información de Akaike (AIC) utilizado para seleccionar el modelo más parsimonioso.

tividad forestal de extremos climáticos como sequías que ya han mostrado su capacidad de reducir el crecimiento de abetales pirenaicos.

CONCLUSIONES

En general, este estudio resalta la importancia de considerar la expresión local de los cambios climáticos como motores de la dinámica forestal ya que, junto al uso pasado de estos ecosistemas por el hombre, determinan la historia de los bosques pirenaicos.

Paleoecología

Los modelos de edad preliminares y los análisis sedimentológicos, geoquímicos y biológicos en los sondeos de Sant Maurici y Bassa Nera documentan cambios importantes en el paisaje y en los sistemas límnicos durante los últimos 700 años. La distribución de los ambientes de depósito de Sant Maurici se ha mantenido de manera relativamente similar a la actualidad durante los últimos 700 años, con sedimentación predominante de limos orgánicos en las zonas más profundas. Sin embargo, las fluctuaciones en indicadores

geoquímicos (Al y K y los cocientes Ca/Fe y Mn/Ti) de la parte superior del sondeo largo SMA13-4B han permitido identificar tres fases principales. La primera (106-95 cm) marcada por una mayor escorrentía y aporte detrítico así como un nivel del lago relativamente más elevado que las dos siguientes, ocurrió antes de hace unos 700 años. La segunda fase (95-50 cm), se caracteriza por unas condiciones ambientales de menor escorrentía y un nivel del lago más bajo. El paisaje estaría dominado por un bosque caducifolio con coníferas y las asociaciones de diatomeas indican aguas con un bajo contenido en nutrientes. La tercera fase (50-0 cm) registra un aumento de la escorrentía seguido por un descenso paulatino (50-30 cm) y una recuperación hasta la actualidad. Durante este periodo tanto la escorrentía como los niveles de agua del lago habrían aumentado. La vegetación muestra un ligero descenso inicial de los prados alpinos y de las ciperáceas. El aumento de las diatomeas Fragilarioides durante la primera parte de esta fase sugiere un periodo de ambientes fríos, inestables y/o aguas someras; su descenso en la parte superior (18-0 cm) reflejaría niveles más estables y elevados del lago durante el siglo XX.

En términos de cambio de la vegetación y paisaje, el desplazamiento climático más influyente fue durante la primera fase de la pequeña edad de hielo, causando un descenso de los pisos montano, subalpino y alpino en Bassa Nera. Sant Maurici tuvo cambios en la vegetación menos pronunciados. En las últimas décadas se aprecia un aumento del bosque caducifolio. Cambios en la presencia de carbones, la abundancia de polen de plantas ruderales y malezas sugieren que la perturbación humana fué más intensa en Bassa Nera durante el período de transición del período cálido medieval a la pequeña edad de hielo y en el siglo XIX. Durante la pequeña edad de hielo la gestión de los montes se destinó principalmente a la ganadería, aumentando los cultivos en las regiones bajas. En cambio, la explotación de los alrededores de Sant Maurici fue muy leve y localizada en el período de la transición entre el período cálido medieval y la pequeña edad de hielo para luego disminuir y cesar con la creación del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (1955 d. C.).

Hidrológica y sedimentológicamente, el lago de Sant Maurici y la laguna de Bassa Nera tienen historias contrastadas. En Sant Maurici, los indicadores geoquímicos sugieren que el lago tuvo aguas someras con un bajo aporte de material orgánico durante algunas fases de la pequeña edad de hielo y que el nivel del lago se incrementó a finales del siglo XIX causando una mayor estratificación de la columna de agua. La construcción de la presa (1954 d. C.) provocó un aumento de la profundidad del lago y un mayor predominio de las condiciones anóxicas en el fondo. En cambio, Bassa Nera se ha transformado de un lago pequeño con una elevada concentración total de diatomeas a una laguna con bajo nivel de agua, dominada por diatomeas oportunistas, y rodeada por una turbera. Los cambios en las comunidades de diatomeas han permitido reconstruir la historia paleolimnológica, en términos de clima, nivel del agua y nutrientes. En Bassa Nera dominaron las diatomeas Fragarioroides, especialmente durante la pequeña edad de hielo, sugiriendo aguas más frías, oligotróficas y circumneutrales y condiciones ambientales inestables. Sin embargo, el género cosmopolita *Achnantheidium*, que puede

vivir en un amplio rango de condiciones ecológicas pero que a veces se le considera indicador de aguas neutras con pocos nutrientes, ha dominado en Sant Maurici con pequeños cambios a través del tiempo, marcados por la presencia de las diatomeas fragilaríodes.

Dendrocronología

El hecho de que las estructuras de edades de pino negro y abeto no reflejen influencias climáticas indica que la dinámica de cada bosque o región está muy condicionada por el clima pero también posiblemente por su uso y explotación, tal y como muestra la escasez de abetos viejos. Las proyecciones climáticas indican una mejora del crecimiento de los bosques subalpinos de pino negro a lo largo del s. XXI en respuesta al aumento de temperaturas, mientras que el pino albar no muestra tendencias marcadas y el abeto experimentaría una reducción de crecimiento ligada posiblemente a un mayor déficit hídrico pese a que la estructura de edades sugiere una intensa regeneración a escala pirenaica. En todo caso, los modelos deben acoplarse a la situación actual que presentan los bosques pirenaicos marcada por una larga historia de fluctuaciones climáticas y de uso intensivo durante el milenio pasado.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se ha financiado mediante diversos proyectos del Organismo Autónomo de Parques Nacionales (387/2011, 1032S/2013) y principalmente por el proyecto “Reconstruyendo la historia de los bosques pirenaicos para mejorar su gestión y predecir su respuesta al cambio climático”, RECREO, ref. 387/2011) y gracias a una ayuda del Instituto de Estudios Catalanes. Agradecemos al personal y dirección de los Parques Nacionales de Ordesa y Monte Perdido y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici su ayuda y colaboración para facilitar los muestreos. También agradecemos a F. Barreiro, M. Bartolomé, O. Huber, A. Lara, M. Leunda, J. López-Vila, E. Montoya, S. Nogué, C. Pérez y P. Sánchez su apoyo para la realización de los trabajos de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATTARBEE, R.W. (1986) Diatom Analysis, en: BERGLUND, B.E. (ed.) Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology, pp. 527-570. Wiley Chichester.
- BENNETT, K.D. 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist* 132: 155-170.
- BENNETT, K.D. 2002. Documentation for psimpoll 4.10 and pscomb 1.03. C programs for plotting pollen diagrams and analysing pollen data. Cambridge.
- BLAAUW M (2010) Methods and code for "classical" age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5: 512-518.
- BOSCH, O. & GUTIÉRREZ, E. 1999. La sucesión en los bosques de *Pinus uncinata* del Pirineo: De los anillos de crecimiento a la historia del bosque. *Ecología* 13: 133-172.
- BROWN, P.M. & WU, R. 2005. Climate and disturbance forcing of episodic tree recruitment in a southwestern ponderosa pine landscape. *Ecology* 86: 3030-3038.
- BUNN, A.G., WAGGONER, L.A. & GRAUMLICH, L.J. 2005. Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA. *Global Ecology and Biogeography* 14: 103-114.
- BURNHAM & ANDERSON, 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer.
- CAMARERO, J.J., GARCÍA-RUIZ, J.M., SANGÜESA-BARREDA, G., GALVÁN, J.D., ALLA, A.Q., SANJUÁN, Y., BEGUERÍA, S. & GUTIÉRREZ, E. 2015a. Recent and intense dynamics in a formerly static treeline. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 47: 773-783.
- CAMARERO J.J., GAZOL, A., GALVÁN, J.D., SANGÜESA-BARREDA, G. & GUTIÉRREZ, E. 2015b. Disparate effects of global-change drivers on mountain conifer forests: warming-induced growth enhancement in young trees vs. CO₂ fertilization in old trees from wet sites. *Global Change Biology* 21: 738-749.
- CAÑELLAS-BOLTÀ, N, RULL, V, VIGO, J. & MERCADE, A. 2009. Modern pollen-vegetation relationships along an altitudinal transect in the central Pyrenees (southwestern Europe). *The Holocene* 19: 1185-1200.
- DAVIES, S., LAMB, H. & ROBERTS, S. 2015. *Micro-XRF Core Scanning in Palaeolimnology: Recent Developments*. *Developments in Paleoenvironmental Research* 17: 189-226.
- DOUGLAS, M.S.V. & SMOL, J.P. 1995. Paleolimnological significance of observed distribution patterns of chrysophyte cysts in arctic pond environments. *Journal of Paleolimnology* 13: 79-83.
- DUPOUEY J.L., DAMBRINE E., LAFFITE J.D. & MOARES, C. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83: 2978-2984.
- FAEGRI, K., IVERSEN, J., KALAND, P.E. & KRZYWINSKI, K. 1989. Textbook of Pollen Analysis. Caldwell.
- FOSTER, D.R., OSWALD, W.W., FAISON, E.K., DOUGHTY, E.D. & HANSEN, B.C.S. 2006. A climatic driver for abrupt mid-Holocene vegetation dynamics and the hemlock decline in New England. *Ecology* 87: 2959-2966.
- FRITTS, H.C. 2001. *Tree Rings and Climate*. Caldwell, NJ, USA.
- GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P., VALERO GARCÉS, B.L., MORENO, A., JALUT, G., GARCÍA RUIZ, J.M., MARTÍ BONO, C., DELGADO HUERTAS, A., NAVAS, A., OTTO, T. & DEDOUBAT, J.J. 2006. Climate variability in the Spanish Pyrenees during the last 30,000 yr revealed by the El Portalet sequence. *Quaternary Research* 66: 38-52.
- HAYLOCK, M.R., HOFSTRA, N., KLEIN TANK, A.M.G., KLOK, E.J., JONES, P.D. & NEW, M. 2008. A European daily high-resolution gridded dataset of surface temperature and precipitation. *Journal of Geophysical Research (Atmospheres)* 113: D20119.
- KEANE R.E., HESSBURG P.F., LANDRES, P.B. & SWANSON, F.J. 2009. The use of historical range and variability (HRV) in landscape management. *Forest Ecology and Management* 258: 1025-1037.

- LOTTER, A.F. & BIGLER, C. 2000. Do diatoms in the Swiss Alps reflect the length of ice-cover? *Aquatic Sciences* 62:124-141.
- MACIAS, M., ANDREU, L., BOSCH, O., CAMARERO, J.J. & GUTIÉRREZ, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba Mill.*) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79: 289-313.
- MONTSERRAT, J. 1992. Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo: Estudio palinológico. IPE-CSIC, Zaragoza.
- MOORE, P.D., WEBB, J.A. & COLLINSON, M.E. 1991. *Pollen Analysis*. Blackwell.
- POTAPOVA, M. & CHARLES, D.F. 2007. Diatom metrics for monitoring eutrophication in rivers of the United States. *Ecological Indicators* 7: 48-70.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REILLE, M. 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. URA-CNRS.
- REIMER, P.J., BARD, E., BAYLISS, A., BECK, J.W., BLACKWELL, P.G. *et al.* 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55: 1869-1887
- RULL, V. 1987. A note on pollen counting in palaeoecology. *Pollen et Spores* 29: 471-480.
- RULL, V.; VEGAS-VILARRÚBIA, T.; GARCÉS-PASTOR, S., CALERO, M.A.; TRAPOTE, M.C.; CAÑELLAS-BOLTÀ, N.; GIRALT, S.; GUTIÉRREZ, E.; VALERO-GARCÉS, B.; CAMARERO, J.J. (2015). Paleoeecology and paleolimnology of the last millennia in the southern Pyrenean flank: preliminary results. 9th Symposium for European Freshwater Sciences, Geneva, Switzerland.
- SCHNURRENBERGER, D.; RUSSELL, J. AND KELTS, K. (2003). Classification of lacustrine sediments based on sedimentary components. *Journal of Paleolimnology* 29: 141-154.
- SCUSSOLINI, P., VEGAS-VILARRÚBIA, T., RULL, V., CORELLA, J.P., VALERO-GARCÉS, B. & GOMÀ, J. 2011. Middle and late Holocene climate change and human impact inferred from diatoms, algae and aquatic macrophyte pollen in sediments from Lake Montcortès (NE Iberian Peninsula). *Journal of Paleolimnology* 46: 369-385.
- SMOL, J.P. & CUMMING, B.F. 2000. Tracking long-term changes in climate using algal indicators in lake sediments. *Journal of Phycology* 36: 986-1011.
- SWETNAM, T.W., ALLEN, C.D. & BETANCOURT, J.L. 1999. Applied historical ecology: using the past to manage for the future. *Ecological Applications* 9: 1189-1206.
- TARDIF, J., CAMARERO, J. J., RIBAS, M. & GUTIÉRREZ, E. 2003. Spatiotemporal variability in tree ring growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257.
- VEBLEN, T.T. 2003. Historic range of variability of mountain forest ecosystems: concepts and applications. *Forest Chronicle* 79: 223-226
- VEGAS-VILARRÚBIA, T., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., MORELLÓN, M., GIL-ROMERA, G., PÉREZ-SANZ, A. & VALERO-GARCÉS, B. 2013. Diatom and vegetation responses to Late Glacial and Early Holocene climate changes at Lake Estanya (Southern Pyrenees, NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 392: 335-349.
- ZUUR, A., IENO, E.N., WALKER, N., SAVELIEV, A.A. & SMITH, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.