

EFFECTOS ANTRÓPICOS SOBRE LA VEGETACIÓN FORESTAL DE LOS PP.NN. DE LA SIERRA DE GUADARRAMA Y CABAÑEROS

CÉSAR MORALES DEL MOLINO^{1,2}, RAMÓN PEREA², MARÍA VALBUENA-CARABAÑA², WILLY TINNER¹, JOSÉ S. CARRIÓN³, LUIS GIL²

RESUMEN

En el presente trabajo presentamos los resultados de los estudios paleoecológicos desarrollados durante los últimos años en los Parques Nacionales de la Sierra de Guadarrama (Montes de Valsaín) y Cabañeros, fundamentalmente encaminados a ampliar el conocimiento sobre la influencia que las actividades humanas pretéritas han tenido en los ecosistemas actuales. En la sierra de Guadarrama, los datos paleoecológicos muestran, en primer lugar, que el pinar albar (*Pinus sylvestris*) ha ocupado cotas bastante bajas con anterioridad a su gestión forestal planificada. Por otra parte, las diferencias en el aprovechamiento histórico de pinares y melojares (*Quercus pyrenaica*) han tenido un efecto decisivo en su estado de conservación actual. Mientras los pinares se han preservado bastante bien por el valor de la madera y su uso como cazadero real, los melojares han sufrido una degradación notable, debido a su intensa explotación para leñas y pastos. En Cabañeros, acontecimientos históricos señalados como la trashumancia (Mesta), el Dominio Señorial de Toledo y la Desamortización Eclesiástica han marcado en buena medida la cubierta vegetal que ha llegado a nuestros días. Cabe destacar el fuerte deterioro que la intensificación de la actividad ganadera durante el último milenio ha causado en los trampales, ecosistemas de especial interés y valor en un entorno marcadamente mediterráneo. El abedul (fundamentalmente *Betula pendula* subsp. *fontqueri*), que cuenta en Cabañeros con algunas de sus poblaciones más meridionales de Europa, ha desaparecido en los dos trampales estudiados, en buena medida por el pastoreo. Los datos obtenidos permiten contrastar que las actuales densidades de herbívoros no se han dado en los últimos 4.000 años, y esto supone una grave amenaza para las especies particularmente sensibles al ramoneo y para los trampales. Por lo tanto, urge seguir adoptando medidas para proteger estos enclaves de los efectos del sobrepastoreo y permitir su regeneración.

Palabras clave: paleoecología; impacto humano; legado ecológico; ecología del fuego; herbivoría.

¹ Institute of Plant Sciences and Oeschger Centre for Climate Change Research, University of Bern, Altenbergrain 21, 3013, Bern, Suiza. cesar.morales@ips.unibe.ch

² Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, E.T.S.I. de Montes, Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid, Ciudad Universitaria s/n, 28040, Madrid, España. ramon.perea@upm.es; maria.valbuena@upm.es; luis.gil@upm.es

³ Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100, Murcia, España. carrion@um.es

HUMAN IMPACT ON THE FORESTS OF THE SIERRA DE GUADARRAMA AND CABAÑEROS NATIONAL PARKS

SUMMARY

We present here the results of the palaeoecological investigations we have conducted during the past few years in the Sierra de Guadarrama (Valsaín Forests) and Cabañeros National Parks (central Spain). These have mostly addressed the impact of past human activities on today's ecosystems, i.e. the ecological legacy of historical land use. In Sierra de Guadarrama, palaeoecological data show that *Pinus sylvestris* stands thrived at low elevation well before the onset of planned forest management. Further, different land-use histories have had a strong impact in determining the current conservation status of *Pinus sylvestris* forests and *Quercus pyrenaica* woodlands. The high value of pine timber and the use of pinewoods as hunting ground by the Spanish Crown have guaranteed an overall good preservation of the pinewoods. In marked contrast, heavy exploitation of oak woodlands for firewood, charcoal and pastures is responsible for their current degradation. In Cabañeros, the impact of several relevant historical events such as transhumance (La Mesta), the City of Toledo's Rule and the Ecclesiastical Confiscation on the vegetation cover are crucial to understand the modern landscape. We must highlight the strong degradation that the intensification of livestock raising has produced on the Cabañeros mires during the last millennium, particularly considering the value of such rare ecosystems in the purely Mediterranean setting of inland Spain. In this context, *Betula* (mostly *B. pendula* subsp. *fontqueri*) is here at the southern edge of its distribution range in Europe and it has disappeared from the two studied mires because of overgrazing. This raises particular concern if we bear in mind that our data indicate that current ungulate densities are unprecedented for the past 4000 years, thus posing a serious threat to species sensitive to browsing/trampling and mires. It is therefore urgent to continue taking action to protect these sites from overgrazing and enable the recruitment of valuable species like *Betula pendula* subsp. *fontqueri*.

Keywords: palaeoecology; human impact; legacy effects; fire ecology; herbivory.

INTRODUCCIÓN

El uso humano del territorio durante milenios ha causado importantes cambios en la distribución, estructura y composición de los ecosistemas forestales de la cuenca mediterránea (CARRIÓN *et al.* 2003; VALBUENA-CARABAÑA *et al.* 2010). Por lo tanto, es crucial conocer cuál es el punto de partida de los montes actuales, así como el legado de las actividades humanas sobre los mismos para poder definir objetivos de gestión y restauración adecuados. Utilizando herramientas paleoecológicas podemos aproximarnos a las condiciones de partida de los ecosistemas (es decir, las que precedieron al impacto significativo por parte del ser humano), evaluar la influencia del uso del territorio en la composición y estruc-

tura de la vegetación, y conocer el rango de variabilidad de las perturbaciones, ayudando por tanto a definir los objetivos de las actividades de conservación y restauración así como los criterios de gestión (SWETNAM *et al.* 1999; WILLIS & BIRKS 2006; MORALES-MOLINO *et al.* 2015).

Los parques nacionales de la Sierra de Guadarrama y Cabañeros albergan y protegen una buena representación de los ecosistemas forestales del interior ibérico y por tanto constituyen excelentes enclaves para investigar cómo han afectado los cambios en el uso del territorio a lo largo del tiempo a los ecosistemas que encontramos hoy. Además, en algunos casos, y al menos durante los últimos siglos, existe información histórica relativamente detallada sobre las vicisitudes que

han atravesado estos sistemas forestales, lo que podría permitir establecer relaciones de causalidad. A ello hay que sumar el efecto que las oscilaciones climáticas pasadas han podido tener en los cambios observados, lo cual puede proporcionar información valiosa en el escenario actual de cambio climático. Los bosques de la sierra de Guadarrama, sobre todo melojares (*Quercus pyrenaica* Willd.) y pinares albares (*Pinus sylvestris* L.), han sido explotados secularmente para producir madera, leña, carbón y pasto para el ganado (MANUEL-VALDÉS 1997). Este manejo histórico bastante intenso ha llevado a debates notables sobre la distribución natural de las distintas comunidades forestales, especialmente el centrado en torno al límite natural entre los melojares y los pinares albares. Algunos autores han defendido que, a altitudes inferiores a 1.500-1.700 m s.n.m., los pinares albares habrían sido favorecidos por el hombre a costa de los melojares, por el valor tecnológico de su madera (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 1999, 2002). Otros autores, por el contrario, apoyándose en documentos históricos, abogan por la naturalidad de los pinares albares en cotas menores (MARTÍNEZ-GARCÍA & MONTERO 2000). Esta cuestión que todavía no ha sido resuelta y el escaso conocimiento del impacto de las actividades humanas sobre estas masas pinariegas es abordada en este estudio. Así mismo, en el caso del parque nacional de Cabañeros, comprender el impacto que los diversos periodos y acontecimientos históricos acaecidos en la zona de los Montes de Toledo han tenido sobre su cubierta vegetal reviste un particular interés por el carácter contradictorio de la información histórica disponible (p. ej. JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA *et al.* 2011; PEREA *et al.* 2015).

Por otra parte, el parque nacional de Cabañeros alberga algunas de las poblaciones más suroccidentales de abedul del continente euroasiático (fundamentalmente *Betula pendula* Roth subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno & Peinado pero también *Betula pubescens* Ehrh.), lo cual lo convierte en un lugar idóneo para investigar los factores y procesos ecológicos que han contribuido a la situación actual de estas poblaciones tan fragmentadas y poco numerosas (SÁNCHEZ-DEL-ÁLAMO *et al.* 2010). En este contexto, un aspecto esencial, dada la presión acuciante y creciente que experimentan el abedul y otras

especies sensibles a la herbivoría, ante la actual superpoblación de ungulados es evaluar cuáles han sido las densidades de ungulados en el pasado y cómo han respondido las citadas especies ante sus cambios. Para esto también contamos con informadores y herramientas paleoecológicas apropiadas, como las esporas de los hongos coprófilos obligados y los análisis de redundancia (BAKER *et al.* 2016; MORALES-MOLINO *et al.* 2019).

En este proyecto, hemos utilizado un enfoque paleoecológico basado en la generación de series de datos de gran detalle y alta calidad para abordar todas las anteriores cuestiones, que fueron definidas en colaboración con los gestores de los parques nacionales estudiados. Esta interacción desde la planificación, raramente utilizada en estudios paleoecológicos (DAVIES *et al.* 2014), incrementa notablemente la posibilidad de que los resultados obtenidos tengan una aplicación directa en la gestión de los espacios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Áreas y sitios estudiados

El parque nacional de la Sierra de Guadarrama y su Zona Periférica de Protección ocupan aproximadamente 100.000 ha de la sierra de Guadarrama, a caballo entre Castilla y León y la Comunidad de Madrid (Figura 1). Esta área montañosa del interior peninsular experimenta un clima mediterráneo de montaña con matices continentales y su roca madre es predominantemente silíceo (sobre todo granitos y gneises). Las formaciones vegetales mejor representadas son, de menor a mayor altitud, los melojares (*Quercus pyrenaica*), los pinares albares (*Pinus sylvestris*), los matorrales de montaña (*Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. *et al.*, *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* Čelak.) y los pastizales psicroxerófilos dominados por *Festuca yvesii* Sennen & Pau subsp. *lagascae* (Cebolla & Rivas Ponce) Mart-Sagarrá & Devesa. En este contexto, centramos nuestro estudio en los Montes de Valsaín, en las laderas noroccidentales del espacio protegido, debido a la buena representación de las formaciones forestales objeto de estudio (melojares y pinares albares), la disponibilidad de depósitos

sedimentarios adecuados para su estudio paleoecológico y la detallada documentación existente sobre el uso histórico del territorio. Cabe destacar el mal estado de conservación que presenta la vegetación ribereña en esta zona. Tras visitar una buena parte de las turberas existentes en los Montes de Valsaín, finalmente seleccionamos tres para su estudio paleoecológico: Arroyo de

las Cárcavas (40°50'31" N, 004°01'53" O, 1.300 m s.n.m.), Arroyo de Navalacarreta (40°51'08" N, 004°01'52" O, 1.250 m s.n.m.) –ambas en la zona inferior del piso del pinar de pino albar- y Arroyo de Valdeconejos (40°51'44" N, 004°03'35" O, 1.380 m s.n.m.) –en el ecotono melojar-pinar albar- (Figura 1; MORALES-MOLINO *et al.* 2017). Se trata de turberas de tamaño muy reducido

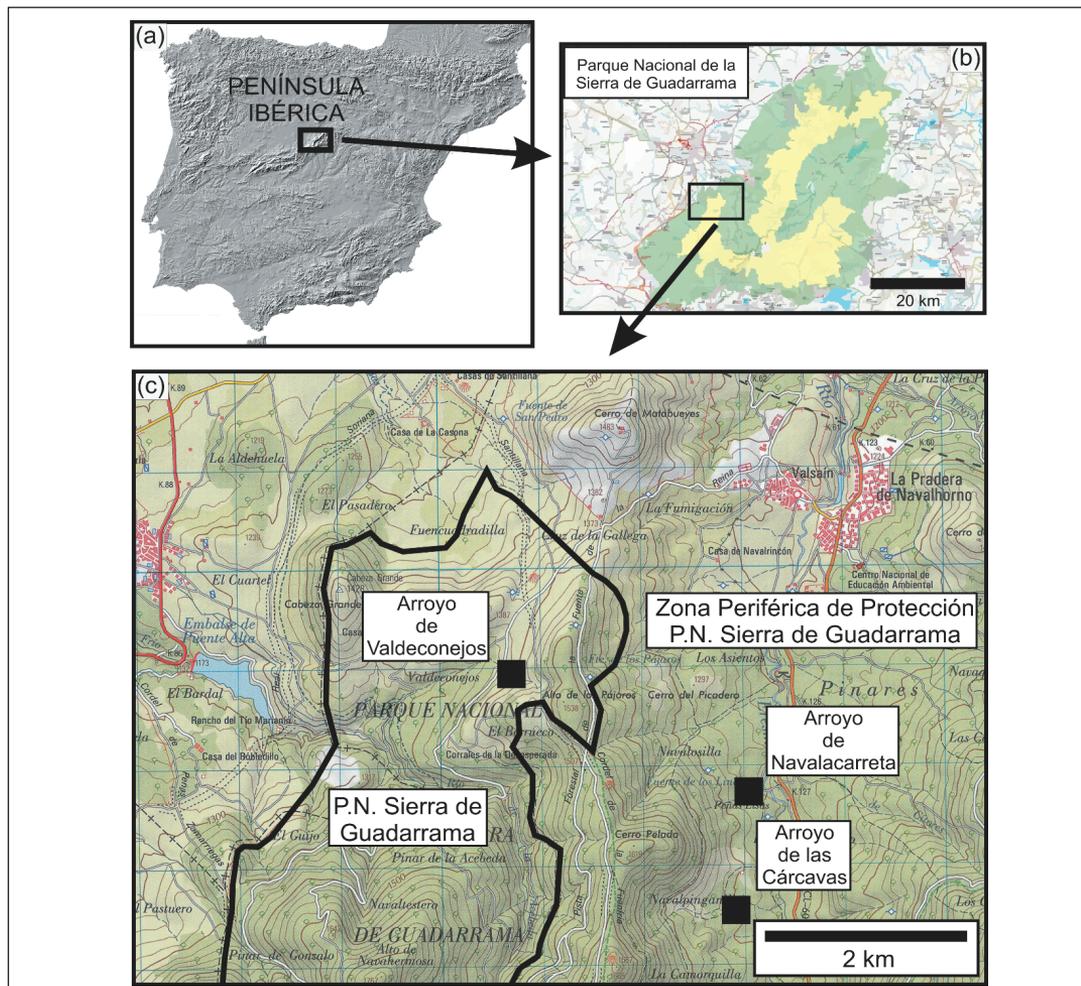


Figure 1. (a) Mapa con la ubicación del parque nacional de la Sierra de Guadarrama en la península Ibérica. (b) Localización del área de estudio entre los límites del parque nacional (en amarillo) y su Área Periférica de Protección (en verde). (c) Mapa detallado del área de estudio, la zona inferior de los Montes de Valsaín, con la posición de las tres turberas estudiadas (cuadrados negros). Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

Figure 1. (a) Location of the Sierra de Guadarrama National Park in the Iberian Peninsula. (b) The study area between the National Park (in yellow) and the Peripheral Protected Area (in green). (c) Detailed map of the study area, the lower stretch of the Valsaín forests, with the location of the three study sites (black squares). Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

donde cabe esperar que se hubieran depositado polen y partículas de carbón microscópico provenientes en su mayor parte de la vegetación situada a unos cientos de metros. La turbera de Valdeconejos, localizada sobre una cresta más expuesta, podría registrar los cambios en la vegetación y los incendios ocurridos a unos kilómetros de distancia.

Por su parte, el parque nacional de Cabañeros ocupa aproximadamente 40.000 ha de los Montes de Toledo, entre las provincias de Toledo y Ciudad Real, en Castilla-La Mancha (Figura 2). Su paisaje se caracteriza por la alternancia de sierras cuarcíticas de moderada altitud (800-1.450 m s.n.m.) y terrenos llanos, denominados localmente rañas, que proceden del relleno sedimentario de antiguos valles con arcillas y cantos de cuarcita durante el Cenozoico. El clima de Cabañeros es típicamente mediterráneo con ciertos matices continentales. La vegetación dominante en Cabañeros es el monte y matorral esclerófilo mediterráneo. La especie arbórea más abundante y ampliamente distribuida es la encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.), tanto en formaciones más o menos densas como en dehesas abiertas, y frecuentemente mezclada con otras especies. De este modo, es común hallar formaciones mixtas de alcornoque (*Quercus suber* L.) y encina en laderas resguardadas de solana con buen desarrollo edáfico por debajo de los 1.000 m s.n.m. En enclaves particularmente cálidos y secos entran en el cortejo del encinar el lentisco (*Pistacia lentiscus* L.) y el mirto (*Myrtus communis* L.), mientras que en umbrías frescas el quejigo (*Quercus faginea* Lam. subsp. *broteroi* (Cout.) A. Camus) establece formaciones mixtas con la encina. Es posible encontrar quejigares puros en algunas umbrías, fondos de valle temporalmente encharcados y zonas de afloramiento de escorrentía sub-superficial en las áreas de contacto entre las laderas de las sierras y la raña. Los melojares (*Quercus pyrenaica*) son dominantes por encima de los 1.000 m s.n.m. y ocupan también el fondo de algunos valles. La vegetación ribereña de Cabañeros es bastante diversa e incluye alisedas (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), fresnedas (*Fraxinus angustifolia* Vahl), o loreras (*Prunus lusitanica* L. subsp. *lusitanica* L.). Mención especial merecen los abedulares (fundamentalmente de *Betula*

pendula subsp. *fontqueri*), que pueden encontrarse en gargantas umbrosas y profundas de las cabeceras de algunos arroyos en las sierras (junto a *Acer monspessulanum* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Ilex aquifolium* L. y *Taxus baccata* L.) y en áreas turbosas (llamadas localmente trampales o bonales) de fondo de valle (600-800 m s.n.m.), donde el denso sotobosque lo dominan *Erica tetralix* L. y *Myrica gale* L.. Las formaciones de matorral son variadas y ocupan una superficie muy notable del parque nacional: mancha mediterránea (*Arbutus unedo* L., *Erica arborea* L., *Erica australis* L., *Erica scoparia* L., *Rhamnus alaternus* L., *Phillyrea angustifolia* L., *Pistacia terebinthus* L., *Viburnum tinus* L., *Cistus ladanifer* L., *Cistus populifolius* L.), escobonal (*Cytisus*), brezal-jaral (*Erica*, *Cistus*), cantuesares (*Salvia rosmarinus* (L.) Schleid. (= *Rosmarinus officinalis* L.), *Thymus mastichina* L., *Lavandula pedunculata* (Mill.) Cav.) y brezales higrófilos (*Erica tetralix*, *Erica scoparia*, *Erica lusitanica* Rudolphi, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Genista anglica* L., *Genista tinctoria* L., *Myrica gale*). El lector interesado en ampliar detalles puede consultar el trabajo de PEREA *et al.* (2015). Tras una exhaustiva exploración de los trampales sitios en el parque nacional de Cabañeros, seleccionamos los trampales de Las Viñuelas (39°22'28" N, 004°29'18" O, 750 m s.n.m.) y El Brezoso (39°20'55" N, 004°21'43" O, 730 m s.n.m.) para su sondeo y posterior estudio por la potencia de sus depósitos turbosos, su buen estado de conservación y sus características ecológicas (Figura 2; MORALES-MOLINO *et al.* 2018, 2019). Ambos trampales se sitúan en el fondo de los valles de los arroyos homónimos, reciben fundamentalmente aporte de agua freática, ocupan una superficie reducida (Las Viñuelas: 600 m²; El Brezoso: 1.5 ha) y se encuentran rodeados por melojares abiertos de fondo de valle. Considerando su pequeño tamaño y su ubicación en el fondo de valles relativamente angostos, cabe esperar que los trampales estudiados hayan registrado fundamentalmente los cambios en la vegetación de un entorno relativamente próximo (de varios cientos de metros a unos pocos kilómetros). Actualmente no hay abedules en ninguno de los dos trampales de manera natural, aunque recientemente se han plantado algunos pies de abedul en las orillas del arroyo de El Brezoso con el objetivo de recuperar su vegetación ribereña.

Toma de muestras y cronología

En las turberas estudiadas, muestreamos las secuencias sedimentarias hasta llegar a la roca madre con una sonda rusa. La potencia de los depósitos estudiados fue la siguiente: 149 cm en Las Cárcavas, 135 cm en Navalacarreeta, 203 cm en Valdeconejos (aunq solo los 147 cm superiores

contuvieron polen fósil), 175 cm en El Brezoso y 140 cm en Las Viñuelas. Los testigos se conservaron en una cámara frigorífica a 4°C hasta su posterior procesado en el laboratorio. La cronología de las secuencias estudiadas se estableció mediante la datación radiocarbónica de macrofósiles de plantas terrestres y turba (Tablas 1-3), la calibración de las edades obtenidas (REIMER

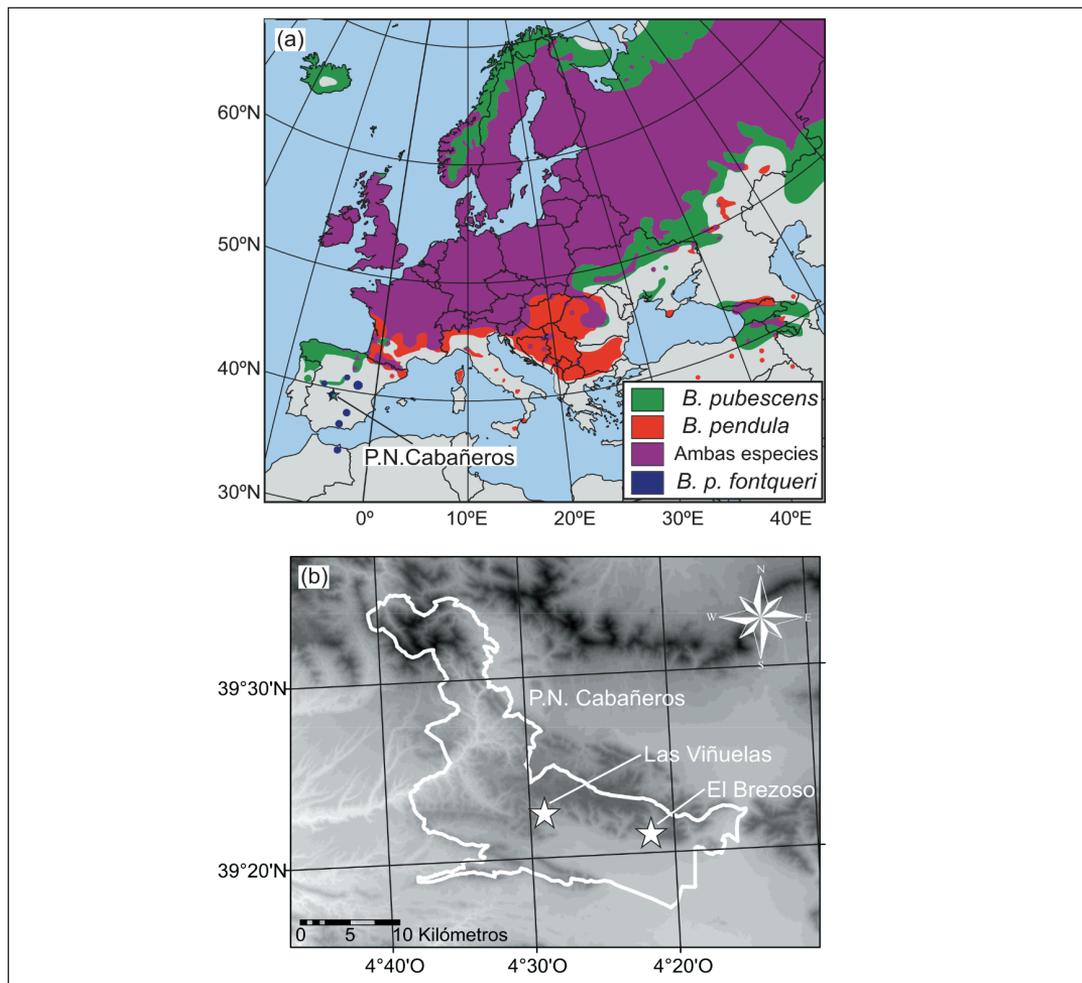


Figura 2. (a) Localización del parque nacional de Cabañeros en el límite suroccidental del género *Betula* en Europa. Distribución natural de las especies arbóreas de abedul en el Paleártico occidental. La estrella señala la ubicación de Cabañeros en el centro de España. **(b)** Situación de los trampales de Las Viñuelas y El Brezoso en el parque nacional de Cabañeros (estrellas blancas). Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

Figure 2. (a) Location of the Cabañeros National Park at the southwestern limit of the distribution range of *Betula* in Europe. Native distribution range of tree birch species in the western Palaearctic. The star denotes the location of Cabañeros in central Spain. **(b)** Location of the Las Viñuelas and El Brezoso mires in the Cabañeros National Park (white stars). Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

et al. 2013; HUA et al. 2013) y la modelización de la relación entre edad calibrada y profundidad mediante técnicas estadísticas clásicas (“clam 2.2” en R; BLAAUW 2010) y bayesianas (“Bacon 2.3.6” en R; BLAAUW & CHRISTEN 2011; véanse MORALES-MOLINO et al. 2017, 2018, 2019 para más detalles).

Análisis paleoecológicos

En el laboratorio, preparamos muestras de 0,5-1 cm³ de sedimento (turba) para su posterior análisis palinológico siguiendo protocolos es-

tandarizados (FAEGRI & IVERSEN 1989). En total analizamos 40 muestras de Cárcavas, 38 de Navalacarreta, 44 de Valdeconejos, 68 de El Brezoso y 67 de Las Viñuelas (58 de ellas correspondientes al periodo principal de estudio en Cabañeros, los últimos 4.000 años). Al inicio del tratamiento, añadimos una cantidad conocida de esporas de *Lycopodium* para estimar la concentración polínica (STOCKMARR 1971). Posteriormente, identificamos y cuantificamos los granos de polen y las esporas utilizando un microscopio óptico de luz transmitida, habitualmente a 400x, con ayuda de claves de

Turbera	Código del laboratorio	Profundidad (cm)	Material	Edad ¹⁴ C (años ¹⁴ C BP)	Edad calibrada (años cal. BP, intervalo de confianza del 95.4%)
CAR	UBA-26703	62-63	Escamas seminíferas de <i>Pinus sylvestris</i> , peridermis de conífera, corteza	280 ± 25	159-433
	UBA-29826	100-104	Acículas de <i>Pinus</i> , peridermis de conífera	1850 ± 30	1715-1865
	UBA-26704	110	Ramilla de <i>Pinus</i>	1860 ± 35	1714-1875
	UBA-25290	136	Madera tipo <i>Pinus sylvestris</i>	1850 ± 35	Rechazada
	UBA-25291	145-146	Turba limosa	2320 ± 30	2184-2376
NVC	UBA-26705	80	Madera tipo <i>Pinus sylvestris</i>	480 ± 25	502-537
	UBA-25292	121-122	Madera tipo <i>Pinus sylvestris</i>	610 ± 30	547-654
	UBA-26706	126-127	Madera y carbón tipo <i>Pinus sylvestris</i>	680 ± 30	561-680
	UBA-29825	130-134	Carbón	5150 ± 35	Rechazada
	UBA-25293	133-134	Turba limosa	2350 ± 30	Rechazada
VDC	UBA-26699	32-33	Turba	102.5 ± 0.3 pMC	-6.9/-5.4
	UBA-26700	62-63	Turba	40 ± 25	-5/254
	UBA-26701	100-101	Turba	130 ± 30	9-275
	UBA-25288	116-117	Turba	380 ± 35	316-508
	UBA-26702	130-131	Turba limosa	150 ± 30	Rechazada
	UBA-29831	140-146	Carbón	3220 ± 30	Rechazada
	UBA-25289	146-147	Limo	1960 ± 35	Rechazada

Tabla 1. Dataciones radiocarbónicas de las turberas estudiadas en el P.N. de la Sierra de Guadarrama –Arroyo de las Cárcavas (CAR), Arroyo de Navalacarreta (NAV) y Arroyo de Valdeconejos (VDC)-, calibradas utilizando los programas CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/) y CALIBomb (www.calib.org/CALIBomb/). Véase MORALES-MOLINO et al. (2017) para más detalles.

Table 1. Radiocarbon dates from the three study sites in the Sierra de Guadarrama National Park –Arroyo de las Cárcavas (CAR), Arroyo de Navalacarreta (NVC) and Arroyo de Valdeconejos (VDC)-, calibrated CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/) y CALIBomb (www.calib.org/CALIBomb/). See MORALES-MOLINO et al. (2017) for details.

Código del laboratorio	Profundidad (cm)	Material	Edad ¹⁴ C (años ¹⁴ C BP)	Edad calibrada (años cal. BP, intervalo de confianza del 95.4%)
Superficie	0	Techo de la secuencia		-64
BE-4641	12-16	Ramillas de angiosperma	20 ± 20	-6-239
BE-4640	34-36	Ramilla carbonizada	160 ± 20	-5-283
BE-4639	56-58	Hojas carbonizadas de <i>Erica</i> , ramilla carbonizada	550 ± 20	524-630
BE-4638	80-82	Hojas y flores carbonizadas de <i>Erica</i>	1210 ± 20	1065-1224
BE-5519	98-100	Hojas, frutos y ramillas carbonizados de <i>Erica</i>	2840 ± 20	2873-3001
BE-4637	110-112	Ramilla carbonizada	3340 ± 20	3484-3637
BE-5520	122-124	Peridermis, fragmentos de hoja, semillas de <i>Carex</i>	750 ± 20	Rechazada
UB-26709	130-132	Ramilla carbonizada, corteza	3440 ± 45	3592-3831
UB-26708	170-173	Carbón, corteza, otros macrorrestos de plantas terrestres	3610 ± 35	3834-4068
UB-26707	172-173	Turba	3620 ± 35	3839-4074

Tabla 2. Dataciones radiocarbónicas de la secuencia de la turbera de El Brezoso (P.N. de Cabañeros), calibradas utilizando los programas CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/) y CALIBomb (www.calib.org/CALIBomb/). Véanse MORALES-MOLINO *et al.* (2018, 2019) para más detalles.

Table 2. Radiocarbon dates from the El Brezoso mire peat sequence (Cabañeros National Park), converted to calendar years using the programs CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/) and CALIBomb (www.calib.org/CALIBomb/). See MORALES-MOLINO *et al.* (2018, 2019) for details.

Código del laboratorio	Profundidad (cm)	Material	Edad ¹⁴ C (años ¹⁴ C BP)	Edad calibrada (años cal. BP, intervalo de confianza del 95.4%)
Superficie	0	Techo de la secuencia		-65
UBA-33688	27	Turba	120 ± 30	11-271
UBA-33689	53	Turba	280 ± 30	155-452
UBA-33690	73	Turba	950 ± 40	768-934
UBA-34533	94	Turba	2190 ± 35	2118-2317
UBA-33691	99	Turba	2530 ± 50	2439-2753
UBA-33692	113	Sedimento orgánico	2130 ± 30	Rechazada
UBA-33693	127	Turba limosa	4670 ± 40	5312-5575
BE-4642	136-138	Carbón	6960 ± 55	7681-7929

Tabla 3. Dataciones radiocarbónicas de la secuencia de la turbera de Las Viñuelas (P.N. de Cabañeros), calibradas utilizando el programa CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/). Véase MORALES-MOLINO *et al.* (2019) para más detalles.

Table 3. Radiocarbon dates from the sedimentary sequence of Las Viñuelas mire (Cabañeros National Park), calibrated using the program CALIB 7.1 (www.calib.org/calib/). See MORALES-MOLINO *et al.* (2019) for details.

determinación (p. ej. BEUG 2004), atlas fotográficos (p. ej. REILLE 1992) y colecciones de referencia (universidades de Berna y Burdeos). En general, alcanzamos una suma mínima por muestra de 300 granos de polen terrestre, con respecto a la cual calculamos los porcentajes de los diferentes tipos polínicos. En las mismas muestras, identificamos y contamos las esporas de hongos coprófilos obligados (sobre todo *Sporormiella*, *Sordaria*, *Podospora*), los estomas de coníferas y las partículas microscópicas de carbón (>10 µm), siguiendo métodos habitualmente empleados (p. ej. TINNER & HU 2003; FINSINGER & TINNER 2005; BAKER *et al.* 2013; AMMANN *et al.* 2014). La tasa de deposición de esporas de hongos coprófilos es un buen estimador de la densidad de herbívoros (p. ej. BAKER *et al.* 2016), mientras que la de partículas microscópicas de carbón informa sobre los incendios ocurridos a escalas locales y regionales (p. ej. ADOLF *et al.* 2018). El hallazgo de estomas de coníferas se relaciona con la presencia de éstas en el entorno del sitio estudiado (AMMANN *et al.* 2014)

Análisis estadísticos

Los resultados de los análisis palinológicos se han representado en diagramas estratigráficos. Para facilitar la identificación de los cambios acaecidos en la vegetación a través del tiempo, se han delimitado zonas polínicas locales, estadísticamente diferenciables (BIRKS & GORDON 1985; BENNETT 1996). Además, en las secuencias de Cabañeros se han llevado a cabo análisis multivariantes de ordenación (RDA y partición de la varianza) para detectar la posible presencia de gradientes ambientales y cuantificar la respuesta de las distintas especies a cambios en los principales factores ecológicos cuya incidencia puede reconstruirse a partir del registro paleoambiental, es decir, la herbivoría y el fuego. Para evaluar la existencia de posibles diferencias de diversidad florística entre los pinares y los melojares de la sierra de Guadarrama a través del tiempo, así como para investigar si los cambios en el uso del territorio han podido afectar a este parámetro, calculamos una serie de índices de diversidad polínica (PRI, PIE, DE-PRI; COLOMBAROLI & TINNER 2013).

RESULTADOS

Sierra de Guadarrama

La secuencia de Cárcavas muestra que el pinar de *Pinus sylvestris* ha dominado durante los últimos 2.500 años, ya que las abundancias de polen de *Pinus* son muy altas (70-90%) y el registro de estomas de pino es casi continuo desde aproximadamente 150 a.C. (Figura 3). La secuencia de carbón microscópico refleja tres fases con mayores incidencias de fuegos: 400 a.C.-150 d.C., 850 d.C. y 1650-1900 d.C. (Figura 3). El registro de Navalacarreta también indica una dominancia clara del pinar (70-90% de polen de *Pinus* y presencia constante de estomas de pino). La mayor resolución temporal de este registro (19±12 años en Navalacarreta frente a 61±44 años en Cárcavas) permite explorar con más detalle el impacto de los cambios en la gestión durante los últimos siglos sobre la dinámica del pinar. Al principio de la secuencia (véase MORALES-MOLINO *et al.* 2017), entre 1300 y 1330 d.C., además de la dominancia del pinar albar cabe destacar la presencia significativa de abedul (*Betula*), probablemente en las riberas de los arroyos próximos. La incidencia del fuego y la herbivoría fueron importantes entre aproximadamente 1300 y 1550 d.C., particularmente entre 1300 y 1400 d.C., probablemente relacionadas con situaciones de alternancia *Pinus*-Poaceae. El pastoreo también aumentó ligeramente durante el último periodo si atendemos a las tasas de acumulación de esporas de hongos coprófilos (Figura 5). Es importante comentar que ambos registros sugieren una densificación del pinar durante los últimos siglos habida cuenta de los crecientes porcentajes de polen de pino.

La secuencia de Valdeconejos muestra un paisaje vegetal mucho más cambiante (seis zonas polínicas; Figura 4) que se podría resumir en una primera fase de notable desarrollo del melojar (VDC-1: 1350-1600 d.C.), una segunda caracterizada por el retroceso del melojar y la expansión de pastizales (VDC-2. 1600-1940 d.C.), y una tercera de oscilaciones notables dentro de un marco general de expansión del pinar (VDC-3-VDC-6: 1940-2014 d.C.). El fuego se mantiene en niveles moderados durante la mayor parte de la secuencia, aunque es destacable una mayor incidencia entre aproxima-

gura 5). En este caso, la equidad sí parece afectar notablemente la diversidad polínica en periodos particularmente arbolados (1350-1700 d.C., 1940-2014 d.C.), ya que PRI y DE-PRI divergen. Por ejemplo, PRI es bastante estable en torno a 30 mientras que DE-PRI comienza en torno a 25 y asciende hasta cerca de 30 a medida que el polen del tipo *Quercus pyrenaica* decrece. Posteriormente, ambos índices decrecen hasta <25 en torno a 1780 d.C., cuando ambas curvas comienzan a divergir de nuevo: mientras PRI continúa cayendo hasta llegar a <15, DE-PRI oscila en torno a 25, lo

cual puede explicarse por la creciente dominancia del polen de *Pinus* (Figura 5). El lector interesado en conocer más detalles sobre la historia de la vegetación en la sierra de Guadarrama puede consultar MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

Cabañeros

Alrededor del trampal de Las Viñuelas, los brezales y jarales fueron la vegetación más entendida entre 4.000 y 2.100 años cal. BP (BP = 'before present', con el presente establecido en 1950 d.C.), en

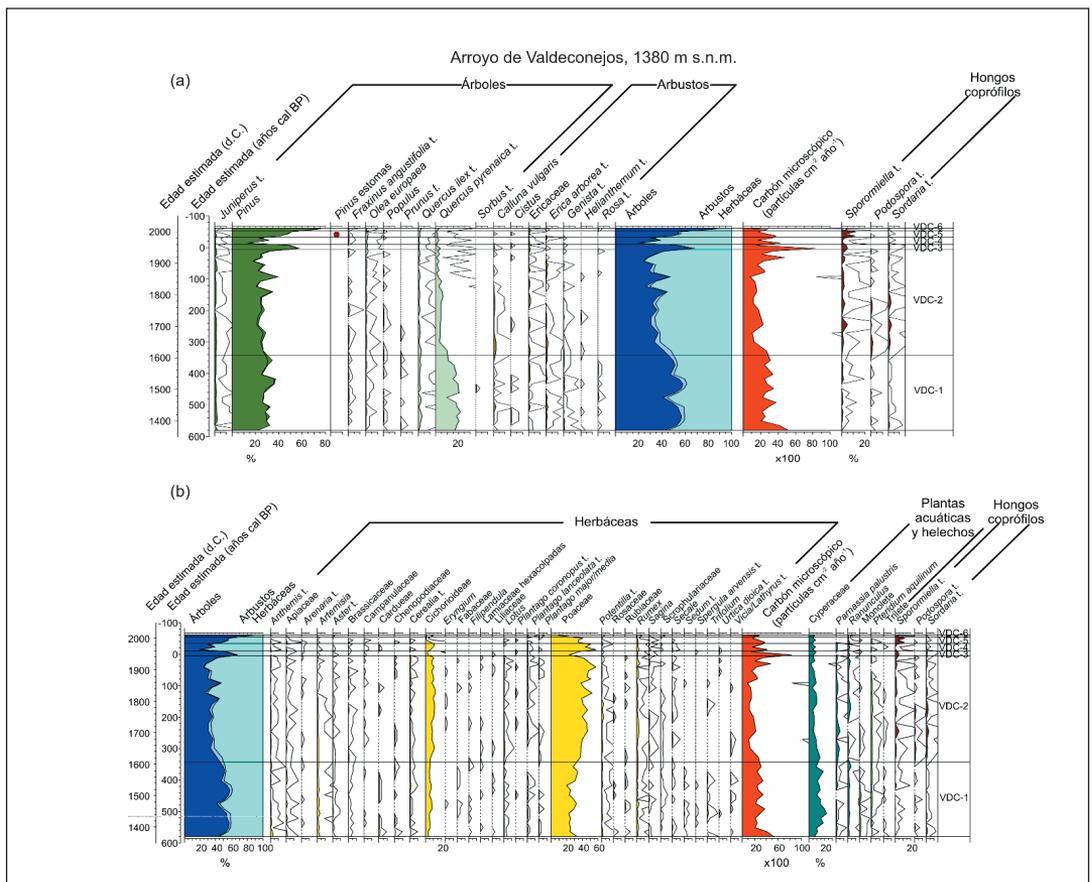


Figura 4. Diagrama resumido de la secuencia del Arroyo de Valdeconejos: porcentajes de polen y esporas, y tasas de acumulación de partículas microscópicas de carbón. (a) Árboles, arbustos, carbón microscópico y esporas de hongos coprófilos. (b) Herbáceas, carbón microscópico, plantas acuáticas y de humedales, helechos y hongos coprófilos. Las curvas vacías de color representan una exageración de 10x. Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

Figure 4. Summary diagram of the Arroyo de Valdeconejos sequence: pollen and spore percentages, and charcoal accumulation rates. (a) Trees, shrubs, microscopic charcoal and dung fungal spores. (b) Upland herbs, microscopic charcoal, aquatic and wetland plants, ferns and dung fungal spores. Hollow curves represent 10x exaggerations. Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

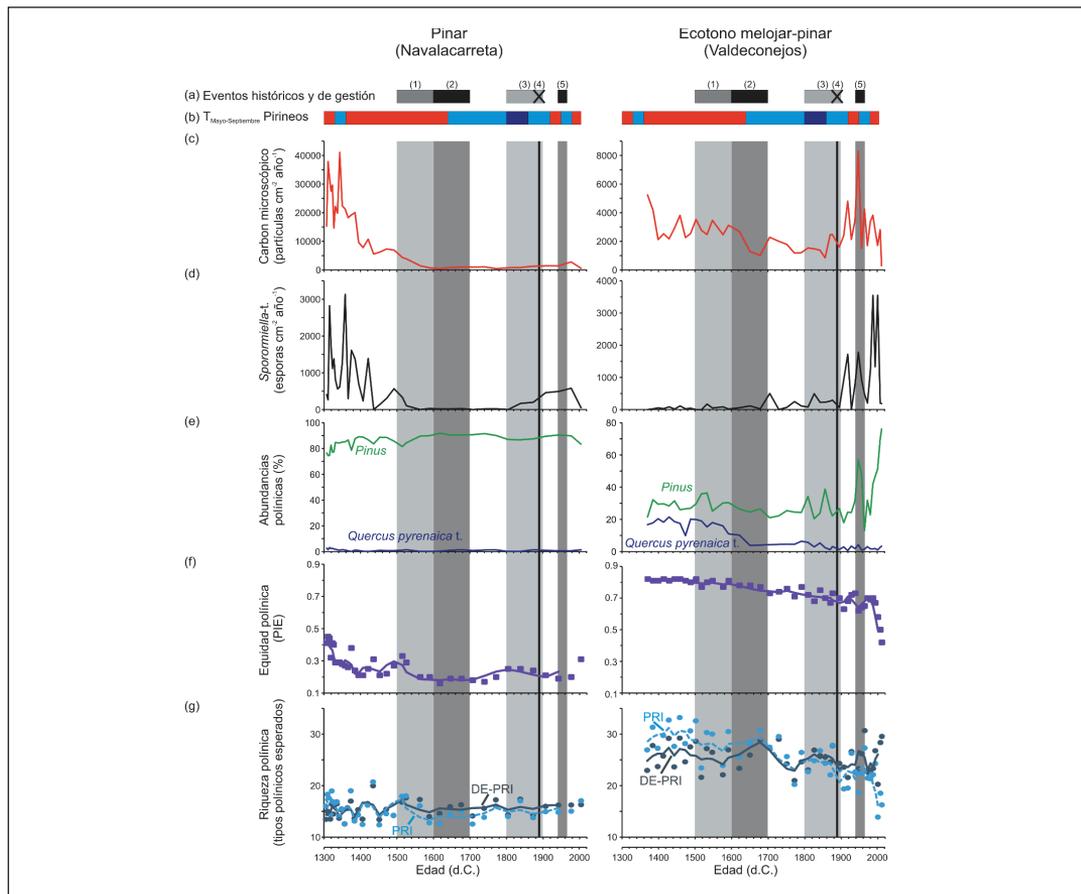


Figure 5. Factores históricos, climáticos y ecológicos relacionados con la dinámica de los ecosistemas forestales del parque nacional de la Sierra de Guadarrama. **(a)** Eventos históricamente documentados concernientes al aprovechamiento y la gestión de los Montes de Valsaín (MANUEL-VALDÉS 1997). (1) Arrendamiento de los pastos y las leñas de melojar; creciente presencia de la Corona Española y consiguiente incremento poblacional. (2) Desaparición de algunas matas de melojar. (3) Expansión del pinar albar sustituyendo al melojar. (4) Comienzo de la ordenación forestal. (5) Incendios y cortas extraordinarias posteriores a la Guerra Civil documentados en el entorno de Valdeconejos. **(b)** Anomalías en las temperaturas estivales en los Pirineos reconstruidas a partir de anillos de crecimiento de coníferas (DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012): muy frías (azul oscuro), frías (azul claro) y cálidas (rojo). **(c)** Tasa de acumulación de partículas microscópicas de carbón como informador de la incidencia del fuego. **(d)** Tasa de acumulación de esporas de *Sporormiella* como informador de actividad ganadera en el entorno de las turberas estudiadas. **(e)** Porcentajes de polen de las principales especies arbóreas de la sierra de Guadarrama: *Pinus* (verde) y *Quercus pyrenaica t.* (azul) como indicadores de la dinámica forestal. **(f)** Equidad polínica estimada mediante la probabilidad de hallazgo interespecífico (PIE), y **(g)** riqueza polínica (PRI, azul claro) junto con la diversidad polínica sin el efecto de la equidad (DE-PRI, azul oscuro), como estimadores de diversidad florística. Se ha añadido una media móvil de tres puntos para identificar mejor las tendencias en equidad y diversidad polínicas. Apréciense las diferentes escalas en los ejes de ordenadas de los gráficos (c)-(e). Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

Figure 5. Historical, climatic and ecological drivers of vegetation change in the forest ecosystems of the Sierra de Guadarrama National Park. **(a)** Historically-documented land-use and management-related events (MANUEL-VALDÉS 1997). (1) Leasing of pastures and oak firewood; increasing presence of the Spanish Crown and subsequent population increase. (2) Disappearance of some oak stands. (3) Pine forest expansion at the expense of oak woodlands. (4) Start of planned forest management. (5) Documented fires near Valdeconejos and post-Spanish Civil War extraordinary cuttings. **(b)** Summer temperature anomalies in the Pyrenees reconstructed from conifer tree-rings (DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012): very cold (dark blue), cold (light blue) and warm (red). **(c)** Microscopic charcoal accumulation rate (CHAR) as a proxy for fire activity. **(d)** *Sporormiella* influx as a proxy for local grazing activities around the study sites. **(e)** Pollen percentages of the main trees in the Guadarrama Mountains: *Pinus* (green) and *Quercus pyrenaica t.* (blue) as indicators of forest dynamics. **(f)** Pollen evenness as estimated by the probability of interspecific encountering (PIE), and **(g)** palynological richness (PRI, light blue) along with evenness-detrended palynological richness (DE-PRI, dark blue), as proxies for plant diversity. Three-point moving averages were drawn to discern the main temporal trends in pollen evenness and palynological richness. Note the different scales of Y axes in plots (c)-(e). Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

concreto brezales húmedos de *Erica scoparia* y *Erica tetralix* en el propio trampal y mancha mediterránea (*Erica arborea*, *Erica australis*, *Arbutus unedo*, *Phillyrea*, *Cistus*) en las laderas próximas (VIÑ-2; Figura 6). Las únicas especies arbóreas con cierta importancia en el paisaje fueron melojos (*Quercus pyrenaica*), quejigos (*Quercus faginea*) y encinas (*Quercus ilex*). Aunque individuos aislados de abedul (probablemente *Betula pendula* subsp. *fontqueri*) debieron de estar presentes desde 3.100 e incluso quizá 3.900 años cal. BP, la población no se expandió hasta 2.800 años cal. BP. La moderada abundancia de *Sphagnum* sugiere cierto desarrollo del trampal (Figura 7). Posteriormente, los abedulares dominaron en los suelos húmedos del fondo del valle de Las Viñuelas entre 2.100 y 900 años cal. BP (VIÑ-3), con brezales húmedos (*Erica scoparia*, *Erica tetralix*) en el sotobosque. El incremento de *Sphagnum* indica que el trampal se expandió también durante esta fase. Hace unos 1.000 años, melojos y quejigos comenzaron a sustituir a los abedules. Por su parte, en las laderas se habría dado: (i) jarales-brezales con *Quercus caducifolios* salpicados; o (ii) bosquetes de robles y encinas, pastizales y matorrales formando un mosaico. Por último, desde 900 años cal. BP hasta la actualidad (VIÑ-4), el melojar/quejigar ha dominado en el valle de Las Viñuelas, mientras que los alcornoques (*Quercus suber*) y las encinas (*Quercus ilex*) se han expandido ligeramente en las laderas próximas. Las jaras y los brezos han continuado siendo las principales especies de matorral. Por el contrario, los abedules han ido perdiendo importancia paulatinamente en el paisaje durante el último milenio hasta desaparecer en fechas relativamente recientes. Cabe resaltar también el declive de *Sphagnum* entre 1.000 y 700 años cal. BP, lo que apunta a una retracción y/o degradación del trampal. Esta fase está marcada también por la expansión de una serie de plantas resistentes a las perturbaciones (p. ej. Cichorioideae, *Plantago*, *Rumex*). Con respecto a los cultivos, hemos detectado solamente algunos granos aislados de polen de cereal (Cerealia) durante los últimos 400 años y un aumento muy acusado en el cultivo regional del olivo (*Olea europaea*) durante el último siglo.

La secuencia polínica del trampal de El Brezoso registra una dinámica vegetal más compleja, ya que cuenta con hasta diez zonas polínicas locales. Entre 4.000 y 3.800 años cal. BP, los brezales

higrófilos (*Erica scoparia*, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*) junto con prados juncales (Poaceae, Cyperaceae), tapices de *Sphagnum* y algunos ejemplares de *Myrica gale* fueron la vegetación dominante en la turbera (BRE-1; Figura 6). Algunos abedules y sargas (*Salix*) crecían en las riberas del arroyo de El Brezoso o en las márgenes del propio trampal. Por su parte, un monte mediterráneo abierto o un mosaico similar al descrito para Las Viñuelas, con bosquetes de *Quercus*, matorrales y pastizales, habría cubierto las laderas próximas. Los diferentes *Quercus* habrían ocupado hábitats similares a la actualidad, es decir, quejigos y melojos en fondos de valle y laderas de umbría con mayor humedad y temperaturas más frescas, mientras encinas y alcornoques habrían ocupado sitios más secos con suelos menos desarrollados. No podemos descartar la presencia de algunas pequeñas poblaciones de pino en los crestones cuarcíticos de las sierras próximas. Los arbustos más frecuentes en las formaciones de matorral o en el sotobosque del bosque mediterráneo habrían sido *Erica* y *Cistus*. El bosque mediterráneo se expandió ligeramente entre 3.800 y 3.400 años cal. BP (BRE-2), sobre todo ligada los *Quercus caducifolios* y en menor medida de los perennifolios. Éstos sustituyeron a formaciones más higrófilas (*Betula*, *Erica scoparia*, Cyperaceae, *Sphagnum*), mientras la población local de *Myrica gale* se expandió. Hace unos 3.400 años se produjo una sustitución gradual de los brezales y pastizales (BRE-3a) por el monte esclerófilo mediterráneo (*Quercus ilex*, *Quercus suber*, *Cistus*, *Erica australis*, *Phillyrea*), pero inmediatamente después, hace unos 3.300 años, comunidades típicas de trampales como abedulares, brezales higrófilos, tapices de *Sphagnum* y prados juncales se expandieron. Dichas comunidades higrófilas persistieron entre 3.050 y 2.150 años cal. BP (BRE-3b), con una representación máxima de *Myrica gale* en torno a 2.500 años cal. BP.

Entre 2.150 y 800 años cal. BP (BRE-4), los pastizales (Poaceae, *Rumex*, Asteraceae, *Plantago*) y los prados juncales (Cyperaceae, *Potentilla*) sustituyeron a los abedulares y brezales higrófilos con mirto de Brabante (*Myrica gale*). La caída notable en la abundancia de *Sphagnum* hace 850 años sugiere una degradación o retracción del trampal. El cultivo de cereales alrededor del trampal comenzó en torno a 1300-1050 años cal. BP, mientras que el

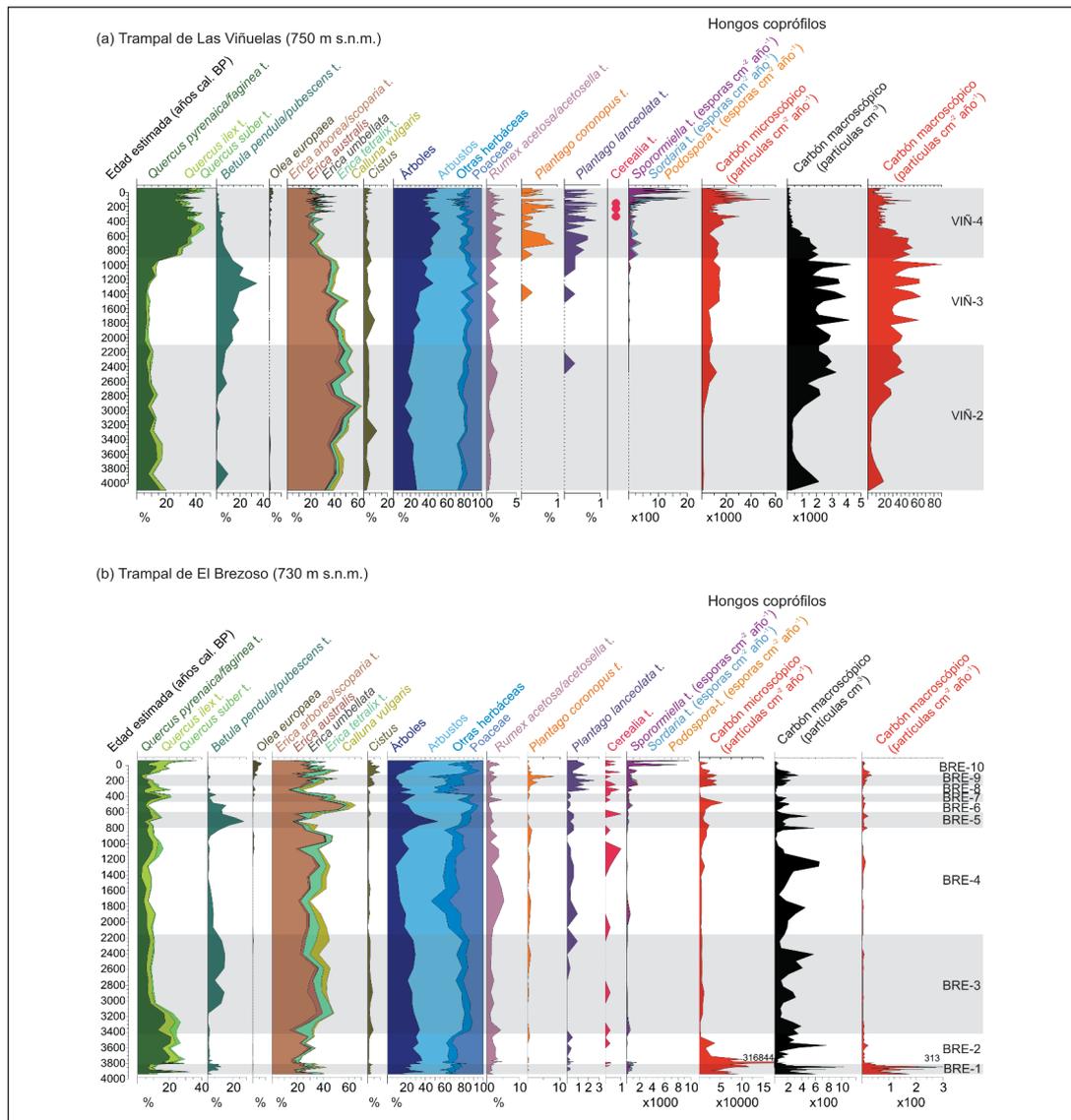


Figura 6. Diagramas polínicos resumidos de los tremedales estudiados en el parque nacional de Cabañeros. **(a)** Trampal de Las Viñuelas. **(b)** Trampal de El Brezoso. Las abundancias de los distintos tipos polínicos son sus porcentajes calculados con respecto a la suma de granos de polen de plantas terrestres. Los hongos coprófilos (*Sporormiella* t., *Sordaria* t., *Podospora* t.) y el carbón microscópico se expresan como tasas de acumulación de esporas y partículas de carbón, respectivamente. Para el carbón macroscópico se muestran tanto las tasas de acumulación como las concentraciones. Abreviaturas: años cal. BP = años calibrados (= de calendario) antes de 1950 d.C.; t. = tipo polínico o tipo de espora; BRE- y VIÑ- = zonas estadísticamente significativas identificadas en la secuencia polínica. Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

Figure 6. Summary pollen diagrams from the study sites in the Cabañeros National Park. **(a)** Trampal de Las Viñuelas. **(b)** Trampal de El Brezoso. Abundances of pollen types are shown as percentages of the terrestrial pollen sum. Abundances of obligate coprophilous fungi (*Sporormiella* t., *Sordaria* t., *Podospora* t.) and microscopic charcoal are plotted as influxes of spores and charcoal particles respectively. Both concentrations and influxes of macroscopic charcoal are plotted. Abbreviations: años cal. BP = calibrated (= calendar) years before AD 1950; t. = pollen or spore type; BRE- y VIÑ- = statistically significant local pollen assemblage zones. Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

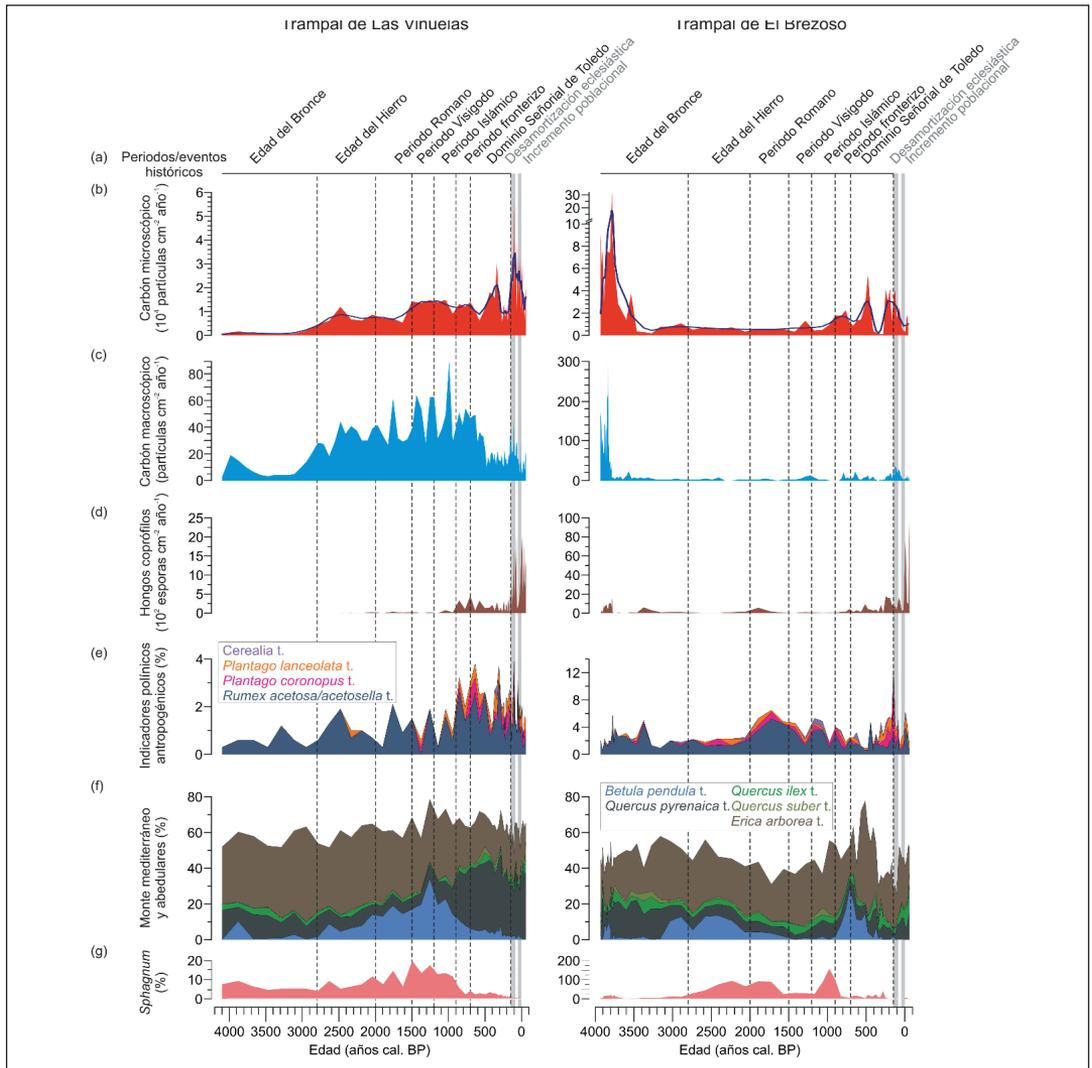


Figura 7. Cambios acaecidos en la vegetación del parque nacional de Cabañeros durante los últimos 4.000 años con respecto a los periodos y eventos históricos con un impacto en el aprovechamiento del territorio. **(a)** Principales periodos y eventos históricos regionales. **(b, c)** Tasas de acumulación de carbón microscópico y macroscópico, respectivamente, relacionadas con los incendios que han afectado a la región. **(d)** Tasa de acumulación de esporas de hongos coprófilos obligados, indicativa de la densidad de herbívoros en torno a los trampales estudiados. **(e)** Abundancias relativas de los principales tipos polínicos relacionados con actividades humanas, fundamentalmente prácticas agrícolas y ganaderas. **(f)** Abundancias relativas de los principales taxones leñosos que conforman el monte mediterráneo, así como de los abedules. **(g)** Abundancia de esporas del musgo *Sphagnum*, habitualmente abundante en turberas ácidas, expresada también como porcentaje de la suma de granos de polen de plantas terrestres. Abreviaturas: años cal. BP = años calibrados (= de calendario) antes de 1950 d.C.; t. = tipo polínico. Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

Figure 7. Vegetation changes occurred in the Cabañeros National Park during the past 4000 years in relation to major historical periods and events with a significant influence on land use. **(a)** Main regional historical periods and events. **(b, c)** Microscopic and macroscopic charcoal influxes, proxies for regional fires. **(d)** Dung fungal spore influxes, proxy for herbivore densities around the studied mires. **(e)** Relative abundances of the main pollen types related to human activities, mostly farming. **(f)** Relative abundances of the main Woody taxa of the Mediterranean woodlands, as well as birch. **(g)** Abundances of *Sphagnum* spores, a moss typical of acidic mires and bogs, as percentages of the terrestrial pollen sum. Abbreviations: años cal. BP = calibrated (= calendar) years before AD 1950; t. = pollen or spore type. Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

cultivo del castaño empezó en la región hace 1700 años. En torno a 800 años cal. BP, los bosques ribereños con abedules, sauces y mirtos de Brabante se recuperaron, sustituyendo parcialmente a los prados juncales (BRE-5). Entre 600 y 450 años cal. BP (BRE-6), los brezales sustituyeron a los abedulares y al monte mediterráneo (melojos, quejigos, encinas, alcornoques), que posteriormente se recuperó entre 450 y 350 años cal. BP (BRE-7). Los abedules desaparecieron en esta fase, durante la cual se establecieron cultivos de cereal cerca del trampal. Entre 350 y 250 años cal. BP se produjo una sustitución de los brezales y robledales de fondo de valle por pastizales (BRE-8). Los matorrales con jaras, brezos y labiadas (p. ej. cantueso, tomillos) como elementos dominantes siguieron expandiéndose durante los siguientes 150 años, probablemente por la deforestación del monte mediterráneo (BRE-9). En el trampal, los brezales higrófilos (*Erica scoparia*, *Erica tetralix*) se expandieron mientras *Sphagnum* prácticamente desapareció. Hace unos 250 años, el cultivo del olivo comenzó a aumentar significativamente. Finalmente, desde 150 años cal. BP el monte mediterráneo se ha recuperado de manera notable, sobre todo en las últimas décadas, aunque los matorrales han continuado siendo muy importantes en el paisaje circundante.

En cuanto a los incendios, el registro de carbón microscópico del trampal de Las Viñuelas sugiere una incidencia creciente del fuego desde aproximadamente 3.100 años cal. BP, con valores moderados entre 2.700 y 700 años cal. BP, un incremento notable entre 1.700 y 1.500 años cal. BP, y varios máximos datados en 2.500, 2.000, 1.500-1.100 y 900-700 años cal. BP (Figuras 6, 7). Posteriormente, se produjo una alternancia entre periodos con alta (600-300 años cal. BP y 150 años cal. BP-1960 d.C.) y moderada incidencia del fuego. El análisis de partículas macroscópicas de carbón muestra grandes picos en la acumulación de carbón en torno a 1.750, 1.450, 1.250-1.200, 1.000, 850, 750 y 100 años cal. BP, probablemente relacionados con incendios a escasa distancia del trampal. Alrededor de El Brezoso, la mayor incidencia del fuego se produjo sobre 3.800, 3.500, 900-800, 500 y 250-100 años cal. BP según el carbón microscópico (Figuras 6, 7). El registro de partículas de carbón macroscópico sugiere que hubo incendios en las inmediaciones del trampal

alrededor de 3.550, 800, 650, 150 y 100 años cal. BP. El registro de esporas de hongos coprófilos indica que el pastoreo fue limitado en el trampal de Las Viñuelas entre 2.050 y 850 años cal. BP (Figuras 6, 7). Desde este momento hasta 200 años cal. BP, la herbivoría fue notable en el entorno del trampal. La carga pastante comenzó a aumentar de manera acusada entonces y ha sido especialmente alta durante los últimos 100 años, sobre todo en las últimas décadas. En las inmediaciones del trampal de El Brezoso, se detecta cierta herbivoría hace ya unos 3.900-3.800 años. El pastoreo no fue demasiado intenso hasta 850 años cal. BP, momento desde el que ha seguido una tendencia creciente particularmente acentuada en las últimas décadas (Figuras 6, 7).

Las partículas microscópicas de carbón y las esporas de hongos coprófilos explican por separado un 3,6% ($P = 0,011$) y 7,7% ($P = 0,002$), respectivamente, de la variación del registro polínico de Las Viñuelas (en conjunto el 16,8%, $P = 0,001$). El carbón microscópico se correlaciona positivamente con varias plantas resistentes a las perturbaciones y adaptadas al pastoreo (*Asteraceae*, *Rumex*, *Plantago*) y árboles resilientes frente al fuego (*Quercus caducifolios*, alcornoque; Figura 8). De manera en cierto modo inesperada, el fuego perjudicó a varios arbustos en principio adaptados a perturbaciones (*Erica*, *Cistus*) y *Pinus*. Las esporas de hongos coprófilos muestran una correlación positiva con los *Quercus*, el olivo y ciertos taxones resistentes a las perturbaciones (*Plantago*). El abedul se correlaciona muy negativamente con las esporas de hongos coprófilos, al igual que *Erica* y *Calluna*. Lo mismo le ocurre a *Sphagnum*. El hecho de que *Sphagnum*, *Betula*, *Erica arborea*, *Erica tetralix* y *Calluna* se agrupen en el diagrama de ordenación indica que todas estas plantas han crecido habitualmente juntas en el trampal también en el pasado (Figura 8). En el trampal de El Brezoso el carbón microscópico y las esporas de hongos coprófilos explican el 3,6% ($P = 0,001$) y el 3,9% ($P = 0,005$) de la variación en la secuencia polínica por separado, mientras que conjuntamente explican el 7,3% ($P = 0,001$). La correlación positiva de los robles caducifolios, el alcornoque, la olivilla, los pinos, las labiadas y las gramíneas con el carbón microscópico sugiere que los incendios favorecieron a las formaciones abiertas de *Quercus* (Figura 8). Por

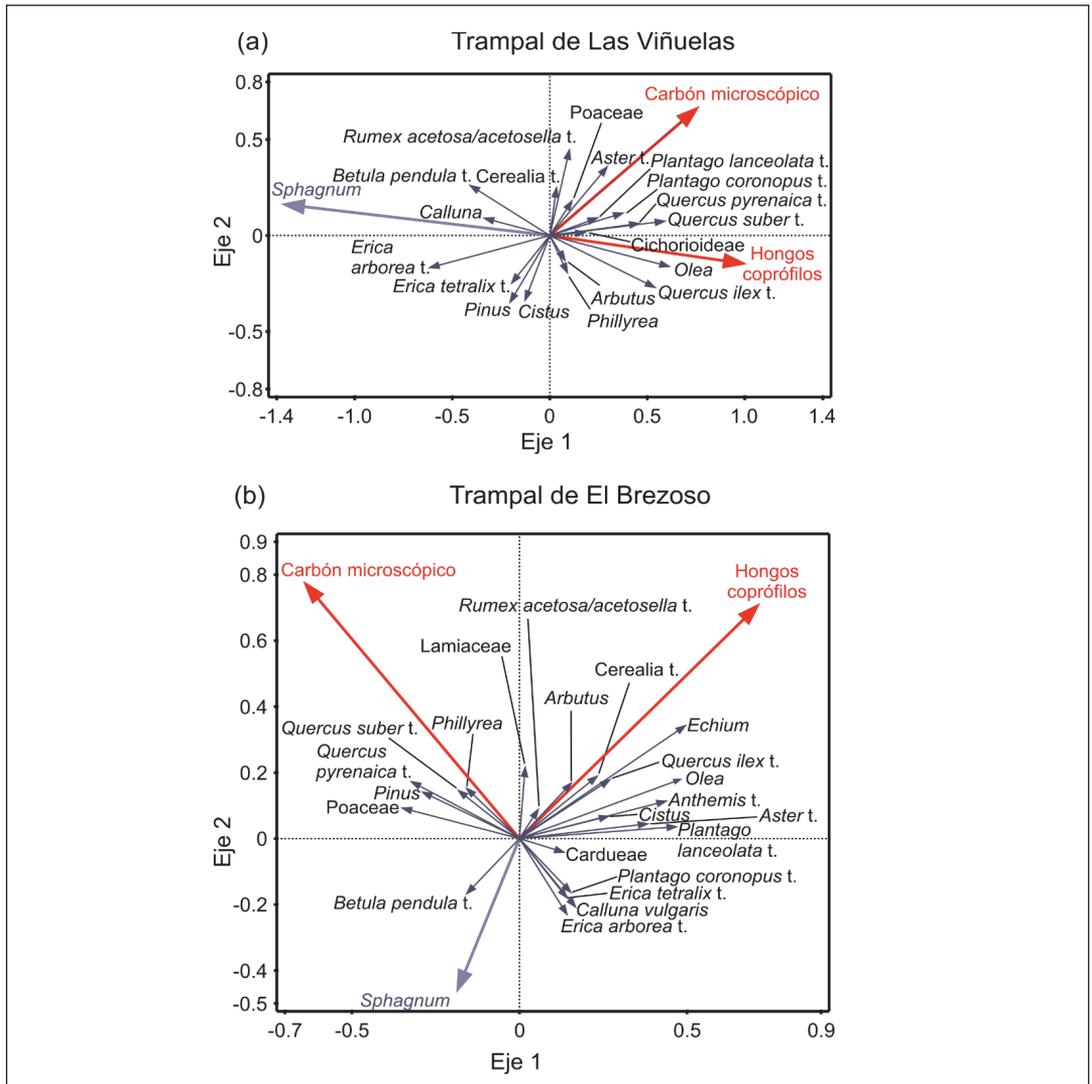


Figura 8. Diagramas de ordenación con los resultados del análisis de redundancia (RDA) que muestran las relaciones entre los principales tipos polínicos (flechas azules), *Sphagnum* como indicador del desarrollo/conservación de los trampales (flecha gris), y las variables ambientales vinculadas a perturbación (carbón microscópico –incendios-, hongos coprófilos –herbivoría-; flechas rojas) en los trampales de (a) Las Viñuelas y (b) El Brezoso. Las tasas de acumulación de partículas de carbón microscópico y esporas de hongos coprófilos explican conjuntamente el 16,8% ($P = 0,001$) y el 7,3% ($P = 0,001$) de la variación en las secuencias polínicas de Las Viñuelas y El Brezoso respectivamente. Modificado de MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

Figure 8. Redundancy analysis (RDA) ordination biplots showing the relationships between the most important pollen types (blue arrows), the abundances of *Sphagnum* as a proxy for mire/bog development (grey arrow), and disturbance-related environmental variables (i.e. microscopic charcoal influx and dung fungal spore influx; red arrows) at (a) Las Viñuelas and (b) El Brezoso mires. Microscopic charcoal influx –proxy for extra-local to regional fire activity- and dung fungal spore influx –proxy for grazing- explain together 16.8% ($P = 0.001$) and 7.3% ($P = 0.001$) of the variation in the Las Viñuelas and El Brezoso pollen datasets, respectively. Modified from MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

su parte, taxones propios de brezales, mancha mediterránea y tomillares fueron aparentemente perjudicados por el fuego, lo cual es en cierto modo inesperado. Por otra parte, la encina, los cultivos (olivo, cereales), herbáceas resistentes a perturbaciones (*Echium*, Asteraceae, *Plantago*) y algunos arbustos (jaras, madroño) pudieron beneficiarse del pastoreo. Por el contrario, el pastoreo parece haber tenido también aquí un impacto negativo en el abedul y en su cortejo (Figura 8). Para ampliar detalles, el lector puede consultar el trabajo de MORALES-MOLINO *et al.* (2018, 2019).

DISCUSIÓN

La vegetación de la sierra de Guadarrama como legado de las oscilaciones climáticas, el fuego y las actividades humanas

En primer lugar, tanto los macrofósiles hallados como el registro de estomas de las secuencias de Cárcavas y Navalacarreata proporcionan evidencia sólida de la presencia local de *Pinus sylvestris* a 1.250-1.300 m s.n.m. en la sierra de Guadarrama durante los últimos dos milenios al menos. Además, los datos polínicos muestran que el pinar albar ha sido la formación forestal dominante a cotas medias de los valles angostos de la vertiente septentrional de la sierra de Guadarrama durante más de dos mil años, lo cual sugiere la naturalidad de estos bosques antes de que la acción antrópica se intensificase. Sería necesario encontrar secuencias más largas y bien datadas en la zona para confirmar la naturalidad de esta formación en periodos previos. La baja adecuación de esta zona para las actividades agrícolas y ganaderas (suelos ácidos, clima frío y pendientes acusadas) contribuiría a explicar el reducido impacto humano histórico sobre los pinares guadarrámicos. Estos bosques parece que han sido poco sensibles a la variabilidad climática del Holoceno final (MARTÍN-PUERTAS *et al.* 2008; DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012) así como a los cambios ocurridos en la incidencia del fuego. Nuestros datos sugieren que *Pinus sylvestris* resistió un amplio rango de variabilidad en cuando a los incendios, que probablemente fueron de severidad moderada, a los cuales la especie se encuentra bien adaptada (TAPIAS *et al.* 2004).

Las detalladas secuencias de Navalacarreata y Valdeconejos permiten abordar de una manera cuantitativa los cambios acaecidos durante los últimos siglos en dos sistemas con historias de explotación muy diferentes: el pinar albar y el ecotono melojar-pinar albar. El aprovechamiento diferenciado podría ser la razón subyacente de las inferiores tasas de deposición de carbón microscópico observadas en Valdeconejos con respecto a las de Navalacarreata o Cárcavas: los melojares y pastizales no sólo tienen una menor biomasa, sino que además ésta es extraída periódicamente (leñas, pastoreo). Los pinares albares han dominado en torno a Navalacarreata desde el 1300 d.C., con algunos episodios de cierta deforestación entre 1300 y 1550 d.C. ligados a la acción conjunta de incendios y pastoreo, probablemente vinculados a prácticas trashumantes (FRANCO-MÚGICA *et al.* 1998; LÓPEZ-SÁEZ *et al.* 2014). El clima cálido de la Anomalía Climática Medieval probablemente favoreció también las igniciones y la propagación del fuego (Figura 5; DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012). En cualquier caso, el pinar de Valsaín no sufrió cambios notables en su estructura probablemente debido al elevado valor de la madera de pino albar durante las edades Media y Moderna (MANUEL-VALDÉS 1997). Posteriormente, el pinar se mantuvo estable durante varios siglos (1550-2014 d.C.), probablemente porque la Corona de Castilla protegió estas masas forestales como cazadero real y para suministrar madera para la construcción de sus palacios (MANUEL-VALDÉS 1997). La carga ganadera aumentó de nuevo desde 1900 d.C. cuando el control de la Corona sobre los Montes de Valsaín disminuyó, aunque no se tradujo en una degradación del pinar probablemente porque el monte había sido ordenado ya en 1890 d.C. (MANUEL-VALDÉS 1997).

El registro fósil de Valdeconejos muestra una serie de cambios más acusados y rápidos en el ecotono pinar albar-melojar durante los últimos 700 años. Así, al principio de la secuencia, entre 1350 y 1500 d.C., formaciones abiertas de pino albar y roble melojo, monte bajo de melojo o un mosaico de pastizales y rodales de bosque habrían dominado bajo una incidencia alta del fuego. Los melojares mostraron un comportamiento resiliente al fuego, recuperándose tras cada episodio de mayor incidencia. Sin embar-

go, entre 1500 y 1650 d.C. la representación del tipo polínico *Quercus pyrenaica* disminuyó notablemente, lo cual relacionamos con una apertura del bosque. Si exploramos las posibles causas de ese declive del melojár, las oscilaciones climáticas o el fuego parecen poco probables, ya que las temperaturas continuaron siendo templadas (DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012; Figura 5) y el régimen de incendios no experimentó cambios reseñables (Figura 5). Además, el fuego no debería perjudicar a una especie como el roble melojo que rebrota vigorosamente tras perturbaciones (CALVO *et al.* 2003). Un incremento en la carga pastante podría haber contribuido a la retracción observada en el melojár dada la sensibilidad de la especie al ramoneo (PEREA & GIL 2014), sin embargo, no parece causa suficiente para explicar el retroceso observado (Figura 5). Cabe pues argumentar que una intensificación de las cortas a monte bajo para leñas y carboneo podrían haber provocado un “silencio palinológico” (WALLER *et al.* 2012). Un incremento documentado en la producción de leñas en los Montes de Valsaín durante los siglos XVI-XVII d.C. (MANUEL-VALDÉS 1997) y la edad de las cepas más viejas de melojo datadas mediante radiocarbono (SALOMÓN *et al.* 2016) respaldan este razonamiento. Asimismo, los archivos históricos también registran la desaparición de varias matas de melojo durante los siglos XVIII y XIX d.C. sobreexplotadas para la obtención de leñas (MANUEL-VALDÉS 1997).

Posteriormente, bajo una creciente carga pastante, los pastos se expandieron en torno a Valdeconejos sustituyendo a los melojares, que no fueron capaces de recuperarse al ramoneo intenso (Figura 5). El sobrepastoreo trajo consigo una disminución en la diversidad florística (Figura 5). Entre 1800 y 1860 d.C. se detectan dos episodios de expansión del pinar, que coinciden con los registros históricos (MANUEL-VALDÉS 1997) y podrían haber sido favorecidos por las condiciones especialmente frías durante esa fase de la Pequeña Edad de Hielo (DORADO-LIÑÁN *et al.* 2012; Figura 5). La expansión final del pinar en torno a Valdeconejos comenzó sobre 1910 d.C. y ha continuado hasta la actualidad, probablemente favorecida por la ordenación forestal de los Montes de Valsaín (1889-1890 d.C.). Es destacable la retracción observada en el pinar entre 1960

y 1980 d.C., que podría deberse a dos incendios acaecidos en el entorno próximo de Valdeconejos (1-1.5 km) entre 1940 y 1960 d.C. aproximadamente y que se manifiestan claramente en un pico en la curva de carbón microscópico (Figura 5) y a las cortas extraordinarias que se llevaron a cabo un par de décadas después de la Guerra Civil para acelerar la recuperación económica. La posterior recuperación del pinar fue bastante rápida, en buena medida por el apoyo a su regeneración que le ha brindado la gestión forestal planificada. Debemos destacar aquí el acusado aumento en las tasas de deposición de esporas de hongos coprófilos durante las últimas décadas, que sugieren una carga ganadera sin precedentes en los últimos 700 años asociada al creciente número de cabezas de ganado bovino promovido por la Política Agraria Común, y que pueden poner en serio riesgo la continuidad de los melojares al impedir la regeneración (GÓMEZ *et al.* 2003; PEREA & GIL 2014). El lector puede encontrar más detalles sobre la ecología de los bosques guadarrámicos en escalas temporales amplias en MORALES-MOLINO *et al.* (2017).

El paisaje de Cabañeros como herencia de su aprovechamiento prerético

El registro paleoambiental del trampal de El Brezoso muestra varias expansiones de encinares, robledales y quejigares sustituyendo a vegetación más higrófila durante fases climáticamente secas (Edad del Bronce, Alta Edad Media, Anomalía Climática Medieval, Pequeña Edad de Hielo; MARTÍN-PUERTAS *et al.* 2008; JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2013; LÓPEZ-BLANCO *et al.* 2016) y que fueron probablemente favorecidas por el fuego (Figura 7). Por su parte, los brezales higrófilos y abedulares desplazaron a los *Quercus* durante el conocido como Periodo Húmedo Íbero-Romano (Figuras 6, 7; MARTÍN-PUERTAS *et al.* 2008).

Sin embargo, superponiéndose a las mencionadas oscilaciones climáticas, las alteraciones en los regímenes de perturbación por parte de los pobladores humanos tuvieron una gran relevancia en los cambios observados en la vegetación de Cabañeros. Así, por ejemplo, los datos del trampal de El Brezoso indican que el pastoreo se intensificó inmediatamente des-

pués de un repunte en los incendios en torno a 3.500 años cal. BP, lo cual sugiere que los incendios pudieron haber sido provocados por la población local para establecer pastos (Figura 7; MORALES-MOLINO *et al.* 2018). La presencia de restos arqueológicos de la Edad del Bronce en el entorno de Cabañeros apoyaría esta cuestión (JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA *et al.* 2011), aunque el impacto antrópico en el paisaje no parece haber sido muy notable durante ese periodo cultural. Por el contrario, la expansión de taxones típicos de pastizales y medios alterados (Poaceae, *Rumex*, *Plantago*) así como el aumento inferido en la herbivoría (*Sporormiella*, *Sordaria*, *Podospora*), indican que las actividades pastorales se intensificaron durante el Periodo Romano, entre 2.000 y 1.500 años cal. BP (Figuras 6, 7). No obstante, la agricultura cerealista no se expandió en Cabañeros hasta el Periodo Islámico, 1.250-900 años cal. BP, probablemente vinculada a las importantes vías de comunicación que cruzaban los Montes de Toledo y al establecimiento de pequeños núcleos de población en la zona (JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA *et al.* 2011). Justo antes de esta fase (hace unos 1.300 años) se produjo un repunte en los incendios que podría deberse a la práctica de agricultura de tumba y quema. El posterior incremento en la incidencia del fuego sobre 1.000-750 años cal. BP se produjo cuando esta zona era frontera entre Al-Andalus y Castilla, y es probable que se quemase intencionadamente la vegetación para evitar emboscadas además de para promover las actividades agrarias. Ya durante el Dominio Señorial de Toledo, el registro paleoecológico de El Brezoso muestra una elevada incidencia del fuego sobre 500 años cal. BP que provocó la expansión de pastizales a costa del robledal y que se encuentra documentado en fuentes escritas (SÁNCHEZ-BENITO 2005). El fomento de actividades agro-pastorales incluido el tránsito de ganados trashumantes fue probablemente responsable de estos episodios de deforestación a pesar de que ésta se hallaba expresamente prohibida (JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA *et al.* 2011; PEREA *et al.* 2015). La construcción de un molino en el arroyo del Brezoso unos cientos de metros aguas abajo del trampal estudiado (PEREA *et al.* 2015) manifiesta el acuciante impacto humano sobre la vegetación sobre 400 años cal. BP. La Desamortización Eclesiástica incremen-

tó el ya notable impacto humano sobre el medio natural, traduciéndose en la expansión de pastizales, matorrales y olivares. Finalmente, tras el abandono reciente de la producción de carbón vegetal y el pastoreo de ganado caprino (PEREA *et al.* 2015), los encinares, alcornoques, quejigares y melojares se han recuperado significativamente, especialmente tras la declaración de Cabañeros como espacio natural protegido. Para ampliar la información sobre las conexiones entre la dinámica de la vegetación en Cabañeros durante los últimos milenios y los procesos históricos acaecidos en la zona, puede consultarse el trabajo de MORALES-MOLINO *et al.* (2018).

En condiciones de impacto humano limitado, las poblaciones de abedul se expandieron de manera simultánea a los trampales (*Sphagnum*) durante los periodos húmedos para contraerse en los secos (Figuras 7, 8; MORALES-MOLINO *et al.* 2019). De este modo, *Betula* y *Sphagnum* se expandieron a costa de robledales caducifolios y brezales higrófilos (*Erica scoparia*) sobre 2.800 años cal. BP en el valle de Las Viñuelas y 3.100-2.700 años cal. BP en el de El Brezoso, durante la etapa húmeda conocida como Periodo Húmedo Íbero-Romano (MARTÍN-PUERTAS *et al.* 2009; JIMÉNEZ-MORENO *et al.* 2013). Sin embargo, la intensificación de las actividades agropecuarias trajo consigo notables declives de los abedulares sobre 2.100 y 500-350 años cal. BP en El Brezoso y 1.000 años cal. BP en Las Viñuelas (Figura 7). El impacto de las actividades humanas sobre los abedulares fue más severo en El Brezoso que en Las Viñuelas, pero en ambos sitios el pastoreo afectó negativamente la regeneración del abedul (Figuras 7, 8). En el trampal de Las Viñuelas, la ganadería contribuyó de manera determinante a la sustitución de los abedulares con robledales alrededor de 1.000-700 años cal. BP durante los Periodos Islámico y el posterior "Periodo fronterizo" en un marco climático general desfavorable, ya que la Anomalía Climática Medieval fue fundamentalmente seca en la península Ibérica (MORENO *et al.* 2012; SÁNCHEZ-LÓPEZ *et al.* 2016). Las altas densidades de herbívoros también tuvieron un impacto muy negativo en los trampales, como se aprecia en la disminución de *Sphagnum* (Figuras 7, 8). Sin embargo, en el trampal de El Brezoso la cubierta de *Sphagnum*

comenzó a recuperarse hace 1.200 años cal. BP coincidiendo con la inestabilidad social de ese periodo (Figura 7). Esta recuperación de los tapiques de *Sphagnum* facilitó a su vez la re-expansión del abedul, que posteriormente se degradó notablemente entre 500 y 350 años cal. BP por el impacto de las actividades humanas a pesar del clima favorable de la Pequeña Edad del Hielo (SÁNCHEZ-LÓPEZ *et al.* 2016; MORALES-MOLINO *et al.* 2019). La población local de *Myrica gale* del trampal de El Brezoso también se contrajo durante periodos secos, pero fundamentalmente cuando éstos fueron acompañados por el establecimiento de pastizales o cultivos cerealistas (MORALES-MOLINO *et al.* 2018). Los ejemplos más claros de esta situación se produjeron durante el Periodo Islámico y la Desamortización Eclesiástica.

Para terminar, querríamos mencionar brevemente los cambios registrados en dos procesos ecológicos muy importantes en la actualidad en Cabañeros: la herbivoría y los incendios. Antes de la Edad Media, la herbivoría fue en general limitada y sólo se registran algunos incrementos durante la Edad del Bronce y la Edad del Hierro/Periodo Romano en El Brezoso que podrían corresponder a actividades ganaderas (Figura 7). Posteriormente, en una primera etapa entre 900 y 500 años cal. BP, durante el Periodo Islámico y el Dominio Señorial de Toledo, se produjo un incremento en la densidad de ungulados hasta valores moderados. A continuación, la escalada continuó hasta alcanzar valores verdaderamente elevados durante la fase final del Dominio Señorial de Toledo y la Desamortización Eclesiástica, lo cual concuerda con el aumento en las cabezas de ganado registrado en los archivos históricos JIMÉNEZ GARCÍA-HERREA *et al.* 2011; PEREA *et al.* 2015). Es especialmente importante destacar que los datos de que disponemos indican que durante las últimas décadas han tenido lugar varios episodios de pastoreo especialmente intenso, lo que concuerda con las estimaciones cuantitativas disponibles de las poblaciones de ungulados en el parque nacional (PEREA *et al.* 2014). Con respecto a los incendios, éstos han sido una perturbación recurrente en Cabañeros durante los últimos 4.000 años, pero su incidencia se intensificó durante ciertos periodos históricos como el "Periodo fronterizo", el Dominio Señorial de

Toledo y la Desamortización Eclesiástica (Figuras 6, 7). Cabe destacar que los incendios de las últimas décadas se encuentran dentro del rango de variabilidad histórica según el registro paleoecológico. Para más detalles sobre la ecología a largo plazo de los trampales y abedulares de Cabañeros, el lector puede consultar MORALES-MOLINO *et al.* (2019).

Implicaciones de los resultados paleoecológicos para la conservación y gestión de los PP.NN. de la Sierra de Guadarrama y Cabañeros

Los resultados presentados contribuyen en primer lugar a zanjar el debate sobre la naturalidad de los pinares albares de la sierra de Guadarrama a cotas bajas. En segundo lugar, los datos paleoecológicos muestran que, aunque tanto pinares y melojares se han mostrado resilientes frente a un amplio rango de variación en los regímenes de perturbación, la sobreexplotación de las cepas de melojo para producir leñas y el sobrepastoreo pueden comprometer seriamente el futuro de estas masas. En esta línea, es particularmente importante abordar el extraordinario incremento en la carga de reses bovinas en los melojares durante las últimas décadas. Los gestores de los Montes de Valsaín de hecho ya han comenzado a reducir el número de cabezas y modificar la gestión del pastoreo para minimizar los daños sobre la cubierta vegetal. Con respecto a la restauración de los ecosistemas ribereños de los Montes de Valsaín, nuestro trabajo ha proporcionado información sobre la composición florística pasada de los mismos (abedules, avellanos, sargas) que ya se está utilizando en la práctica.

Con respecto a Cabañeros, los datos paleoecológicos muestran que las actuales densidades de ungulados en los trampales son muy superiores a las registradas durante los últimos milenios. Este resultado tiene una notable repercusión para la gestión del parque nacional, ya que incluso densidades más bajas de ungulados en el pasado tuvieron impactos muy negativos sobre especies muy importantes de los trampales como *Betula pendula*, *Erica scoparia*, *Calluna vulgaris* o *Sphagnum*. Urge por tanto continuar con la protección de los trampales de Cabañeros mediante su vallado perimetral para minimizar

el impacto de los ungulados silvestres y permitir la regeneración de las principales especies leñosas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal del Parque Nacional de Cabañeros y del Centro Montes y Aserradero de Valsaín, especialmente a Ángel Gómez Manzaneque, Javier Donés y Marisol Redondo, por su inestimable colaboración. Nuestro trabajo fue financiado por el proyecto 1148/2014 del

Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Nuestro más sincero agradecimiento a nuestros compañeros Roberto Salomón, Manuel Iglesias, Guillermo González Gordaliza, Elena Zafra, Santiago Fernández y Daniele Colombaroli por su participación en los muestreos, la preparación de muestras analizadas o sus ideas para la discusión de los resultados. Mercedes García Antón nos prestó la sonda rusa para muestrear las turberas estudiadas. Por último, agradecemos la revisión del texto llevada a cabo por José Manuel Moreno y que ha contribuido a mejorarlo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADOLF, C., WUNDERLE, S., COLOMBAROLI, D., WEBER, H., GOBET, E., HEIRI, O., VAN LEEUWEN, J. F., BIGLER, C., CONNOR, S. E., GALKA, M., LA MANTIA, T., MAKHORTYKH, S., SVITAVSKÁ-SVOBODOVÁ, H., VANNIÈRE, B., TINNER, W. 2018. The sedimentary and remote-sensing reflection of biomass burning in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 27: 199-212.
- AMMANN, B., VAN DER KNAAP, W. O., LANG, G., GAILLARD, M.-J., KALTENRIEDER, P., RÖSCH, M., FINSINGER, W., WRIGHT, H. E., TINNER, W. 2014. The potential of stomata analysis in conifers to estimate presence of conifer trees: examples from the Alps. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 249-264.
- BAKER, A. G., BHAGWAT, S. A., WILLIS, K. J. 2013. Do fungal spores make a good proxy for past distribution of large herbivores? *Quaternary Science Reviews* 62: 21-31.
- BAKER, A. G., CORNELISSEN, P., BHAGWAT, S. A., VERA, F. W. M., WILLIS, K. J. 2016. Quantification of population sizes of large herbivores and their long-term functional role in ecosystems using dung fungal spores. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1273-1281.
- BENNETT, K. D. 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist* 132: 155-170.
- BEUG, 2004. *Leifaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. F. Pfeil Verlag, München.
- BIRKS, H. J. B., GORDON, A. D. 1985. *Numerical Methods in Quaternary Pollen Analysis*. Academic Press, London.
- BLAAUW, M., 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5: 512-518.
- BLAAUW, M., CHRISTEN, J. A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457-474.
- CALVO, L., SANTALLA, S., MARCOS, E., VALBUENA, L., TÁRREGA, R., LUIS, E., 2003. Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster*, an obligate seeder, and in others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *Forest Ecology and Management* 184: 209-223.
- CARRIÓN, J. S., SÁNCHEZ-GÓMEZ, P., MOTA, J. F., YLL, R., CHAÍN, C. 2003. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13: 839-849.
- COLOMBAROLI, D., TINNER, W. 2013. Determining the long-term changes in biodiversity and provisioning services along a transect from Central Europe to the Mediterranean. *The Holocene* 23: 1625-1634.
- DAVIES, A. L., COLOMBO, S., HANLEY, N. 2014. Improving the application of long-term ecology in conservation and land management. *Journal of Applied Ecology* 51: 63-70.
- DORADO-LIÑÁN, I., BÜNTGEN, U., GONZÁLEZ-ROUCO, F., ZORITA, E., MONTÁVEZ, J. P., GÓMEZ-NAVARRO, J. J., BRUNET, M., HEINRICH, I., HELLE, G., GUTIÉRREZ, E. 2012. Estimating 750 years of temperature variations and uncertainties in the Pyrenees by tree-ring reconstructions and climate simulations. *Climate of the Past* 8: 919-933.
- FAEGRI, K., IVERSEN, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. fourth ed. J. Wiley & Sons, Chichester.
- FINSINGER, W., TINNER, W. 2005. Minimum count sums for charcoal-concentration estimates in pollen slides: accuracy and potential errors. *The Holocene* 15: 293-297.
- FRANCO-MÚGICA, F., GARCÍA-ANTÓN, M., SAINZ-OLLERO, H. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8: 69-82.
- GÓMEZ, J. M., GARCÍA, D., ZAMORA, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- HUA, Q., BARBETTI, M., RAKOWSKI, A. Z. 2013. Atmospheric radiocarbon for the period 1950-2010. *Radiocarbon* 55: 2059-2072.
- JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA, J., CARRASCO REDONDO, M., GÓMEZ MANZANEQUE, Á., BONACHE LÓPEZ, J., FERNÁNDEZ VALERO, E. 2011. *Guía de visita del Parque Nacional de Cabañeros*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- JIMÉNEZ-MORENO, G., GARCÍA-ALIX, A., HERNÁNDEZ-CORBALÁN, M. D., ANDERSON, R. S., DELGADO-HUERTAS, A. 2013. Vegetation, fire, climate and human disturbance history in the southwestern Mediterranean area during the late Holocene. *Quaternary Research* 79: 110-122.
- LÓPEZ-BLANCO, C., ANDREWS, J., DENNIS, P., MIRACLE, M. R., VICENTE, E. 2016. North Atlantic Oscillation recorded in carbonate $d^{18}O$ signature from Lagunillo del Tejo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 441: 882-889.
- LÓPEZ-SÁEZ, J. A., ABEL-SCHAAD, D., PÉREZ-DÍAZ, S., BLANCO-GONZÁLEZ, A., ALBA-SÁNCHEZ, F., DORADO, M., RUIZ-ZAPATA, B., GIL-GARCÍA, M. J., GÓMEZ-GONZÁLEZ, C., FRANCO-MÚGICA, F. 2014. Vegetation history, climate and human impact in the Spanish Central System over the last 9000 years. *Quaternary International* 353: 98-122.
- MANUEL-VALDÉS, C. M. 1997. *Estudio histórico-selvícola del monte de Valsaín (siglos XVI-XX)*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.

- MARTÍN-PUERTAS, C., VALERO-GARCÉS, B. L., MATA, M. P., GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P., BAO, R., MORENO, A., STEFANOVA, V. 2008. Arid and humid phases in southern Spain during the last 4000 years: the Zoñar Lake record. *The Holocene* 18: 907-921.
- MARTÍN-PUERTAS, C., VALERO-GARCÉS, B. L., BRAUER, A., MATA, M. P., DELGADO-HUERTAS, A., DULSKI, P. 2009. The Iberian-Roman Humid Period (2600-1600 cal yr BP) in the Zoñar Lake varve record (Andalusia, southern Spain). *Quaternary Research* 71: 108-120.
- MORALES-MOLINO, C., VESCOVI, E., KREBS, P., CARLEVARO, E., KALTENRIEDER, P., CONEDERA, M., TINNER, W., COLOMBAROLI, D. 2015. The role of human-induced fire and sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) cultivation on the long-term landscape dynamics of the southern Swiss Alps. *The Holocene* 25: 482-494.
- MORALES-MOLINO, C., COLOMBAROLI, D., VALBUENA-CARABAÑA, M., TINNER, W., SALOMÓN, R. L., CARRIÓN, J. S., GIL, L. 2017. Land-use history as a major driver for long-term forest dynamics in the Sierra de Guadarrama National Park (central Spain) during the last millennia: implications for forest conservation and management. *Global and Planetary Change* 152: 64-75
- MORALES-MOLINO, C., COLOMBAROLI, D., TINNER, W., PEREA, R., VALBUENA-CARABAÑA, M., CARRIÓN, J. S., GIL, L. 2018. Vegetation and fire dynamics during the last 4000 years in the Cabañeros National Park (central Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 253: 110-122.
- MORALES-MOLINO, C., TINNER, W., PEREA, R., CARRIÓN, J. S., COLOMBAROLI, D., VALBUENA-CARABAÑA, M., ZAFRA E., GIL, L. 2019. Unprecedented herbivory threatens rear-edge populations of *Betula* in southwestern Eurasia. *Ecology*, 0(0), e02833. 10.1002/ecy.2833.
- MORENO, A., PÉREZ, A., FRIGOLA, J., NIETO-MORENO, V., RODRIGO-GÁMIZ, M., MARTRAT, B., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., MORELLÓN, M., MARTÍN-PUERTAS, C., CORELLA, J. P., BELMONTE, Á., SANCHO, C., HERRERA, G., CANALS, M., GRIMALT, J. O., JIMÉNEZ-ESPEJO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, F., VEGAS-VILARRÚBIA, T., VALERO-GARCÉS, B. L. 2012. The Medieval Climate Anomaly in the Iberian Peninsula reconstructed from marine and lake records. *Quaternary Science Reviews* 43: 16-32.
- PEREA, R., GIL, L. 2014. Tree regeneration under high levels of wild ungulates: the use of chemically vs. physically-defended shrubs. *Forest Ecology and Management* 312: 47-54.
- PEREA, R., PEREA, D. F., GIMÉNEZ, G. F. 2015. Vegetación y Flora del Parque Nacional de Cabañeros, vol. I. El paisaje vegetal: ecología, conservación y rutas de interés geobotánico. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- REILLE, M., 1992. Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du Nord. Laboratoire de botanique historique et palynologie. Marseille, France.
- REIMER, P. J., BARD, E., BAYLISS, A., BECK, J. W., BLACKWELL, P. G., BRONK RAMSEY, C., BUCK, C. E., CHENG, H., EDWARDS, R. L., FRIEDRICH, M., GROOTES, P. M., GUILDERTSON, T. P., HAFLIDASON, H., HAJDAS, I., HATTÉ, C., HEATON, T. J., HOFFMANN, D. L., HOGG, A. G., HUGHEN, K. A., KAISER, K. F., KROMER, B., MANNING, S. W., NIU, M., REIMER, R. W., RICHARDS, D. A., SCOTT, E. M., SOUTHON, J. R., STAFF, R. A., TURNEY, C. S. M., VAN DER PLICHT, J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55: 18691-887.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., CANTÓ-RAMOS, P., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., MOLINA-ABRIL, J. A., PIZARRO-DOMÍNGUEZ, J. M., DÁNCHÉZ-MATA, D. 1999. Synopsis of the Sierra de Guadarrama vegetation. *Itinera Geobotanica* 13: 189-206.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., DÍAZ, T. E., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., IZCO, J., LOIDI, J., LOUSA, M., PENAS, Á. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001 Part II. *Itinera Geobotanica* 15: 5-432.
- SÁNCHEZ-BENITO, J. M. 2005. La Hermandad de los Montes de Toledo entre los siglos XIV y XV. *Espacio, Tiempo y Forma, serie III, Historia Medieval*, t. 18, pp. 209-229.
- SÁNCHEZ DEL ÁLAMO, C., SARDINERO, S., BOUSO, V., HERNÁNDEZ PALACIOS, G., PÉREZ BADIA, R., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. 2010. Los abedulares del Parque Nacional de Cabañeros: sistemática, demografía, biología reproductiva y estrategias de conservación. *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2006–2009*, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, pp. 275-309.
- SÁNCHEZ-LÓPEZ, G., HERNÁNDEZ, A., PLA-RABES, S., TRIGO, R. M., TORO, M., GRANADOS, I., SÁEZ, A., MASQUÉ, P., PUEYO, J. J., RUBIO-INGLÉS, M. J., GIRALT, S. 2016. Climate reconstruction for the last two millennia in central Iberia: the role of East Atlantic (EA), North Atlantic Oscillation (NAO) and their interplay over the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 149: 135-150.
- STOCKMARR, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen Spores* 13: 615-621.
- SWETNAM, T. W., CRAIG, D. A., BETANCOURT, J. L. 1999. Using the past to manage for the future. *Ecological Applications* 9: 1189-1206.

- TAPIAS, R., CLIMENT, J., PARDOS, J. A., GIL, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 17: 53-68.
- TINNER & HU 2003 TINNER, W., HU, F. S. 2003. Size parameters, size-class distribution and area-number relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene* 13: 499-505.
- VALBUENA-CARABAÑA, M., LÓPEZ-DE-HEREDIA, U., FUENTES-UTRILLA, P., GONZÁLEZ-DONCEL, I., GIL, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: a socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 492-506.
- 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.
- WALLER, M., GRANT, M. J., BUNTING, M. J., 2012. Modern pollen studies from coppiced woodlands and their implications for the detection of woodland management in Holocene pollen records. *Review of Palaeobotany and Palynology* 187: 11-28.