

Los microfósiles no esporopolínicos en la Cuenca Vasco-Cantábrica y el Pirineo occidental

Amaya Echazarreta Gallego



Directora: María José Iriarte Chiapusso

Programa de Doctorado en Cuaternario:
cambios ambientales y huella humana



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

2020

Los microfósiles no esporopolínicos en la Cuenca Vasco-Cantábrica y el Pirineo occidental

Amaya Echazarreta Gallego

Memoria de Tesis Doctoral

2020

Directora:

María José Iriarte Chiapusso

Profesora de investigación

Ikerbasque, Universidad del País Vasco / Euskal Herriko
Unibertsitatea (UPV-EHU)

Programa de Doctorado:

Cuaternario: cambios ambientales y huella humana



ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN.....	5
I. INTRODUCCIÓN.....	11
I.1. Hipótesis y objetivos de la tesis	16
I.2. Estructura de la tesis.....	19
II. ANTECEDENTES Y ESTADO DE LA CUESTIÓN	21
II.1. Marco geográfico	23
II.1.1. Zona atlántica.....	25
II.1.2. Zona pirenaica.....	30
II.1.3. Zona de transición	31
II.1.4. Ribera del Ebro.....	40
II.2. Concepto, antecedentes, nomenclatura y utilidades de los microfósiles no esporopolínicos	45
II.2.1. Concepto de NPP	45
II.2.2. Antecedentes de estudio de NPP	45
II.2.3. Nomenclatura de los NPP	49
II.2.4. Utilidades de los NPP.....	53
III. METODOLOGÍA	55
III.1. Taxonomía de los microfósiles no esporopolínicos	57
III.1.1. Cianobacteria.....	57
III.1.2. Algas	58
III.1.3. Estomas	65
III.1.4. Esporas	67
III.1.5. Hongos	67
III.1.6. Amebas testadas	70
III.1.7. Invertebrados.....	71
III.1.8. Huevas de parásito	72
III.2. Metodología empleada en esta Tesis Doctoral.....	73
III.2.1. Experimentación de análogos modernos.....	73
III.2.2. Registro fósil	83
IV. RESULTADOS.....	85
IV.1. Los Indicadores Polínicos de Antropización (IPA) e indicadores de humedad	88
IV.2. EXPERIMENTACIONES DE ANÁLOGOS MODERNOS.....	93
IV.2.1. <i>GLOMUS</i>	95

IV.2.2.	HONGOS COPRÓFILOS	131
IV.3.	REGISTRO FÓSIL	205
IV.3.1.	AMETZAGAINA	207
IV.3.2.	LOS HUSOS I.....	219
IV.3.3.	LOS HUSOS II.....	233
IV.3.4.	BALTZOLA.....	243
IV.3.5.	BELATE.....	249
V.	DISCUSIÓN.....	267
V.1.	Sistema de cuantificación.....	269
V.1.1.	Cuantificación relativa	270
V.1.2.	Concentraciones	273
V.1.3.	Tasas de acumulación de esporas.....	274
V.1.4.	Otros.....	274
V.2.	Dispersabilidad y productividad.....	277
V.3.	Tafonomía	280
V.4.	Fiabilidad de la señal de los hongos coprófilos.....	287
V.5.	Muestreo en superficie	292
V.6.	Ecologías contradictorias	296
V.6.1.	HdV-1 <i>Gelasinospora</i>	296
V.6.2.	HdV-10.....	297
V.6.3.	HdV-146 <i>Gloeotrichia</i>	297
V.6.4.	HdV-172 <i>Coniochaeta cf. lignaria</i>	297
V.6.5.	HdV-20.....	297
V.6.6.	HdV-207 <i>Glomus fasciculatum</i>	298
V.6.7.	HdV-32A <i>Assulina muscorum</i>	298
V.6.8.	HdV-55 <i>Sordaria</i>	298
V.6.9.	HdV-7 <i>Chaetomium</i>	299
VI.	CONCLUSIONES.....	299
VI.1.	Perspectivas de futuro	306
VII.	BIBLIOGRAFÍA.....	307
VIII.	ANEXOS.....	351
VIII.1.	DESCRIPCIÓN DE NUEVOS NPP.....	353
VIII.1.1.	EHU-020	357
VIII.1.2.	EHU-021	358
VIII.1.3.	EHU-022	359
VIII.1.4.	EHU-023	360

VIII.1.5.	EHU-024	361
VIII.1.6.	EHU-025	362
VIII.1.7.	EHU-026	363
VIII.1.8.	EHU-027	364
VIII.1.9.	EHU-029	365
VIII.1.10.	EHU-030	366
VIII.2.	BASE DE DATOS DE NPP	367
VIII.3.	DIAGRAMA – LOS HUSOS I.....	367
VIII.4.	DIAGRAMA – LOS HUSOS II.....	367
VIII.5.	DIAGRAMA – BELATE.....	367

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura II. 1. Mapa del área de estudio	23
Figura II. 2. Comarcas biogeográficas del área de estudio 1F.	24
Figura III. 1. Desmidial (Bezkitia, Gipuzkoa)	63
Figura III. 2. Estoma (Baltzola, Bizkaia)	66
Figura III. 3. <i>Meliola elisii</i> (Belate, Navarra)	68
Figura III. 4. Sporormiella (Malla, Gipuzkoa)	69
Figura III. 5. Mandíbula de insecto (Etxarri-Larraún, Navarra)	72
Figura III. 6. <i>Trichuris</i> (Sarobe, Gipuzkoa)	72
Figura IV.2.1. 1. Puntos de muestreo experimentación de análogos modernos (<i>Glomus</i>)	99
Figura IV.2.1. 2. Esquema de muestreo de la experimentación de análogos modernos (<i>Glomus</i>)	100
Figura IV.2.1. 3. Puntos de muestreo en Zumarraundi (Araba)	102
Figura IV.2.1. 4. Diagramas de resultados de Zumarraundi A (Araba).....	103
Figura IV.2.1. 5. Diagramas de resultados de Zumarraundi B (Araba).....	105
Figura IV.2.1. 6. Diagramas de resultados de Zumarraundi C (Araba).....	107
Figura IV.2.1. 7. Puntos de muestreo de Mendiola (Araba)	108
Figura IV.2.1. 8. Diagramas de resultados de Mendiola B (Araba)	110
Figura IV.2.1. 9. Diagramas de resultados de Mendiola C (Araba)	112
Figura IV.2.1. 10. Puntos de muestreo de Corral de las Ermitañas/Eskide (Araba).....	113
Figura IV.2.1. 11. Diagramas de resultados de Eskide A (Araba).....	114
Figura IV.2.1. 12. Diagramas de resultados de Eskide B (Araba).....	116
Figura IV.2.1. 13. Diagramas de resultados de Eskide C (Araba).....	118
Figura IV.2.1. 14. Puntos de muestreo de Lapoblación (Navarra)	119
Figura IV.2.1. 15. Diagramas de resultados de Lapoblación A (Navarra)	120
Figura IV.2.1. 16. Diagramas de resultados de Lapoblación B (Navarra).....	122
Figura IV.2.1. 17. Diagramas de resultados de Lapoblación C (Navarra).....	124
Figura IV.2.1. 18. Puntos de muestreo de las Bardenas Reales (Navarra)	125
Figura IV.2.1. 19. Diagramas de resultados de Bardena Negra A (Navarra)	126
Figura IV.2.1. 20. Porcentajes de <i>Glomus</i> , cota 0-5cm	128
Figura IV.2.1. 21. Porcentajes de <i>Glomus</i> , cota 5-10cm	128
Figura IV.2.1. 22. Porcentajes de <i>Glomus</i> , cota 10-15cm	128
Figura IV.2.1. 23. Prueba U de Mann-Whitney (erosión, porcentaje de <i>Glomus</i>).....	130
Figura IV.2.1. 24. Prueba U de Mann-Whitney (tipo de vegetación, porcentaje de <i>Glomus</i>)	131
Figura IV.2.2. 1. Tipos de esporas fúngicas (Samanta, I. 2015). A. ascosporas; b: ascus; c: basidiospora; d: basidio; e: zigospora; f: gametangium; g: oospora; h: oogonio.	136
Figura IV.2.2. 2. Puntos de muestreo experimentación de análogos modernos (hongos coprófilos)	141
Figura IV.2.2. 3. Muestreo en Sarobe (Oiartzun, Gipuzkoa).....	143
Figura IV.2.2. 4. Diagramas de resultados de Sarobe 1 (Gipuzkoa)	144
Figura IV.2.2. 5. Diagramas de resultados de Sarobe 2 (Gipuzkoa)	146

Figura IV.2.2. 6. Diagramas de resultados de Sarobe 3 (Gipuzkoa)	148
Figura IV.2.2. 7. Diagramas de resultados de Sarobe 4 (Gipuzkoa)	150
Figura IV.2.2. 8. Muestreo en Bezkitia (Ereñotzu, Gipuzkoa)	152
Figura IV.2.2. 9. Diagramas de resultados de Bezkitia 1 (Gipuzkoa)	154
Figura IV.2.2. 10. Diagramas de resultados de Bezkitia 2 (Gipuzkoa)	155
Figura IV.2.2. 11. Diagramas de resultados de Bezkitia 3 (Gipuzkoa)	157
Figura IV.2.2. 12. Diagramas de resultados de Bezkitia 4 (Gipuzkoa)	158
Figura IV.2.2. 13. Muestreo en Pagoeta (Aia, Gipuzkoa)	160
Figura IV.2.2. 14. Diagramas de resultados de Pagoeta (Gipuzkoa)	161
Figura IV.2.2. 15. Muestreo en Belate (Ultzama, Navarra).....	163
Figura IV.2.2. 16. Diagramas de resultados de Belate 1 (Navarra).....	165
Figura IV.2.2. 17. Diagramas de resultados de Belate 2 (Navarra).....	166
Figura IV.2.2. 18. Diagramas de resultados de Belate 3 (Navarra).....	168
Figura IV.2.2. 19. Diagramas de resultados de Belate 4 (Navarra).....	169
Figura IV.2.2. 20. Diagramas de resultados de Belate 5 (Navarra).....	170
Figura IV.2.2. 21. Muestreo en Ongi Etorri (Navarra).....	173
Figura IV.2.2. 22. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 1 (Navarra).....	175
Figura IV.2.2. 23. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 2 (Navarra).....	176
Figura IV.2.2. 24. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 3 (Navarra).....	178
Figura IV.2.2. 25. Muestreo en Salinas de Añana (Araba).....	180
Figura IV.2.2. 26. Diagramas de resultados de Vitoria (Araba).....	182
Figura IV.2.2. 27. Diagramas de resultados de Salinas 2 (Araba).....	183
Figura IV.2.2. 28. Muestreo en Rioja Alavesa (Araba).....	186
Figura IV.2.2. 29. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 1 (Araba).....	188
Figura IV.2.2. 30. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 2 (Araba).....	189
Figura IV.2.2. 31. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 3 (Araba).....	190
Figura IV.2.2. 32. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 5 (Araba).....	194
Figura IV.2.2. 33. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 6 (Araba).....	195
Figura IV.2.2. 34. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 7 (Araba).....	196
Figura IV.2.2. 35. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 8 (Araba).....	198
Figura IV.2.2. 36. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 9 (Araba).....	199
Figura IV.3.1. 1. Yacimiento de Ametzagaina (Donosti, Gipuzkoa).....	209
Figura IV.3.1. 2. Diagrama de resultados de Ametzagaina (Donosti, Gipuzkoa).....	213
Figura IV.3.1. 3. Diagrama resumen del yacimiento de Ametzagaina	215
Figura IV.3.2. 1. Abrigo de Los Husos I (Elvillar, Araba).....	221
Figura IV.3.2. 2. Detalle del diagrama de Los Husos I (Elvillar, Araba)	232
Figura IV.3.3. 1. Abrigo de Los Husos II (Elvillar, Araba).....	236
Figura IV.3.3. 2. Detalle del diagrama de Los Husos II (Elvillar, Araba).....	242
Figura IV.3.4. 1. Cueva de Baltzola (Dima, Bizkaia).....	245
Figura IV.3.5. 1. Muestreo en la turbera de Belate (Ultzama, Navarra).....	251

Figura IV.3.5. 2. Diagrama resumen de los resultados de la turbera de Belate (Navarra).....	255
Figura IV.3.5. 3. Detalle del diagrama de Belate (Ultzama, Navarra).....	265

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla II. 1. Listado de depósitos del área de estudio con análisis de NPP	48
Tabla II. 2. Nomenclatura de los microfósiles no esporopolínicos (NPP).....	53
Tabla IV.2.2. 1. Resultados de NPP en Sarobe 4 (Gipuzkoa)	149
Tabla IV.2.2. 2. Tabla de resultados de NPP en Belate 1 (Navarra)	164
Tabla IV.2.2. 3. Resultados de NPP en Salinas 1 (Araba).....	184
Tabla IV.3.4. 1. Resultados de NPP de la Cueva de Baltzola (Bizkaia).....	248

AGRADECIMIENTOS

La siguiente Tesis Doctoral es el resultado de años de investigación, a lo largo de los cuales he recibido la ayuda de numerosas personas e instituciones a las cuales me gustaría dedicar mi más sincero agradecimiento.

En primer lugar, me gustaría comenzar por mis más allegados, mi familia, especialmente mi madre María Jesús, mi padre y compañero de muestreos Jorge, mi hermana Esti y mis abuelos. Gracias por vuestro apoyo, por vuestras palabras de ánimo en las etapas más duras, por vuestras sugerencias y por confiar en mí en todo momento. Habéis sido el pilar fundamental para poder desarrollar este proyecto y estas líneas no son suficientes para expresar lo afortunada que me siento por haberos tenido a mi lado.

En segundo lugar, querría agradecer la labor de mi directora, María José Iriarte Chiapusso, que ha guiado mi cometido como investigadora, así como a Álvaro Arrizabalaga por sus recomendaciones a lo largo del proceso. Este trabajo no habría podido llevarse a cabo sin la Ayuda para la Formación de Personal Docente e Investigador brindada por el Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza, así como el proyecto MINECO HAR2014-53536-P (*La ruta occidental del poblamiento de la Península Ibérica durante el Paleolítico medio y superior*). En esta línea, también me gustaría expresar mi gratitud a la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, donde realicé mis estudios de Licenciatura, Máster y Doctorado.

Por otro lado, me gustaría dedicarle unas líneas al centro de investigación GEOLAB-UMR 6042 (CNRS, Universidad Blaise Pascal y Universidad de Limoges), donde fui supervisada por el Doctor Yannick Miras durante mi estancia doctoral. Querría detenerme a agradecer a las personas que allí conocí, por todos sus consejos, sugerencias y la genial acogida que me brindaron.

Asimismo, considero que es muy necesario expresar de nuevo mi gratitud a todos aquellos que me permitieron realizar muestreos en sus propiedades, ofreciéndome consejos indispensables y momentos inolvidables.

No puedo terminar este apartado sin dedicar unas líneas a otro de los grandes pilares de mi vida: las amistades. Izaskun Sarasketa Gartzia, Ainhoa Aranburu Mendizábal, Miren Ayerdi, Aitziber Suárez, Hugo H. Hernández, Uxúe Pérez Arzak, Sara de Francisco, Víctor Ruiz...millones de gracias por los maravillosos momentos que he vivido a vuestro lado, desde nuestras profundas e interminables tertulias hasta

los momentos *Twist and Shout*. Si hay algo que tengo muy claro es que, sin vuestro apoyo, buen humor y confianza nada de esto habría sido posible. Este es un recuerdo que siempre permanecerá conmigo. Igualmente, querría mencionar en estas líneas a Begoña Hernández-Beloqui, figura imprescindible en mis inicios en la Palinología, quien, con su alegría, sabiduría y excelente conversación, me permitió vivir grandes momentos. Tampoco podría olvidar a todos mis compañeros de laboratorio, de tupper y de faena por todos los buenos momentos que he vivido a vuestro lado. Fuera del círculo de la investigación, me encantaría poner de manifiesto la gran ayuda brindada por mis amistades, tales como Estefanía, Rubén, Mónica, Esti, Mentxu y a mis compis de escalada, Rafa, Pedro, Estefanía, Amaiur y David, que me ayudaron a desconectar y a ganar confianza en mí misma. Mila esker, Iñigo, por tu apoyo, compañía y ayuda en la etapa final del proceso. En definitiva, nunca podré corresponder lo suficiente a todas aquellas personas con las que me he encontrado en este largo camino y que me han aportado valor y felicidad a mi vida. Muchas gracias.

RESUMEN

El principal objetivo de esta Tesis Doctoral se ha orientado a analizar el grado de validez interpretativa que aporta sobre cuestiones medioambientales y/o socio-económicas, el estudio del registro de los microfósiles no esporopolínicos (NPP), procedente tanto de contextos arqueológicos como de depósitos de origen no antrópico. Asimismo, se evalúan las posibilidades y limitaciones que presenta este tipo de estudios y las consecuencias interpretativas que se derivan de ellas, mediante referentes de análogos modernos y el estudio de diversos depósitos de la Cuenca Vasco-Cantábrica y de la vertiente sur de los Pirineos occidentales.

La diversidad de NPP engloba tanto esporas fúngicas, algas como restos de invertebrados (exoesqueleto de ácaros, huevas de parásito, etc.), entre otros. Junto al clásico estudio palinológico, los NPP pueden contribuir con interesantes lecturas de eventos o fenómenos de orden ecológico, económico o comportamental (prácticas pastoriles, episodios de incendios, secuencias de erosión e incluso patologías de los seres vivos). El estudio específico de los NPP arrancó en Holanda, a finales de los 70, por parte de B. Van Geel (Van Geel, 1978) y desde entonces, esta aproximación ha ido progresivamente asociada a la Paleopalinología. Sin embargo, la interpretación e información extraída de estos fósiles resulta, en ocasiones, contradictoria (Cugny, 2012). Esto se debe a que apenas se han abordado estudios experimentales dirigidos a identificar las especies propias de cada medio regional y su correspondiente ecología. A tal fin, hemos desarrollado este proyecto desde una perspectiva holística, incluyendo el estudio bibliográfico, el trabajo experimental en análogos modernos y la interpretación de registros fósiles.

El análisis de microfósiles no esporopolínicos no es reciente en la literatura especializada en Palinología, si bien es cierto que supone una novedad en nuestra área de estudio debido a la práctica ausencia de trabajos previos con esta perspectiva. Como ya hemos avanzado, el trabajo de campo lo podemos dividir en dos tipologías: los análogos modernos que tienen como finalidad comprobar la impronta de los NPP en un paisaje conocido y de características controladas, y por otra, los registros fósiles, en los que hemos estudiado la información aportada por dichos microrrestos, habida cuenta de la información disponible en la bibliografía y en nuestras experimentaciones para su interpretación.

Análogos modernos:

- Micorriza *Glomus*: hemos tomado muestras en diversos puntos de nuestra área de estudio con el fin de comprobar si la ecología asignada a este hongo, indicador de procesos erosivos, es válido o no.
- Hongos coprófilos: son esporas que han sido tradicionalmente asociadas a la presencia de herbívoros, ya sea a la megafauna en contextos del Pleistoceno o a la actividad pastoril en momentos holocenos. Hemos tomado muestras en todas las comarcas biogeográficas que componen la Cuenca Vasco-Cantábrica y los Prepirineos, tanto en zonas con presencia de herbívoros domésticos, salvajes o con ausencia de ellos. Con este apartado teníamos la intención de conocer el grado de fiabilidad de dichas esporas para asegurar la presencia de dichos animales.

Registro fósil:

- Ametzagaina (Donosti, Gipuzkoa): es un yacimiento al aire libre del Gravetiense, que rompió con el esquema tradicional de patrones de asentamiento para esas cronologías en la zona cantábrica y pirenaica occidental. La intervención arqueológica se basó en prospecciones, catas y recogida superficial de material debido a la construcción de un parque urbano en la zona. Tan sólo se recuperó industria lítica, que es la que permitió datar el yacimiento.
- Los Husos I y II: son dos abrigos bajo roca situados en la Sierra de Cantabria, cuya ocupación humana tiene lugar desde el Neolítico Antiguo a Época romana. Les caracteriza haber sido utilizados como refugio para el ganado, que ha dejado en el caso de Los Husos II una estratigrafía muy característica basada en la superposición de capas de ceniza (*foumier*), consecuencia de la quema por saneamiento del redil.
- Baltzola (Dima, Bizkaia): es un yacimiento con diferentes períodos de ocupación del Paleolítico medio y superior, Neolítico y Edad de Bronce. En nuestro caso, hemos estudiado la señal polínica de la última de las citadas etapas, correspondiente al Holoceno reciente.
- Belate (Ultzama, Navarra): es un depósito turboso actualmente en estado inactivo del que extraímos una secuencia de cuatro metros con el objetivo de comprobar cuál había sido la evolución del paisaje desde el evento 8.2, datado

en su base, hasta la actualidad. Para ello, llevamos a cabo un análisis multidisciplinar paralelo mediante el estudio de polen, NPP, patrones de incendio y análisis sedimentológico.

Una vez analizado todo este material, hemos llevado a cabo una reflexión crítica sobre el uso, las aportaciones y las limitaciones del análisis de microfósiles no esporopolínicos en los estudios paleopalinológicos. Teniendo en cuenta nuestra experiencia y la literatura empleada, hemos podido observar una serie de contradicciones respecto al sistema óptimo de recogida, procesado y cuantificación de muestras, así como un conocimiento muy limitado acerca de la capacidad de producción y dispersión de los organismos y de la tafonomía implicada en el proceso de conservación/destrucción de los mismos.

Aún y todo, consideramos que, teniendo en cuenta otros *proxies*, la información obtenida a partir del estudio de NPP puede contribuir con datos interesantes acerca de la evolución paisajística y la huella antrópica. Es por ello que finalizamos esta Tesis Doctoral aportando una serie de líneas de investigación futuras en relación a la mejora metodológica de esta disciplina.

I. INTRODUCCIÓN

El principal objetivo de la Paleoecología consiste en reconstruir las condiciones ecológicas del pasado, para lo que se sirve de disciplinas tan variadas como la Geología, Geomorfología, Botánica, Zoología, Climatología o Arqueología (López-Sáez et al. 2013: 270). De entre todas ellas, la que nos ocupa en esta investigación es la Paleobotánica. Esta ciencia se encarga de estudiar los restos fósiles vegetales conservados en depósitos de origen no antrópico (lagos, turberas, travertinos, marismas, sedimentos marinos, etc.) y en yacimientos arqueológicos. Los restos fosilizados susceptibles de ser estudiados pueden dividirse en dos grandes conjuntos: los macrorrestos vegetales, es decir, aquellos que pueden observarse a simple vista (fragmentos de madera, fibras, hojas, semillas, frutos) y los microrrestos (pólenes, esporas, microfósiles no polínicos, fitolitos, gránulos de almidón, etc.). El fin último de la Paleobotánica es determinar la evolución del paisaje vegetal a lo largo del tiempo y definir qué factores han influido en ello (climáticos y/o antrópicos).

La Palinología (del griego *palynein*, que significa dispersar) es la disciplina que estudia los pólenes y esporas (Font Quer, 1953; Pons, 1970). La Paleopalínología es el área de la Palinología dedicada al estudio de los pólenes y esporas fósiles. Todos aquellos pólenes que no cumplen su función reproductiva se depositan en el sedimento de manera estratificada, lo que nos permite una lectura diacrónica de este proceso. Esta fosilización es posible gracias a la composición química de la estructura externa de los granos de polen y de las esporas. En esta estructura del grano de polen, denominada exina, la presencia de la sustancia llamada esporopolenina le confiere al palinomorfo una gran capacidad de resistencia a los procesos postdeposicionales (Sáenz de Rivas, 1976, 1978; D'Antoni, 2008).

Los estudios paleopalínológicos, además de permitirnos reconstruir el desarrollo histórico del paisaje vegetal y sus reiteradas transformaciones como consecuencia de los cambios climáticos y medioambientales, aportan información sobre la interacción del ser humano en su entorno. Podemos conocer de qué modo se reflejan las actividades humanas en el medio, la intensidad de su antropización, qué tipología de paisaje desarrollaron como marco de sus relaciones sociales e incluso, analizada la evolución paleobotánica, adoptar las estrategias más adecuadas para la gestión futura del mismo (Iriarte, 1994; Carrión et al., 1999; Ballut et al., 2012; Conedera et al., 2016; Hernández-Beloqui, 2015). De esta manera, algunos de los temas más investigados en el contexto de vegetación cuaternaria son su aprovechamiento por parte del ser humano, el

desarrollo de la economía productora, la alimentación, los combustibles o la necesidad de aumentar los recursos naturales a lo largo del Cuaternario.

La Paleopalinología es una ciencia relativamente reciente en su desarrollo (siglo XX), a pesar del hecho de que el mecanismo reproductor de las plantas se conociera desde la Antigüedad. Fue necesaria la invención de la microscopía óptica para dar un paso más allá, dando comienzo las primeras investigaciones palinológicas de la mano de N. Grew, que descubrió que la morfología y el tamaño de los pólenes eran propios de cada especie (Grew, 1682). Las primeras aplicaciones de la Palinología en registros sedimentarios tuvieron lugar en las primeras décadas del siglo XX, con el objetivo primordial de datar los contextos analizados, ya que aún no contaban con las técnicas de datación por radiocarbono (Firbas, 1935; Thiessen y Voorhees, 1922). En este sentido, los botánicos suecos L. von Post, A. von Walterstorff y S. Lundquist fueron los pioneros en tratar de conocer las razones de la evolución del paisaje vegetal en relación al clima y a la presencia del ser humano (Von Post, 1916). Con posterioridad, R. P. Wodehouse (1935) realizó una de las primeras compilaciones de la estructura e identificación de los tipos polínicos. Asimismo, los trabajos de J. Iversen (Iversen, 1949, 1964) son de obligada mención en la Historiografía de esta disciplina, ya que a raíz de los mismos, la Paleopalinología se convirtió en una verdadera herramienta para la reconstrucción del paisaje vegetal.

La Paleopalinología se basa en varios postulados (Reille, 1990; Iriarte-Chiapusso, 1994;):

- La veracidad de los resultados depende, principalmente, de la precisión y de la integridad del método (muestreo, proceso de laboratorio, identificación de los palinomorfos).
- La lluvia polínica fósil refleja la vegetación antigua de la misma forma que la lluvia polínica actual se corresponde a la vegetación presente.
- El depósito y la conservación de pólenes y esporas no modifican la imagen de la lluvia polínica.
- La composición y la relación entre los porcentajes de los estratos arbóreo y no arbóreo son el reflejo de la variabilidad climática, siempre que no existan procesos de antropización del paisaje.
- Han de tenerse en cuenta las asociaciones vegetales representadas y no los taxones individualmente.

- La localización geográfica del depósito le confiere unas características particulares debido a su altitud, latitud, orientación, etc.
- La información obtenida debe correlacionarse con la de otras disciplinas.

La aplicación de los estudios paleopalinológicos en la Península Ibérica comenzó con los trabajos en varias turberas de Galicia por parte de F. Bellot y E. Vieitez en la década de los 40, desde una perspectiva paleofitogeográfica (Bellot y Vieitez, 1945). A ellos les siguieron los trabajos de investigación de J. Menéndez Amor y F. Florschütz sobre depósitos de origen no antrópico (Menéndez-Amor, 1950; Menéndez-Amor y Florschütz, 1961). En los años 70 y 80, aumenta el número de estudios realizados en yacimientos arqueológicos de la región cantábrica. Esta labor, iniciada por Arl. Leroi-Gourhan (Leroi-Gourhan, 1966, 1971, 1980; Leroi-Gourhan y Renault-Miskovsky, 1977), fue ampliada por V. Clark (Clark y Menéndez-Amor, 1975; Clark y Clark, 1975), A. Boyer Klein (Boyer-Klein, 1976, 1981) y P. López-García (López-García, 1981). A partir de ese momento, también se intensifica este tipo de análisis en nuestra área de estudio. M. Dupré-Ollivier (Dupré-Ollivier, 1984), C. Peñalba (Peñalba, 1989), M.F. Sánchez-Goñi (Sánchez-Goñi, 1992), M.J. Iriarte-Chiapusso (Iriarte-Chiapusso, 1994) o M. J. de Isturiz (Isturiz, 1997).

A pesar de que en la actualidad ha aumentado considerablemente el número de especialistas y análisis publicados, existen todavía importantes lagunas de información, tanto desde el punto de vista cronológico, como geográfico, que se derivan de complejas y diversas problemáticas tales como la disponibilidad de depósitos, sus características, la prospección del territorio, la secuencia sedimentaria o los procesos tafonómicos. Ningún tipo de depósito queda libre de limitaciones, de tal manera que podemos encontrarnos ante la existencia de hiatos sedimentarios, lagunas polínicas (procesos de conservación diferencial, procesos tafonómicos causados por diferentes tipos de agentes como animales o humanos) y/o alteraciones de la posición primaria del sedimento (Iriarte-Chiapusso, 1997, 1998; Hernández-Beloqui, 2015). Por ello, resulta de vital importancia analizar junto al polen los procesos postdeposicionales acaecidos en el registro sedimentario, además de evaluar los datos proporcionados por las demás disciplinas implicadas en el estudio del depósito (natural o arqueológico) en su conjunto.

En las preparaciones para el estudio palinológico, tanto de depósitos naturales como de yacimientos arqueológicos, se preservan junto al polen otro tipo de

microrrestos: los microfósiles no esporopolínicos¹. Esta denominación engloba diferentes tipos de organismos como esporas fúngicas, algas, bacterias, estomas y restos de invertebrados, que han atraído la atención de numerosos expertos desde hace casi cuatro décadas (van Geel y van der Hammen, 1978). Dichos microfósiles contienen diversas moléculas orgánicas, tales como la esporopolenina, quitina (polímero de glucosa nitrogenada) o pseudoquitina, que explican la resistencia de los distintos tipos de NPP ante los procesos postdeposicionales (Limaye et al., 2007). Junto al clásico estudio palinológico, los NPP pueden contribuir con interesantes lecturas de eventos o fenómenos de orden ecológico, económico o comportamental (prácticas pastoriles, episodios de incendios, secuencias de erosión e incluso patologías de los seres vivos).

Dada la cuestión de la heterogeneidad existente en el mundo de los NPP, por lo general, su análisis comporta un fuerte contenido exploratorio en términos de determinación taxonómica, terminología e interpretación (Cugny, 2012). Es más, esta particularidad ha supuesto una limitación en el interés y la posibilidad de investigar y establecer claramente sus valores como indicadores ecológicos (Doyen y Etienne, 2017). De hecho, tan sólo para un limitado número de NPP es posible relacionar sus morfotipos con los correspondientes organismos vivos, y establecer su utilidad específica como indicadores de condiciones ecológicas y de sustrato específicas (Cugny, 2012). A modo de ilustración de esta problemática, en la base de microfósiles no esporopolínicos que hemos elaborado con motivo de esta Tesis Doctoral hemos reunido un total de 1384 restos, de los cuales 992 no cuentan con ninguna suerte de adscripción taxonómica.

I.1. Hipótesis y objetivos de la tesis

Ante la diversidad de taxones que componen el conjunto de microfósiles no esporopolínicos, consideramos oportuno realizar un análisis crítico sobre su potencialidad y el tipo de información que podemos obtener de ellos, ya que conforman un gran “cajón de sastre”. La motivación inicial de este proyecto vino dada por la constatación de que la interpretación y conclusiones extraídas de estos restos fósiles resultan, en ocasiones, contradictorias (Cugny, 2012). La ausencia de estudios experimentales dirigidos a identificar las especies propias de cada medio regional y su

¹ En adelante, el término microfósiles no esporopolínicos puede ser sustituido por las siglas NPP, que corresponden a su denominación en inglés (*non-pollen palynomorphs*).

correspondiente ecología condicionan notablemente esta situación. A ello se le une que, al no contar con un tipo de preparación, ni tratamiento químico específicos para cada tipo de microfósil no esporopolínico, y emplear habitualmente el estudio de otros microfósiles como los pólenes y esporas, puede verse afectada su representatividad (Burjachs et al., 2003; Chambers et al., 2010). Cada vez más, se está proponiendo la necesidad de investigar en este campo y obtener de este modo una metodología específica para cada tipo de microorganismo con el fin de evitar visiones sesgadas (Mertens, 2009; Anastasiou y Mitchell, 2013; Payne et al., 2012).

Uno de los objetivos de esta Tesis, de orientación fundamentalmente metodológica, es comprobar si existen contradicciones entre las ecologías dadas a algunos de estos microfósiles en los estudios paleoambientales respecto a su ecología actual. Asimismo, pretendemos evaluar si son buenos *proxies* para rastrear determinadas actividades humanas y/o eventos ecológicos. A tal fin, hemos llevado a cabo dos experimentaciones mediante análogos modernos, con el análisis de muestras pertenecientes a sedimentos superficiales actuales. En primer lugar, hemos analizado el grado de fiabilidad de *Glomus*, taxón asociado a eventos de erosión (Anderson et al., 1984). En segundo lugar, hemos estudiado los hongos coprófilos, que viven sobre los excrementos de animales y cuyo registro en los estudios paleopalínológicos se ha utilizado para rastrear la extinción de los grandes mamíferos (Comandini y Rinaldi, 2004) y, sobre todo, para estimar las actividades ganaderas en una determinada área (Gauthier et al., 2010). Igualmente, dentro de los propios hongos coprófilos hemos estudiado cuáles son los taxones que permiten indagar mejor en estos fenómenos. Con este trabajo, pretendemos verificar si existen diferencias significativas entre los animales salvajes y domésticos en función del tipo de hongo coprófilo que anidan, y también, si las especies fúngicas son ubicuas o varían dependiendo de la zona geográfica. Esta experimentación proyectaría luz sobre unas actividades (las ganaderas) mucho más difíciles de determinar directamente a través del análisis polínico que las agrícolas. La razón de habernos centrado en el análisis de micorrizas y de hongos coprófilos se deriva de dos motivos, principalmente. El primero de ellos es de naturaleza pragmática, habida cuenta de que el tema a investigar debe acotarse por cuestiones de tiempo y recursos. Por otra parte, en el proceso de selección de NPP para someterlos a pruebas de comprobación de potencialidad ecológica, nos fijamos en aquellos taxones más frecuentes en la bibliografía acerca de registros fósiles y, de entre

ellos, los que pudieran enriquecer más nuestra interpretación paleoambiental y arqueológica.

Los resultados obtenidos en estas experimentaciones se han aplicado en el estudio de las secuencias fósiles de NPP de cuatro yacimientos arqueológicos (Ametzagaina, Los Husos I, Los Husos II y Baltzola) y una turbera (Belate), cuyos análisis polínicos habían sido previamente realizados. Esta selección se ha realizado con el fin de poder contrastar las diferencias y/o similitudes de los registros de NPP tanto de sociedades cazadoras-recolectoras como productoras, y de este modo, valorar su capacidad discriminante para los rasgos diferenciales de ambos estadios socioeconómicos: impacto antrópico en el paisaje, cultivos, actividades ganaderas y consecuente eutrofización del terreno y modificaciones en la vegetación, etc.

El primer problema que nos hemos encontrado al enfrentarnos a este proyecto de investigación, ha sido la inexistencia de unos atlas de identificación e interpretación de los microfósiles no esporopolínicos. Existen trabajos de referenciales no extensos y realizados con criterios diferentes (Cugny, 2012). Por este motivo, es frecuente encontrar el mismo tipo bajo diversas denominaciones. Ante esta situación, decidimos llevar a cabo una recopilación de toda la información sobre este tema y elaborar una base de datos sistemática, incluida en el capítulo de Metodología y en los Anexos.

El marco geográfico seleccionado para este proyecto se encuentra en el tercio norte peninsular, extendiéndose desde la Cuenca Vasco-Cantábrica, pasando por el alto valle del Ebro y llegando hasta los Pirineos occidentales. Esta decisión se ha tomado teniendo en cuenta la notable biodiversidad de este territorio, ya que alberga variadas orografías y bioclimas contrastados (ambiente oceánico, mediterráneo, continental o subalpino) en escasas distancias lineales.

A día de hoy, esta Tesis Doctoral constituye el primer trabajo crítico sobre la potencialidad del estudio de los microfósiles no esporopolínicos en el territorio descrito. Existen algunos trabajos precedentes (Hernández-Beloqui, 2015; Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2016), pero en ellos solamente se ha procedido a identificar los microrrestos sin cuestionar la validez del método.

I.2. Estructura de la tesis

Este trabajo se estructura en cuatro grandes bloques. En el primero (capítulos I y II), exponemos el marco contextual en el que se sitúa la presente investigación. El segundo bloque (capítulo III) recoge la metodología empleada. En el tercer bloque (capítulo IV), exponemos los resultados obtenidos tanto en la experimentación de análogos modernos (*Glomus* y hongos coprófilos) como en la lectura de los registros fósiles. Por último, en el cuarto bloque (capítulos V y VI) realizamos la interpretación crítica de los resultados obtenidos y una síntesis de las conclusiones derivadas de ella. Al final del mismo, hemos incluido la bibliografía (VII) y un apartado de Anexos (VIII).

El marco de investigación cuenta con el objetivo fundamental de describir el contexto que dio lugar a la puesta en marcha de esta Tesis Doctoral. En este sentido, es fundamental conocer las investigaciones previas sobre el significado, metodología y utilidades de los microfósiles no esporopolínicos, así como las contradicciones y problemáticas recogidas en la bibliografía. Asimismo, en este primer bloque delimitamos el marco geográfico en el que llevamos a cabo el trabajo de investigación empírico con el fin de resolver nuestra hipótesis de partida. En él, aportamos información acerca de la geomorfología, el clima, el paisaje y la vegetación actuales.

Al tratarse de un trabajo de orientación principalmente metodológica, en el tercer capítulo hemos dedicado especial atención a llevar a cabo una descripción pormenorizada del procedimiento empleado para el estudio sistemático de los NPP. Por una parte, describimos las diferentes tipologías taxonómicas de NPP registradas hasta la fecha y por otra, el sistema de recogida de muestras, el tratamiento físico-químico de las mismas, el método de identificación, recuento y representación tanto de polen como de NPP, en los contextos de experimentaciones de análogos modernos y en el registro fósil.

Como ya hemos avanzado previamente, el cuarto capítulo recoge los resultados de la Tesis Doctoral. A su vez, podemos subdividir este apartado en dos dinámicas bien diferenciadas aunque complementarias: los resultados obtenidos de las experimentaciones de análogos modernos y los procedentes de la lectura de NPP de registros fósiles. Los primeros tienen como fin principal comprobar la validez de uso de las esporas de *Glomus* para deducir fenómenos de erosión y de los hongos coprófilos para comprobar la presencia de actividades agropecuarias en la zona de estudio; los

segundos contribuyen a enriquecer la información de depósitos naturales o arqueológicos, cuyos análisis polínicos ya habían sido previamente realizados.

En el bloque que aúna discusión y conclusiones, a raíz del análisis conjunto del material bibliográfico y el trabajo empírico en nuestra área de estudio, expuestos en los capítulos anteriores, procedemos a exponer las reflexiones metodológicas sobre el uso de NPP en la disciplina de la Paleopalinología.

Por último, hemos incluido la bibliografía relacionada a lo largo del texto, seguida de un apartado de Anexos en el que recogemos la descripción de los NPP hallados a lo largo de la investigación, la base de datos que aúna de manera sistemática los microfósiles no esporopolínicos registrados en la bibliografía (en formato digital) y los diagramas de Los Husos I, Los Husos II y Belate que, por su considerable amplitud, nos hemos visto obligados a presentarlos de manera separada a sus correspondientes capítulos.

II. ANTECEDENTES Y ESTADO DE LA CUESTIÓN

El presente capítulo tiene por fin mostrar detalladamente el contexto geográfico y el marco de investigación en los que se inserta la Tesis Doctoral. Conocer dichas coordenadas nos permitirá comprender mejor la hipótesis de partida y los objetivos de la misma.

II.1. Marco geográfico

La zona de estudio seleccionada para el desarrollo de esta Tesis Doctoral comprende el suroeste de los Pirineos, el sector oriental de la región cantábrica y el alto valle del Ebro (Comunidades Autónomas del País Vasco y Navarra) (Fig. II.1).

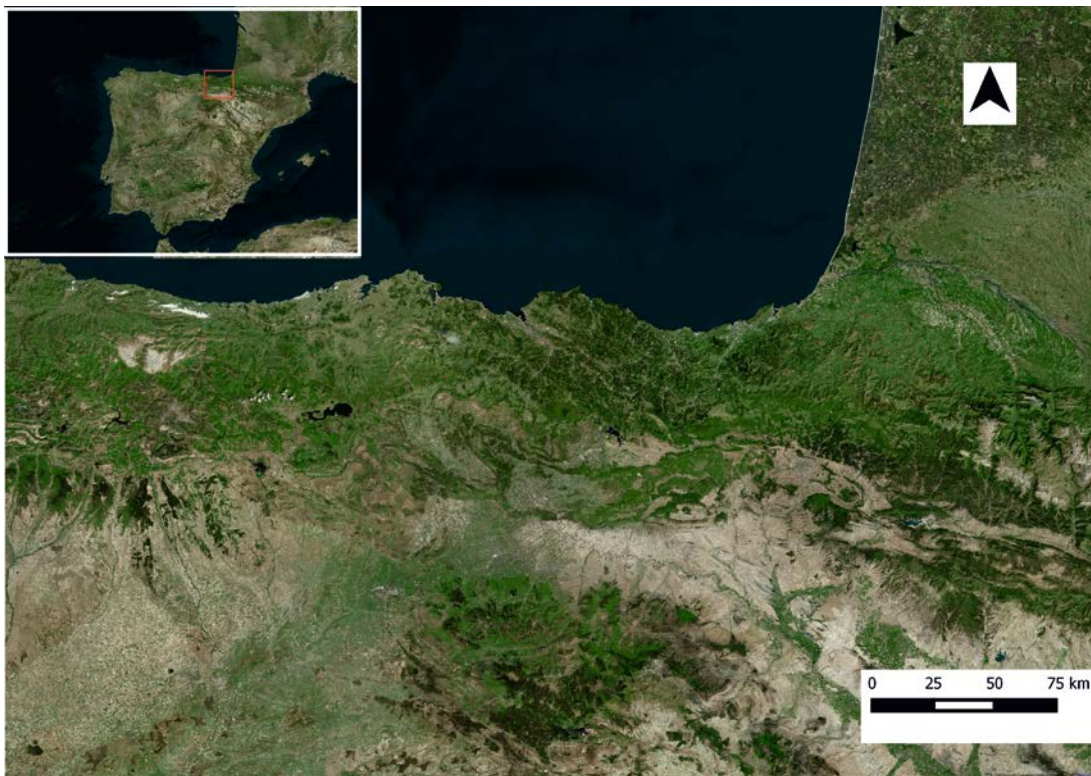


Figura II. 1. Mapa del área de estudio

Hemos seleccionado este espacio por la notable biodiversidad ambiental y paisajística que lo caracterizan, a pesar de su exigua extensión. En él es posible vislumbrar, desde paisajes de tipo subalpino (Pirineos occidentales) a otros de carácter propiamente mediterráneo (valle del Ebro) (Meaza, 2004). Esta variabilidad se deriva de dos características fundamentales: por un lado, la orografía del terreno y, por otro, las variaciones climáticas entre la costa y el interior (Gómez Piñeiro et al., 1999). Respecto a las características morfológicas, hemos de reseñar que las principales cadenas montañosas siguen un eje este-oeste, lo cual implica importantes consecuencias

ambientales debido a que la influencia del mar disminuye considerablemente, a medida que avanzamos hacia el sur, como resultado del Efecto Foehn (Gómez Piñeiro et al., 1999; Iriarte-Chiapusso, 2009; Meaza, 2004).

El marco geográfico elegido se sitúa entre las latitudes 43° 32' 30'' y 41°54'34'' norte, y 0°43'22'' y 3°20'30'' oeste, contando con una extensión en total de unos 20644 km² (Gómez Piñeiro, 1985). Es de destacar su condición de enlace entre la Península Ibérica y el continente europeo, en el extremo occidental del sur de los Pirineos (Meaza, 2004). En relación a esta localización estratégica y su función de encrucijada, ya se han desarrollado diversos estudios que, mediante una mirada diacrónica, se retrotraen en el tiempo con el fin de obtener una información más completa sobre la ruta occidental del poblamiento peninsular (Arrizabalaga et al., 2016). En la exposición de las principales características de este territorio, hemos distinguido cuatro biozonas: atlántica, pirenaica, de transición y ribera del Ebro (Fig II.2).

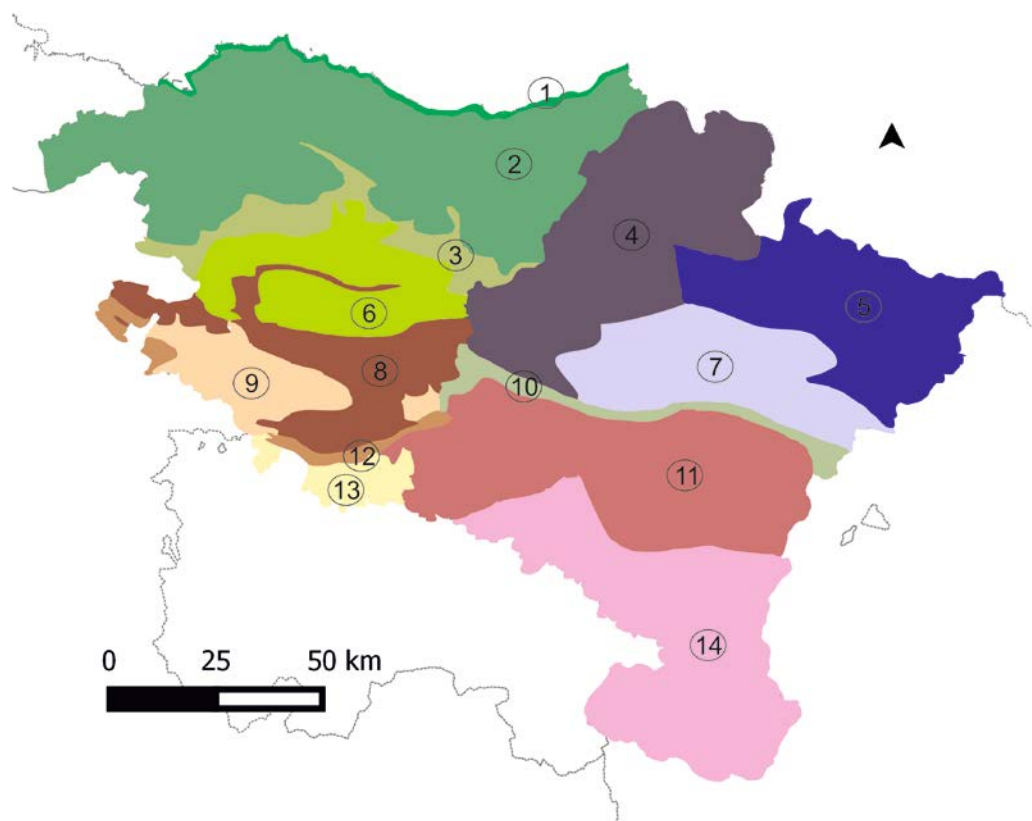


Figura II. 2. Comarcas biogeográficas del área de estudio².

² 1) Franja litoral; 2) Valles atlánticos; 3) Montañas septentrionales; 4) Navarra húmeda; 5) Zona pirenaica; 6) Valles subatlánticos; 7) Cuencas intermedias; 8) Montañas y altos valles de transición; 9) Valles submediterráneos; 10) Sierras exteriores; 11) Navarra media; 12) Montañas meridionales; 13) Rioja Alavesa; 14) Ribera navarra.

II.1.1. Zona atlántica

La zona atlántica se localiza al norte de nuestra área de estudio, comprendiendo la franja litoral, los valles de la vertiente cantábrica, las montañas septentrionales y la Navarra húmeda.

II.1.1.1. Franja litoral

La franja litoral cuenta con una longitud de casi 200 km, tratándose de una costa joven, de inmersión, con un perfil rectilíneo y de carácter abrupto. Es por ello que destacan los acantilados marinos frente a las playas, arenales y marismas. El clima es templado, con temperaturas suaves en verano y prácticamente sin heladas en invierno. Las precipitaciones son elevadas, aumentando la pluviosidad de este a oeste. Su litología, aunque variada, se caracteriza por las facies flyschoides (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

Las condiciones ecológicas para la vida vegetal son bastante adversas debido al aporte continuo de sales, la escasez de suelo y los fuertes vientos, por lo que la vegetación arbórea no es especialmente abundante (Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008). Además, se trata de una zona densamente urbanizada y concurrida, en la que la construcción masiva y el acondicionamiento de la costa con fines lúdicos han provocado el deterioro de la vegetación (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). En la franja litoral, podemos vislumbrar tres tipos de hábitat diferentes:

- a. Acantilados. En el estrato arbóreo, apenas encontramos algunos tamarices (*Tamarix gallica*) debido a las características morfológicas del propio relieve, sumadas a las condiciones adversas anteriormente fijadas. La parte basal de los acantilados reúne plantas como el hinojo marítimo (*Crithmum maritimum*) o llantén marítimo (*Plantago marítima*). Según ascendemos por el mismo, es posible registrar festuca roja (*Festuca rubra*), seguido de brezales, argomales y prebrezales.
- b. Arenaless. Destaca el carrizo (*Ammophila arenaria*) y conforme avanzamos hacia el interior, las comunidades de prebrezal (*Genista hispanica* subp. *occidentalis*, *Erica vagans*) y brezal costero (*Erica lusitanica*, *Ulex europaeus*). La representatividad de la vegetación costera se halla extremadamente fragmentada y alterada, a pesar de haberse llevado a cabo

algunos intentos de fijar las dunas mediante, entre otros, plantaciones de pino marítimo (*Pinus pinaster* subsp. *maritima*).

- c. Marismas. Influidos por la salinidad y las mareas, la vegetación dominante son las praderas acuáticas de sedas de mar (*Zostera marina* y *Z.noltii*). A estas le siguen bandas de especies halófitas y nitrófilas, como las borrazas (*Spartina maritima* y *S. alterniflora*). Por último, nos encontramos juncuales marinos que son finalmente sustituidos por comunidades de lastón de las marismas (*Elymus pycnanthus*) y gramas (*Elytrigia repens*).

Algunos de los análisis paleopalinológicos llevados a cabo en esta área proceden de los yacimientos de Pico Ramos (Iriarte-Chiapusso, 1994) y Herriko Barra (Iriarte-Chiapusso et al., 2005), así como del depósito natural de las marismas de Urdaibai (Iriarte-Chiapusso et al., 2006).

II.1.1.2. Valles atlánticos

Esta comarca comprende buena parte de la vertiente cantábrica y una pequeña zona del norte de Álava, limitando al norte con la franja litoral, al este con el macizo de Cinco Villas, al oeste con los Montes de El Mazo-Ranero y el Valle de Mena, y al sur con la divisoria de aguas cantábrico-mediterránea (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Gran parte de la comarca está constituida por terrenos mesozoicos, compuestos principalmente por areniscas y argilitas, dando lugar a suelos predominantemente ácidos. Otro tipo de materiales geológicos predominantes en la región son las calizas de origen arrecifal y los basaltos submarinos en zonas margo-calizas (Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994). El relieve es muy pronunciado, caracterizado por una serie de montañas y colinas atravesadas por valles estrechos en dirección, principalmente, sur-norte. Su clima cuenta con caracteres oceánicos, que se manifiestan a través de temperaturas suaves (inviernos benignos y veranos no muy cálidos), escasa oscilación térmica y precipitaciones abundantes (normalmente superiores a los 1200 mm) y bien repartidas a lo largo del año (Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008).

Las cuencas vasco-cantábricas presentan un carácter torrencial debido a su escasa longitud y a las fuertes pendientes. Además, su caudal absoluto es modesto y apenas cuenta con áreas de retención o flujo lento (Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994). A ello hemos de añadir que se encuentran fuertemente afectados por la acción humana,

debido a la intensa ocupación del hábitat, el aumento de residuos sólidos y los vertidos (ONDOTTEK, 2005).

Podemos afirmar que el dominio vegetal de las etapas maduras pertenece a los robledales éutrofos (*Quercus robur*), que dan cabida a un estrato arbóreo, arbustivo y herbáceo muy variado (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Una de las principales características de este bosque mixto es que no existe un predominio de una especie arbórea sobre otra, tal vez debido a factores ambientales particulares como el afloramiento de calizas (Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008). De esta manera, podemos reconocer con relativa frecuencia hayas (*Fagus sylvatica*), a pesar de ser más propias de mayores cotas, lo cual es una particularidad propia de los Valles atlánticos. Acantonado en la costa vizcaína y parte de la guipuzcoana, el encinar cantábrico (*Lauro nobilis-Quercetum ilicis*) supone una formación vegetal muy particular, probablemente de carácter relíctico. Los factores que permiten esta impronta mediterránea en el área atlántica son el clima y su localización en plataformas kársticas, cuyas fisuras absorben el exceso de agua. Los márgenes fluviales están bordeados de vegetación típica de ribera, principalmente alisedas (*Alnus*), y, en menor medida, fresnedas (*Fraxinus*), olmedas (*Ulmus*) y saucedas (*Salix*). En la etapa de sucesión al estrato arbóreo, las formaciones arbustivas dominantes son el brezal-argomal-helechal, el retamar de *Cytisus* y *Adenocarpus*, y el prebrezal atlántico (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Los prados de siega son las formaciones herbáceas que mejor caracterizan el paisaje del dominio de los robles, además de las repoblaciones forestales. De hecho, en la segunda mitad del siglo XX fueron las plantaciones con especies de crecimiento rápido, especialmente el pino insigne (*Pinus insignis*), y los prados los que prácticamente monopolizaron el espacio no urbanizado (Ibarrondo-Ainz, 1996). Además, los lastonares de *Brachypodium pinnatum* cuentan con cierto protagonismo en los ribazos y prados abandonados. En definitiva, podemos afirmar que la vegetación ha sufrido durante los últimos siglos una fuerte degradación a causa de una intensiva explotación por parte del ser humano con diferentes fines económicos (industria naval, carbonera, actividades pastoriles).

Si bien es cierto que podemos aceptar los rasgos anteriores como válidos, siempre en un contexto de visión panorámica y general, debemos comprender que la propia topografía del terreno y su ubicación meridional favorece el surgimiento de

ostensibles variaciones dentro de la propia vertiente (Gómez Piñeiro et al., 1999; Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008).

En este territorio destacan los análisis palinológicos de Intxur (Peñalver y Uriarri, 2002) y Buruntza (Iriarte-Chiapusso, 1997).

II.1.1.3. Montañas septentrionales

En esta comarca incluimos las sierras que constituyen la divisoria de aguas cántabro-mediterránea, así como las montañas situadas al norte de ella. Entre las Montañas septentrionales, destacan las Sierras de Ordunte (1335 m), Salvada (1178 m), Gorbea (1475 m), Montañas del Duranguesado (1296 m), Aizkorri (1551 m) y Aralar (1427 m) (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

El clima es frío y muy lluvioso, llegando a los 2600 mm de precipitación en el extremo nororiental. Las nieblas son frecuentes durante todo el año. En invierno, especialmente en los puntos de mayor altitud, son frecuentes las nevadas, así como las fuertes heladas (Meaza, 2004).

Si atendemos al sustrato, las formaciones vegetales se pueden dividir entre las que se asientan sobre calizas duras del Cretácico, afectadas por fuertes fenómenos kársticos (Peñas de Ranero, Gorbea vizcaíno, Duranguesado, Aizkorri, parte de Alzaina, Ernio, Izarraitz y parte de Aralar) y las que se encuentran en montañas silíceas (Ordunte, Triano, Ganekogorta, Gorbea alavés, Oiz, Urkilla-Elgea, Peñas de Aia), de perfil redondeado y con predominio de areniscas. En las primeras, dominan los hayedos calcícolas y las praderas montanas, fundamentalmente empleadas por la ganadería trashumante de valle y montaña (Bodego, 2014). En las segundas, las formaciones vegetales más extendidas son el hayedo acidófilo y el marojal en las etapas de sustitución del anterior. Otros bosques de esta comarca, como el robledal de roble albar (*Q. petraea*) y el abedular (*Betula alba*), quedan constreñidos a pequeñas superficies y su presencia es puntual. Las comunidades de brezal-argomal-helechal se encuentran ampliamente extendidas, especialmente en las zonas silíceas, mientras que en las de calizas, destacan los prebrezales atlánticos, los espinares petranos y el espinar de orla forestal (en las lindes de los bosques). Respecto a las agrupaciones herbáceas, las praderas montanas de diente, los lastonares de *Brachypodium pinnatum* y los pastos silicícolas de pelo de lobo (*Agrostis curtisii*) han sustituido considerablemente a los bosques primitivos. Además, los terrenos rocosos se encuentran colonizados por los

bosques de crestón y pie de cantil calizo (arce menor -*Acer campestris*-, avellano -*Corylus avellana*-, fundamentalmente), los espinares petranos (*Crataegus monogyna*), los enebrales rastreros (*Juniperus communis*) y los pastos petranos calcícolas de rompebarrigas (*Festuca indigesta*) y cárices (*Carex caryophyllea*). La intervención antrópica en el paisaje, especialmente motivada por las actividades ganaderas, ha provocado la aparición de vegetación ruderal, nitrófila y antropógena también en las Montañas septentrionales: cardo lanudo (*Cirsium eriophorum*), ortiga verde (*Urtica dioica*), geranios pirenaicos (*Geranium pyrenaicum*) y cardo almizclero (*Carduus nutans*) (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

En las Montañas septentrionales, podríamos destacar el análisis de la turbera de Saldropo (Peñalba, 1989; García Antón et al, 1989).

II.1.1.4. Navarra Húmeda

Los límites de esta biozona se localizan en la frontera con Francia al norte y al oeste, Sangüesa al este y las sierras de Urbasa y Andía al sur. La comarca recibe la influencia de las masas húmedas procedentes del Atlántico, razón por la cual las precipitaciones son abundantes (más de 1800 mm anuales), sin que llegue a darse sequía estival. Su régimen térmico es muy regular debido al carácter atemperante del mar (temperatura media anual de 14°C) y carece de períodos de heladas continuas (Pejenaute-Goñi, 2002).

Los ríos de la Navarra Húmeda son de corto recorrido y su cuenca es pequeña. Tienen un carácter pluvial, lo cual implica que llevan un elevado caudal en los meses de mayores precipitaciones, contando todos los valles cantábricos con un balance hídrico excedentario (Floristán Samanes, 1995b).

El piso colino, entre 0 y 400-600 m de altitud, estaría potencialmente cubierto por robledales, actualmente muy mermados y refugiados en el noroeste. Se localiza sobre sustratos ácidos y suelos húmedos y profundos, ligeramente lixiviados (tierras pardas ácidas), por lo que aparece esencialmente en vaguadas, fondos de valle húmedos o colinas bajas. Suele ir acompañado de avellanos, fresnos, marojos (*Quercus pyrenaica*), castaños (*Castanea sativa*), acebos (*Ilex aquifolium*), etc., con abundantes brezos al aclararse el bosque, así como un estrato herbáceo rico en plantas acidófilas. En las laderas soleadas, generalmente sobre suelos permeables, entre 400-700 m de altitud, se desarrollan los marojales. Por encima de las anteriores formaciones, en el piso

montano, hay grandes masas de hayedos, cuya extensión se ve favorecida por la humedad atmosférica y por el estancamiento de nubes y de niebla. Puede ir acompañada de acebos, tejos (*Taxus baccata*), olmos de montaña (*Ulmus glabra*) o serbales (*Sorbus aria*, *S. aucuparia*). Apenas aparece un estrato arbustivo (brezos, arándanos), menguado por la falta de luz y competencia entre las diversas especies vegetales por los nutrientes. Por el contrario, sobre la densa capa de hojarasca abundan las plantas geófitas de carácter prevernal y numerosas epífitas. En el sector oriental de la región y sobre suelos profundos, húmedos y fértiles, se desarrollan algunas formaciones mixtas de hayedo-abetal, acompañados de tilos (*Tilia*), tejos, olmos de montaña, arces, serbales, sauces, etc. Junto a estas formaciones aparecen puntualmente algunos robledales de roble albar (*Quercus petraea*), frecuentes sobre suelos no muy profundos y en ambientes relativamente soleados. Está acompañado de alisos, hayas, fresnos, tejos, olmos, arces y robles (Peralta, 2013).

Muchas de estas formaciones vegetales se han talado, especialmente en los niveles más bajos, y se han sustituido por prados y castañares. La degradación de los bosques atlánticos ha dado lugar a una importante pérdida de fertilidad del suelo por lixiviación de nutrientes (Floristán Samanes, 1995b). Tras la degradación del bosque maduro y del estrato arbustivo alto, se genera una comunidad arbustiva (helechal-brezal-argomal) extendida por las labores de siega y quema, constituida por tojos (*Ulex europaeus*), brezos (*Erica arborea*, *E. cinerea*, *E. vagans*, *Daboecia cantábrica*, *Calluna vulgaris*) y abundantes helechos (utilizados tradicionalmente como cama para el ganado).

En la Navarra Húmeda hemos de destacar el análisis de la turbera de Belate (Peñalba, 1989), puesto que el registro complementario de microfósiles no esporopolínicos forma parte de este trabajo. Asimismo, en esta zona se han llevado a cabo otros estudios paleopalínológicos en los depósitos de Atxuri o Quinto Real (Galop et al., 2000; Monna et al., 2004).

II.1.2. Zona pirenaica

En los sectores más elevados del noreste hay ambientes bioclimáticos de alta montaña, muy diferentes de los submediterráneos o subatlánticos de las laderas medias. Las condiciones ecológicas impiden la pervivencia del árbol, puesto que el período vegetativo se acorta en exceso. Existen grandes contrastes térmicos, fuertes y frecuentes

heladas, gran evapotranspiración y un manto nival potente y persistente que dificultan su desarrollo (Floristán Samanes, 1995a; Gómez Piñeiro et al., 1999).

Las comunidades forestales típicas de las laderas medias, como los hayedos, robledales o abetales, desaparecen como consecuencia del acortamiento del período vegetativo y son sustituidas por especies adaptadas al rigor térmico de la alta montaña a una fuerte insolación y luminosidad, a los efectos mecánicos y desecantes del viento, a las heladas y a ambientes edáficos en general muy pobres, poco desarrollados y a menudo inestables, como consecuencia de una actividad periglacial intensa (Floristán Samanes, 1986, 1995b). La principal especie arbórea que encontramos es el pino negro (*Pinus uncinata*), que da paso, cuando aumenta la altitud, a comunidades arbustivas de carácter supreforestal, destacando la azalea de montaña (*Rhododendron ferrugineum*), el enebro rastrero (*Juniperus communis* spp. *nana*), arándanos (*Vaccinium*), camarinas negras (*Empetrum nigrum*), serbal de los cazadores (*Sorbus aucuparia*), nísperos falsos (*S. chamaemespilus*), zarzas de piedra (*Rubus saxatilis*), etc., siendo abundantes también las herbáceas de carácter acidófilo, los musgos y líquenes. A medida que se desciende por los valles, la influencia mediterránea y la desecación son más acusadas. Así, se desarrollan pinares más abiertos, enebros enanos, sabina rastrera (*Juniperus sabina*), gayuba y algunas gramíneas (*Festuca indigesta*, *F. gautieri*) y leguminosas como el trébol (*Trifolium thalii*) o la vulneraria de montaña (*Anthyllis montana*). Por encima del piso subalpino se desarrollan algunos retazos de comunidades adscribibles al piso alpino, como los cerrillares pirenaicos. Una consecuencia de la actividad ganadera es la extensión de los prados de diente o siega hacia cotas más bajas potencialmente forestales (Peralta, 2013).

II.1.3. Zona de transición

La zona de transición, como su nombre indica, se encuentra a caballo entre la zona atlántica y la mediterránea. La caracterización de las diferentes comarcas de este territorio está definida por la mayor influencia de una u otra.

II.1.3.1. Predominio de influencias oceánicas

Los territorios de predominio de influencias oceánicas podemos subdividirlos a su vez entre los Valles subatlánticos y las Cuencas intermedias.

II.1.3.1.1 Valles subatlánticos

Se sitúan entre las montañas de la divisoria de aguas cántabro-mediterránea y las Montañas de Transición, comprendiendo el fondo de los valles alaveses de Kuartango, Zuia, Llanada y Barrundia. El relieve es suave, con amplios llanos y leves cerros y una altitud media entre los 500 y 700 metros. La red hidrográfica, comprendida fundamentalmente por los ríos Baias y Zadorra, marca el límite con los valles submediterráneos (Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994).

El clima de la comarca se caracteriza por unas temperaturas medias templadas, pero con una fuerte inversión térmica, con frecuentes e intensas heladas en invierno. La precipitación anual gira en torno a los 700-900 mm (clima subhúmedo), con casi un mes de sequía estival (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Respecto al sustrato geológico, dominan las margas del Cretácico Superior, muchas veces sepultadas por depósitos cuaternarios (Bodego, 2014). El paisaje se encuentra fuertemente antropizado ya que, gracias a las suaves pendientes y la profundidad del suelo, las condiciones resultan óptimas para su cultivo, sobre todo en la zona meridional, mientras que las actividades ganaderas son más propias del norte. La vegetación no afectada por las actividades del ser humano se caracteriza por el dominio del robledal (*Quercus robur*), que se ve favorecido por las nieblas de verano y la humedad del suelo, de la cual huyen los quejigos (*Quercus faginea*) y hayas, localizados en las laderas de los cerros. Cabe hacer la distinción entre robledales eútrofos (sobre arcillas, margas o terrenos de aluvión, con abundante reserva de agua) y acidófilos (terrenos silíceos con suelo de superficie arenosa, a veces arcillosa, y ácidos). El quejigal subcantábrico por su parte, domina los cerros y faldas de las montañas circundantes con sustrato margoso, destacando sus hojas marcescentes entre los robles y las hayas (Gómez Piñeiro et al., 1999). El estrato arbustivo se compone por brezales-argomales (*Erica* spp., *Ulex* spp.), brezales altos (*Erica arborea* subsp. *riojana*, *Vaccinium myrtillus*), espinares de orla forestal como el majuelo (*Crataegus monogyna*), el espino navarro (*C.laevigata*), el cornejo (*Cornus sanguinea*) o el barbadejo (*Viburnum lantana*) y los prebrezales margosos (*Erica vagans*, *Genista hispanica* subsp. *occidentalis*, *Brachypodium pinnatum*). La agrupación herbácea más abundante la constituyen prados y, en menor medida, los pastos mesófilos, caracterizados por lastonares de *Brachypodium pinnatum* (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

En relación al registro paleopalinológico obtenido en los Valles subatlánticos, podríamos reseñar los estudios de Ameztxo (Pérez-Díaz, 2012) y San Miguel de Atxa (Iriarte-Chiapusso, 1994).

II.1.3.1.2 Cuencas intermedias

En las cuencas de Lumbier-Aoiz y de Pamplona las montañas pueden agruparse en dos conjuntos:

- a. Sierras exteriores. Cuentan con mayores altitudes y son más voluminosas. Podemos distinguir:
 - Sierras prepirenaicas: están constituidas por calizas mesozoicas y eocénicas que son, por lo general pliegues-fallas cabalgantes hacia el sur, es decir, hacia la depresión sedimentaria del Ebro.
 - Grandes crestas monoclinales: están formadas por rocas detríticas, areniscas y conglomerados que buzcan hacia la depresión del Ebro (Floristán Samanes, 1995b).
- b. Montañas del interior. Son de menor altitud y relieve más suave. Se caracterizan por la intercalación de niveles detríticos (areniscas y conglomerados) con la masa de margas gris-azuladas marinas del Eoceno. Como las areniscas son más resistentes a la erosión que las margas, el paisaje resultante son una serie crestas y pequeñas sierras que accidentan y separan a las cuencas prepirenaicas: sierras de San Cristóbal, Tajonar, Aranguren, Gongólaz y Tabar. La más alta de todas ellas es la conglomerática Peña de Izaga (1361 m). Son bastante frecuentes las formaciones de *badlands* en las cuencas intermedias como consecuencia de la erosión por abarrancamiento de las margas eocénicas desprotegidas.

Hacia el sur, y por efecto de los relieves que forman la divisoria, las precipitaciones disminuyen sensiblemente, si bien de forma gradual, debido a su reducida altitud. Existe un gradiente este-oeste en el que las condiciones climáticas pasan de subatlánticas a submediterráneas. La conjunción de influencias hace que la variabilidad de precipitaciones anuales vaya de los 500 mm a los 2000 mm, lo cual se ve reflejado en la duración de la sequía estival.

Respecto a la vegetación, se caracteriza por el dominio de las frondosas marcescentes, que son sustituidas por el pino albar conforme aumenta la continentalidad y la altitud. Sobre suelos calizos y laderas secas y soleadas, se desarrollan robledales

pubescentes (*Quercus pubescens*). Son bosques ricos en especies arbóreas o arborescentes, como arces (*Acer campestre*, *A. monspessulanum*) y mostajos (*Sorbus torminalis*), y poseen un denso sotobosque formado especialmente por boj (*Buxus sempervirens*). Abundan también otras especies como endrinos (*Prunus spinosa*), majuelos, guillomos (*Amelanchier ovalis*), coronillas (*Coronilla emerus*), etc. Hacia el sur, los robledales de este tipo se refugian en las umbrías y son sustituidos generalmente por quejigales submediterráneos, adaptados a suelos calizos, margosos o arcillosos en un clima de aridez más marcada y con algunos rasgos de continentalidad. El quejigo navarro forma abundantes híbridos con el roble pubescente y el albar y suele acompañar a las carrascas, por lo que sus formas pueden considerarse como de transición hacia ambientes de características más mediterráneas. Junto a los quejigos son frecuentes arbustos semejantes a los que aparecen en los robledales submediterráneos, aunque con mayor presencia de especies mediterráneas, como la aulaga (*Genista scorpius*, *G. occidentalis*) o el junquillo (*Aphyllantes monspeliensis*). Hacia los sectores más continentalizados contactan con el pino albar y son ricos en gayuba (*Arctostaphylos uva-ursi*) y erizón (*Echinopartum horridum*), abundando mucho el boj. En ambientes de transición hacia dominios plenamente mediterráneos destacan el tomillo (*Thymus vulgaris*), el espliego (*Lavandula latifolia*) y la aliaga (Pejenaute-Goñi, 2002).

Hacia al este de la comarca, donde el grado de continentalidad es mayor, aparecen grandes masas de pino albar por encima de los 800-1000 m. Tras el bosque suele aparecer un matorral rico en rosáceas (guillomos, espinos, rosas, zarzas, etc.), que rápidamente desaparece para ser sustituido por el boj. En las áreas de tendencia más mediterránea o donde la degradación es más intensa suelen colonizar los matorrales o pastos leñosos, tipo endrino, aulaga, junquillo, tomillo, bromo (*Bromus erectus*), etc. (Floristán Samanes, 1995b).

Abauntz (López-García, 1982), Zatoya (Boyer-Klein, 1989) y Aizpea (Iriarte 2001a) son tres de los yacimientos en los que se han llevado a cabo investigaciones en Palinología.

II.1.3.2. Predominio de influencias mediterráneas

Los territorios con predominio de influencias mediterráneas, por su parte, abarcan las Montañas y Altos valles de transición, los Valles submediterráneos y las Sierras exteriores.

II.1.3.2.1 Montañas y Altos valles de transición

Las Montañas y Altos valles de transición comprenden la Sierra de Entzia y Lokiz, Montes de Iturrieta, Montes de Vitoria e Izkiz, Sierras de Tuyo y Turiso, Sierra de Badaya, Sierra de Arkamo, Sierra de Bóveda y los valles de Arana, Laminoria, Maeztu, Lacoymonte, Valdegobía y Valderejo (Gómez Piñeiro et al., 1999).

Debido a la elevada altitud, las temperaturas medias son más frescas que en las comarcas circundantes y las precipitaciones más elevadas, sobre todo en las umbrías, donde la humedad atmosférica propicia la existencia de hayedos. Sin embargo, el verano es bastante seco, con aproximadamente un mes de sequía. La litología se compone principalmente por terrenos calcáreos del Eoceno, Mioceno y Cretácico Superior, en muchos casos sometidos a procesos de karstificación. Puntualmente, también se dan arenas cretácicas, turberas silíceas y formaciones tobáceas (Bodego, 2014).

Las montañas de esta comarca presentan restos relativamente bien conservados de la vegetación potencial (hayedos, marojales, quejigales y carrascales, con sus etapas subseriales) gracias a que, al no ser enclaves propicios para las actividades agropecuarias, no han sufrido una intensa acción humana. En esta comarca el dominio pertenece al haya, consecuencia de las abundantes precipitaciones, la niebla y las temperaturas frescas. En los hayedos que se desarrollan sobre terrenos silíceos, suelen aparecer de manera dispersa algunos abedules, y en el estrato arbustivo destaca el brezal alto montano (*Erica arborea*) y los brezales-argomales de tojo (*Ulex gallii*), brezo cantábrico (*Daboecia cantábrica*) y *Pseudarrhenatherum longifolium*. En los hayedos calcícolas, por otra parte, dominan los prebrezales (*Erica vangans*, *Brachypodium pinnatum*) y el espinar de orla forestal -majuelos, espinos, endrinos, rosa canina (*Rosa* gr. *canina*)-. Las agrupaciones de herbáceas en el dominio del haya tienen como origen el vaciado del bosque por tala y la práctica continuada de la ganadería. En función del frescor y la profundidad del suelo, cabe distinguir tres grandes grupos de comunidades herbáceas para el dominio del hayedo en esta comarca. En primer lugar, las praderas montanas de diente, de hierba fina y tupida, que ocupan los mejores suelos -festuca roja, rompebarrigas y triguillo del agua (*Danthonia decumbens*)-. Por otra parte, podemos encontrarnos con pastos petranos calcícolas, compuestos por plantas más duras, que no llegan a formar un césped denso (rompebarrigas y brezos). El último de los tres grandes grupos de comunidades herbáceas sería el formado por los pastos parameros,

relacionados con procesos erosivos derivados de la acción del viento (*Festuca hystrix*, *Plantago atrata*). El dominio de la encina carrasca está marcado por la sequedad atmosférica y la exigüidad del suelo propias de las solanas pedregosas. Es bajo estas circunstancias que podemos observar grandes extensiones de carrascales, libres de la competencia de otros árboles más exigentes, como el quejigo o el haya. Le acompañan el prebrezal en terrenos calizos y el brezal alto de brezo blanquillo (*Erica scoparia*) en los de carácter silicícola. Respecto a las herbáceas, destacan los pastos petranos, los de tipo paramero y los xerófilos con tomillo y aulaga (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989; Gómez Piñeiro et al., 1999; Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994; Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008).

Los campamentos de Kanpanoste (Sánchez-Goñi, 2004) y Kanpanoste Goikoa (Iriarte-Chiapusso, 1998), localizados en Vírgala, son dos de los yacimientos de esta zona biogeográfica en los que se han estudiado las dinámicas paisajísticas mediante el polen fósil.

II.1.3.2.2 Valles submediterráneos

Los Valles submediterráneos están delimitados por las formaciones montañosas de Transición y las Meridionales. Comprenden las comarcas de Valdegobía, Ribera Alta, Ribera Baja, Treviño y la cuenca del río Ega. La altitud mínima es de unos 450 m y la cota superior se sitúa hacia los 700-800 metros. Los principales ríos son el Omecillo, Bayas, Ayuda y Ega, que han conformado un relieve muy suave, con predominio de superficies llanas. El clima, atendiendo a las precipitaciones, es subhúmedo, con tendencia a seco, sin llegar a superar en ningún caso los 900 mm. Los veranos son bastante cálidos y secos, con más de un mes de sequía estival. La mayor parte de los terrenos son arcillas rojas y margas blancas, aunque en los barrancos predomina el sustrato de carácter arenoso. La suavidad del relieve y los suelos margo-arcillosos han favorecido el dominio del cultivo (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

La vegetación natural boscosa queda dominada por el quejigal submediterráneo. Esta formación ha sufrido un claro descenso debido a las prácticas agrícolas, quedando reducida a unos pocos ejemplares jóvenes acompañados de agrupaciones vegetales mixtas de setos, matas, prebrezales y pastos con junquillo. La reconstrucción del quejigal se ve favorecida en la comarca por el papel pionero del pino albar, que coloniza los matorrales degradados, especialmente los enebrales con sabina negra y el pasto con junquillo. Mucho menos reseñable es la presencia de la encina carrasca, que suele

ocupar suelos ligeros y permeables y laderas empinadas de cerros pedregosos. Las agrupaciones vegetales más extendidas en el paisaje actual son las arvenses, tales como el aciano (*Centaurea cyanus*), la neguilla (*Agrostemma githago*) o la amapola silvestre (*Papaver rhoeas*), que acompañan a los cultivos. Predomina el cultivo de cereal, que se alterna con cultivos de escarda y riego en las vegas más fértiles (remolacha, patata). En cuanto a los cultivos arbóreos, tan sólo son de destacar las choperas a la vera de los ríos. La vegetación ruderal, ligada a las vías de comunicación y núcleos habitados, está representada por muy variadas agrupaciones. Todas tienen en común sus preferencias por suelos nitrogenados.

Mendandia es uno de los ejemplos de sitios arqueológicos de esta comarca con un registro de polen fósil (Iriarte-Chiapusso, 2005).

II.1.3.2.3 Sierras exteriores

Marcan el límite meridional de las grandes deformaciones alpinas pirenaicas. De oeste a este se suceden las sierras de Cantabria, Codés, Lóquiz, Andía, Perdón, Alaiz, Ico, Leyre, con alturas entre los 1200 y 1400 m. Dicho cordón montañoso marca un claro límite geológico, al separar la sedimentación marina del Secundario, al norte, de la continental al sur. Todas estas sierras emergen de forma clara respecto a los terrenos situados a sus pies, sobre los cuales se han desarrollado extensos glaciares de erosión que cubren gran parte de la Navarra Media (Floristán Samanes, 1995b; Gómez Piñeiro et al., 1999). Están caracterizadas por inviernos fríos (7-8°C), heladas frecuentes y veranos cálidos (23°C). Las precipitaciones pueden alcanzar los 900-1000 mm anuales. Pertenecen al dominio del haya las laderas norte propicias a nieblas; al del quejigo, la banda altitudinal inferior; y al de la encina carrasca, las solanas sometidas a efectos desecantes. El bosque que mejor representa las Sierras exteriores es el hayedo calcícola con boj, intercalado con calizas aflorantes. También son frecuentes los hayedos eutróficos y acidófilos y los pinares de pino albar (Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008).

Localizado en Biguézal (Navarra), podemos destacar el yacimiento de Padre Areso (Iriarte-Chiapusso, inédito).

II.1.3.2.4 Navarra Media

La comarca recibe el nombre de Navarra Media no sólo por estar enmarcada entre las Montañas del norte y la Ribera sur sino también por compartir características de ambas. El límite septentrional está marcado por las sierras de Urbasa y Andía, la

sierra del Perdón, Alaiz, Izko y Leyre, mientras que el límite meridional viene marcado por el somontano de Viana-Los Arcos, la ribera del Ega hasta la del río Aragón. La altitud media ronda los 400-600 m, destacando pequeñas alineaciones serranas (sierras de San Pelayo, de la Peña, Ujué), esculpidas sobre las areniscas de la primera fase de sedimentación, además de varios ejes de plegamiento dispuestos de oeste a este, ligeramente inclinados hacia el sur (Floristán Samanes, 1995c; Gómez Piñeiro et al., 1999).

Al sur de las sierras prepirenaicas comienza el dominio de las características mediterráneas de acusado matiz continental que afectan al valle del Ebro. Dichas sierras frenan las últimas influencias oceánicas, de manera que hacia el sur las precipitaciones disminuyen de forma acusada, la temperatura aumenta y la aridez estival está presente (Floristán Samanes, 1995c).

El Aragón y el Cidacos son los ríos más importantes de la Navarra Media Oriental. El primero, tras recibir al Irati, supone una caudalosa corriente de régimen pluvio-nival. El Arga, río-frontera de ambas Navarras Medias se encuentra bien alimentado en la cabecera como consecuencia de la regularidad de las precipitaciones, como el Aragón, y es por ello caudaloso y regular. El Ega es el menos caudaloso de estos tres afluentes principales del Ebro. Se forma en la llanura de Santa Cruz de Campezo por la confluencia de dos arterias fluviales, una procedente de la vertiente norte de la sierra de Cantabria y otra que drena las faldas meridionales de la sierra de Encía, recibe en las proximidades de Estella dos afluentes de filiación kárstica, el Urederra y el Iranzu (Meaza, 2004; Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994). Procedentes de la Sierra de Codés, recorren el somontano navarro de Viana-Los Arcos, los ríos Linares y Odrón, poco caudalosos e irregulares, y algunos otros cursos abarrancados como el Conarva y Valdearas.

El bosque climácico estaría constituido por carrascales (*Quercus rotundifolia*), que en ocasiones se extienden por ciertas áreas del dominio submediterráneo. Casi todos ellos han desaparecido en favor de los cultivos y pastos secos. Esos carrascales se inscriben en la asociación *Bupleuro rigidi-Quercetum rotundifoliae*, de carácter completamente mediterráneo y rica en xerófitas, como la sabina negra (*Juniperus phoenicea*), lentisco (*Pistacia lentiscus*), romero (*Rosmarinus officinalis*), espliego y abundantes labiadas y compuestas. En torno al sector estellés se desarrollan algunos carrascales de carácter subcantábrico que contactan con los robledales y quejigales

submediterráneos. Puntualmente, podemos encontrarnos con pino silvestre (en altitudes superiores a los 800 m) y boj en forma de sotobosque (altitudes de 500-600 m). El pino carrasco forma pequeños relictos al sur de la Sierra de la Peña y en Cáseda. El haya aparece marginalmente en las sierras de Alaiz e Izco, por encima de los 1000 m (Pejenaute-Goñi, 2002).

II.1.3.2.5 Montañas meridionales

Las Montañas meridionales están constituidas por las Sierras de Arcena, Toloño, Cantabria y Joar, que forman una estrecha franja de perfiles afilados, donde nacen los ríos Inglares y Ega, junto a otros afluentes del Ebro. La cota inferior de esta comarca se sitúa en torno a los 800 m, donde se encuentra la mayor parte de los núcleos habitados. Respecto al clima, encontramos veranos muy secos, con fuertes vientos desecantes que propician la abundancia del boj, especialmente en crestones y solanas. Sin embargo, en algunos puntos de la umbría se registran precipitaciones anuales superiores a los 1000 mm, que permiten la existencia de hayedos (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989).

Las sierras de esta comarca presentan una estructura geológica muy complicada, en las que destaca el gran predominio de los terrenos calcáreos. Los sustratos silíceos, areniscas principalmente, se hallan sobre todo en Arcena. El abrupto relieve de la comarca ha mantenido la intervención humana a un nivel moderado. Las explotaciones forestales han alterado escasamente los bosques naturales (hayedo, quejigal, carrascal y, en menor medida, marojal), aunque el pino albar (*Pinus sylvestris*) ha colonizado vastas extensiones. El boj es muy abundante en estas montañas, ya sea en poblaciones puras o acompañando a las hayas, quejigos y carrascas (Meaza, 2004; Ruiz-Urrestarazu y Galdós-Urrutia, 2008).

El dominio del haya se da a partir de los 800 m y hasta los 1400 m, extendiéndose siempre por las umbrías, con precipitaciones superiores a los 1000 mm anuales, nieblas frecuentes, temperaturas frescas y elevada humedad ambiental. Existen tres tipos de hayedo en función del relieve y la litología:

- a. Hayedos calcícolas con boj, espinar de orla forestal y prebrezales. Se localizan sobre fuertes pendientes de calizas aflorantes.
- b. Hayedos éutrofos en laderas de suelo móvil o llanos con suelos humíferos y profundos.

- c. Hayedos acidófilos, acompañados de arándano y brezal-argomal. Se encuentran en sustratos silíceos con inclinación elevada.

Los marojales se encuentran también en el piso del haya, sobre sustrato silíceo, con suelo arenoso y suelto. En cuanto al sustrato herbáceo, el dominio indiscutible pertenece a los pastos petranos calcícolas. Los enclaves donde afloran bloques de arenisca o lugares en su día arrasados por el fuego están ocupados por abedulares. El dominio del quejigo abarca solanas, en una banda inferior al hayedo, y umbrías en posiciones más elevadas, siempre en terrenos calcáreos y con un régimen pluviométrico subhúmedo (600-1000 mm). Podemos realizar la distinción entre el quejigal con boj, el más extendido, y el quejigal-robledal calcícola. Se acompañan de bujedos, brezales calcícolas y lastonares de *Sesleria argentea* subsp. *hispanica* y *Brachypodium pinnatum*. En gran parte de las solanas, el dominio de la encina carrasca alterna con el del quejigo, que ocupa suelos más profundos (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989; Gómez Piñeiro et al., 1999).

Las Montañas meridionales han sido escenario de varias intervenciones arqueológicas en las que se ha analizado la evolución polínica, tales como Peña Larga (Iriarte-Chiapusso, 1997), La Peña (López-García, 1991) y Los Husos I y II (recogidos en la presente Tesis).

II.1.4. Ribera del Ebro

La Ribera del Ebro se extiende por el sur de nuestra área de estudio y comprende las comarcas de la Rioja Alavesa y de la Ribera Navarra

II.1.4.1. Rioja Alavesa

Se extiende desde la base de la Sierra de Cantabria hasta el río Ebro. El relieve es suave y presenta una estructura tabular que alterna zonas sobresalientes labradas en materiales duros y erosión de los blandos, que dan lugar a barrancos y cárcavas. La altitud oscila entre los 380 y los 700 m. El Ebro es el río principal, en el que confluyen afluentes procedentes de la Sierra de Cantabria. Casi toda la comarca está configurada por materiales terciarios con alternancia de arcillas y calcarenitas, que presentan erosión diferencial (Bodego, 2014). El clima es típicamente mediterráneo, con precipitaciones anuales inferiores a los 600 mm y período estival seco muy marcado. La Sierra de Cantabria es, en gran medida, responsable de la escasez de lluvias al detener los frentes

nubosos procedentes del Cantábrico. Las temperaturas mínimas son poco rigurosas pero las máximas pueden alcanzar, sobre todo en verano, valores muy altos (Meaza, 2004; Meaza y Ruiz-Urrestarazu, 1994).

Tradicionalmente, esta comarca ha estado dominada por la agricultura mediterránea (cereal, vid, olivo y almendro), aunque en la actualidad se ha especializado en la producción vitivinícola. Este cultivo ocupa grandes extensiones en detrimento de los bosques naturales y la flora arvense (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Los carrascales mediterráneos, que en el pasado cubrían el territorio, ocupan hoy algunos enclaves inadecuados para la agricultura, al igual que los quejigales, que buscan el frescor ambiental y edáfico de las vallonadas. Existen también pequeñas masas espontáneas de pino carrasco. Los coscojares, acompañados de espino negro (*Rhamnus lycioides*), lentisco (*Pistacia lentiscus*), romerales, hinojo de perro (*Bupleurum fruticosum*) y garbancillera (*Ononis fruticosa*) son los matorrales más representativos y los pastos xerófilos de hierba yesquera (*Brachypodium retusum*), tomillo y aulaga, que los sustituyen tras el fuego, son la base alimenticia de la ganadería.

La Rioja Alavesa cuenta con estudios polínicos en San Juan Ante Portam Latinam (Iriarte-Chiapusso, 2007), el Longar (Armendáriz y Irigaray, 1994) y La Hoya (Iriarte-Chiapusso, 2002).

II.1.4.2. Ribera Navarra

La comarca de la Ribera navarra es una tierra de extensas llanuras que tienen altitudes modestas. Están salpicadas por cerros y recorridas por una tupida red de barrancos, con una distribución anárquica y cambiante. Existen dos grupos principales de rocas que dan lugar, al ser erosionadas, a diferentes formas del relieve:

- a. Evaporíticas. Las que ocupan una mayor superficie son los yesos. Suelen aflorar en los flancos de los anticlinales, alternando con margas yesíferas, lo que da lugar a un tipo de relieve de erosión diferencial.
- b. Detríticas. Destacan las areniscas, seguidas de los conglomerados.

La erosión ha modelado tres tipos de relieve característicos: las planas, las cornisas calcáreas (muchas veces en forma de saledizos) y los taludes. Cuando la obra de la erosión es intensa pueden quedar aislados de las planas cerros testigos que allí denominan cabezos (Gómez Piñeiro et al., 1999; Pejenaute-Goñi, 2002).

La reducción que experimenta la humedad en sentido norte-sur alcanza su máximo exponente en el extremo meridional de Navarra. Las precipitaciones anuales suelen rondar los 450 mm, con un régimen de tendencia equinoccial, destacando el máximo de otoño respecto a la primavera, con acusado descenso estival, que da lugar a un período seco que va de mayo a septiembre. La temperatura media anual es de 14°C, con una oscilación de 19.4°C entre enero y julio. Se trata, por lo tanto, de un clima de tipo mediterráneo, con fuerte influencia continental de tipo semiárido (Floristán Samanes, 1995c). Existen dos tipos de cursos de agua en la Ribera navarra:

- a. Barrancos: llevan agua sólo en los períodos de lluvias intensas y se presentan secos o semi-secos la mayor parte del año (barranco bardenero de Limas, el de Tudela o el de Belcho).
- b. Ríos: llevan agua en mayor o menor cantidad, pero de manera permanente (Ebro, Aragón, el Arga y el Ega).

También son de destacar las lagunas y balsas endorreicas, que sirven de reservorios de agua para aprovechamiento humano (riego, abrevaderos, explotaciones piscícolas, etc.)(Gómez Piñeiro et al., 1999).

En esta región, se asientan formaciones vegetales de matorral termófilo-mediterráneo de coscoja. Estas comunidades, integradas en la asociación de *Rhamnococciferetum*, están compuestas de coscoja (*Quercus coccifera*), enebro rojo (*Juniperus oxycedrus*), sabina negra (*Juniperus phoenicea*), escambrón (*Rhamnus lycioides*) y otras especies espinosas y aromáticas. En ocasiones, este matorral tipo maquis constituye la primera etapa regresiva de muchos encinares (Floristán Samanes, 1995c; Peralta, 2013). Cuando la degradación ambiental y edáfica persiste, incluso este matorral se abre y en su interior comienzan a prosperar pequeños arbustos que se asientan sobre suelos esqueléticos y erosionados: son los romerales, tomillares, espliegares y matorrales mixtos típicos de las tierras semiáridas. En ellos abundan el romero, espliego, aliaga, tomillo, siemprevivas (*Helychrysum stoechas*) y albillos (*Phlomis lychnitis*), junto a gramíneas xerófilas como la hierba yesquera, la barcea (*Festuca ovina*), *Koeleria vallesiana*, *Avenula bromoides*, etc. Se integran en comunidades intermedias entre el *Rosmarino-Ericion* y el *Aphyllantion*. En último extremo pueden llegar a degradarse en espartales de albardín (*Lygeum spartum*). Al margen de estas formaciones, son importantes las comunidades típicas de regiones semiáridas, como los tamarizales (*Tamaricetum gallicae*) de suelos salinos y los saladares de sosa (*Suaeda vera*,

S.fruticosa), *Frankenia pulverulenta*, etc., típicos de ambientes secos como las Bardenas. Sobre las colinas yesíferas se desarrollan comunidades gipsícolas especializadas, dominadas por quiebrarados (*Ononis tridentata*) (Pejenaute-Goñi, 2002; Peralta, 2013).

Junto a los ríos, esta vegetación mediterráneo-esteparia cede paso a las choperas de la asociación *Rubieto-Populetum albae* y a las densas saucedas del *Salicetum neotrichiae*. Por último, debe destacarse la vegetación próxima a balsas, charcas y lagunas de carácter, en general, endorreico, típicas de este ambiente. Están constituidas por orlas de vegetación entre las que dominan, de interior a exterior, plantas sumergidas como *Potamogeton pectinatus*, carrizales de *Phragmites communis* y juncales de *Juncus maritimus*, *Scirpus holoschoenus*, etc. (Pejenaute-Goñi, 2002).

En esta región son de destacar, por su particularidad biogeográfica, las Bardenas Reales. Están situadas en el extremo sudoriental de Navarra, con una extensión de 400 km² y materiales del Terciario continental y el Cuaternario. Se caracterizan por la alternancia de estratos de distinto grado de dureza, lo que origina un relieve tabular con acusada incidencia de la erosión diferencial. Podemos dividir a su vez el territorio en la Bardena Negra, al sur, la Bardena Blanca, al norte de ésta, y El Plano, en la zona más septentrional. El régimen climático se caracteriza por precipitaciones escasas (410-500 mm anuales) y de fuerte irregularidad, con largo estiaje, veranos cálidos e inviernos bastante fríos. Estos factores, sumados a la fuerte degradación vegetal, originan un activo proceso erosivo: las lluvias torrenciales originan arroyadas en las que prácticamente el agua no penetra en el suelo y va creando, mediante el arrastre de materiales blandos, profundos abarrancamientos que aíslan cabezos puntuales (cerros de pequeñas dimensiones que culminan en un pequeño testigo de los materiales duros suprayacentes). Las aguas de escorrentía resbalan sobre materiales impermeables depositándose en las superficies deprimidas y originando así diversas balsas, que, debido a la abundancia de sales y yesos y a la aridez, generan salinas (Meaza, 1989).

La Bardena Negra limita al sur con las vegas del Ebro y llega a superar los 600 m de altitud. Se articula mediante una estructura tabular en la que se alternan arcillas y margas deleznable con bancadas de calizas del Mioceno. Contrasta la verticalidad de los cortados con la horizontalidad de la estratificación. Las plantas superiores de la Bardena Negra, más húmeda que las otras dos formaciones, se revestirían de carrascales (*Quercus ilex* subsp. *rotundifolia*), mientras que las laderas están ocupadas por coscojas,

y los taludes abruptos y lugares rocosos por romerales (Meaza, 2004). Sin embargo, la presencia humana ha supuesto un descenso de la vegetación arbórea y una alteración del equilibrio natural medioambiental. La deforestación llevada a cabo para obtener pastos para el ganado y campos de cultivo ha relegado al carrascal a zonas marginales o con fuertes pendientes (10%) compartidas con pino de Alepo (*Pinus halepensis*). En las vertientes margoarcillosas de los cerros, en sustitución del carrascal se desarrolla el coscojar, con una mayor capacidad de adaptación a las características térmicas y edáficas del lugar. Los espacios abiertos se ocupan por el romeral.

La erosión diferencial y el impacto antrópico han empobrecido la vegetación. Tras la degradación del coscojar en la parte alta de la Bardena Blanca, la principal unidad de vegetación es el romeral, que deviene en tomillar si el pastoreo es más intensivo. Las depresiones de la Bardena Blanca, tras la regresión, son ocupadas por los espartales en suelos de aporte aluvial y limosos, interesantes para el sector agrícola. El ontillar-sisallar (*Salsola vermiculata* y *Artemisia herba-alba*) se convierte en la unidad principal de vegetación en aquellos lugares muy afectados por el pastoreo. En el interior de la Bardena Blanca en la que la evaporación de las acumulaciones de agua arrastran las sales sólo se desarrolla el saladar-tamarizal (*Suaeda vera brevifolia* y *Tamarix canariensis*) en un suelo muy poco apto para su aprovechamiento agrícola (Floristán Samanes, 1986, 1995c; Gómez Piñeiro, 1985).

La vegetación potencial de las Bardenas Reales ha sufrido una dinámica regresiva como consecuencia de una actividad humana agresiva y continuada en los últimos siglos. Al margen del aprovechamiento forestal *per se*, debemos citar tres actuaciones clave sobre el paisaje. En primer lugar, destaca la actividad pastoril que ha deforestado grandes parcelas de bosque mediante las sucesivas quemas que tenían por objeto aumentar el espacio susceptible de ser ocupado por el ganado. Durante la Edad Media y Moderna, además, el paisaje sufrió un nuevo envés cuando, con el objetivo de acabar con los emboscajes de los bandoleros, las autoridades dieron comienzo a una tala masiva de los carrascales y coscojales. Por último, a la actividad ganadera, que supuso una importante nitrogenación del perfil edáfico, hay que sumar la actividad agrícola, especialmente desde finales del XIX: las parcelas más apropiadas de la Blanca y las planicies superiores de la Negra conocieron desde entonces un retroceso casi definitivo de la vegetación potencial y de las primeras etapas de sustitución. Todo ello ha agravado el proceso erosivo tan característico de este entorno del sur de Navarra.

En la Ribera de Navarra destacan los análisis palinológicos de Tres Montes (Iriarte-Chiapusso, inédito), el Castillar (Castiella, 1993) y, más en relación con los análisis realizados en este trabajo, en la región de las Bardenas Reales, Puy Águila (Iriarte-Chiapusso 2001b), Monte Aguilar I y II y Cantera Pichón (Iriarte-Chiapusso, 1994).

II.2. Concepto, antecedentes, nomenclatura y utilidades de los microfósiles no esporopolínicos

Este apartado realiza un recorrido por una serie de elementos fundamentales relacionados con los NPP, como son su propio significado, los antecedentes en la investigación, las características de su nomenclatura y su potencial como *proxies* paleoambientales.

II.2.1. Concepto de NPP

Como hemos avanzado con anterioridad, los microfósiles no esporopolínicos comprenden toda una suerte de organismos (esporas de hongos, algas, huevas de parásito, restos vegetales y animales) que aparecen en las preparaciones paleopalínológicas. La información que potencialmente pueden ofrecer es realmente variada: contextos de pastoreo, presencia de parásitos, condiciones tróficas del agua, temperatura, eventos de incendio, fenómenos de erosión y un largo etcétera.

II.2.2. Antecedentes de estudio de NPP

B. van Geel es considerado el pionero en el estudio de los microfósiles no esporopolínicos, si bien es cierto que existen investigadores anteriores que tomaban en consideración los restos de animales y hongos (Aartolahti, 1965; Graham, 1962; Hoogenraad, 1935; Huikari, 1956; Nilsson, 1952; Rudolph, 1917). El interés de este palinólogo por averiguar el origen de los microrrestos no polínicos que se conservaban en las láminas de polen comenzó durante un curso impartido en el año 1968 por parte de los geólogos cuaternaristas T. van der Hammen y L. Wijnstra. En él, además de ofrecer una formación en Palinología, se animó a los participantes a identificar los restos no polínicos de las muestras, tarea que se vio marcada por un desconocimiento generalizado en cuestiones taxonómicas y morfológicas. Fascinado ante este reto, B. van Geel decidió embarcarse en el análisis e identificación de los tipos “desconocidos”, ayudándose de expertos en cada una de las áreas de la Biología. A partir de ese

momento, una considerable cantidad de trabajos emergieron de la Universidad de Ámsterdam o en colaboración con B. van Geel (Bakker y Van Smeerdijk, 1982; Pals et al., 1980; van Dam et al., 1988; van der Wiel, 1982; van Geel et al., 1981; 1983; 1986; 1989). Este palinólogo introdujo la práctica de describir y nombrar los diferentes tipos de NPP, a pesar de que fueran de origen desconocido. Los primeros trabajos se centraron principalmente en registros holocenos y tardiglaciares de los Países Bajos. En este momento se produjo la gran recopilación de descripciones, ilustraciones e interpretaciones sobre la ecología de más de 500 tipos de microfósiles, que en el año 1998 fueron compiladas en un atlas (Van Hove y Hendrikse, 1998). De hecho, estos trabajos sirven como clave para la mayor parte de palinólogos que hoy en día identifican al microscopio NPP.

En la actualidad, los NPP son estudiados en registros de todo el mundo (Carrión et al., 2000; Davis, 1987; Ekblom y Gillson, 2010; Gelorini, 2011; Klerk et al., 2009; Kramer et al., 2010; Limaye et al., 2007; Mauquoy et al., 2004; Medeanic, 2006; Miede et al., 2009; Montoya, 2010; Rull et al., 2008; van Geel y Aptroot, 2006). El desarrollo de trabajos concernientes a dichos microrrestos ha continuado gozando de cierto protagonismo en Europa, en particular en la zona noroeste (Islas Británicas, Holanda, Alemania), Francia, la zona alpina y la Península Ibérica. En este último caso, la zona más puntera han sido los Pirineos orientales (Ejarque, 2013; Ejarque et al., 2011; Riera, et al., 2006), y en menor medida, la región cantábrica (García-Moreiras et al., 2015; López-Merino et al., 2006; Mighall et al., 2006).

La tendencia en el estudio de microfósiles no esporopolínicos ha evolucionado desde unas dinámicas de tipo estructuralista, centradas en la descripción y registro de nuevos indicadores, a unas de corte funcionalista. A partir de los 2000, las investigaciones publicadas a este respecto, aunque con excepciones (Gelorini, 2011, Demske, 2012), se han centrado en análisis de tipo interpretativo en el que se emplean NPP previamente descritos, con el objetivo fundamental de resolver cuestiones más concretas. Ejemplo de ello, podrían ser las investigaciones de A. Aptroot y B. van Geel (2006), enfocadas en averiguar el contenido fúngico intestinal asociado a los restos de un mamut, o bien ciertos estudios de corte cuantitativo dirigidos a lograr una mayor precisión en el sistema de conteo de hongos coprófilos (Gill et al. 2013, Baker et al. 2016).

DEPÓSITO	PROVINCIA	TIPO DE DEPÓSITO	SECUENCIA CRONO-CULTURAL	BIBLIOGRAFÍA
1	Aistra	Araba	Yacimiento (poblado)	V-X (Hernández-Beloqui, 2015)
2	Ameztutxo	Araba	Yacimiento (poblado)	Neolítico Final/Calcolítico-Bronce Antiguo (Pérez-Díaz, 2012)
3	Buradón	Araba	Yacimiento (poblado)	Bronce Final/Hierro I-Tardorromano (Pérez-Díaz, 2012)
4	Castillo de Treviño	Araba	Yacimiento (poblado)	II a.C-XV d.C. (Hernández-Beloqui, 2015)
5	Castros de Lastra	Araba	Yacimiento (poblado)	Bronce Medio-Hierro II (Pérez-Díaz, 2012)
6	Catedral de Santa María	Araba	Yacimiento	c. X-XVIII (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2015)
7	Fuente del Vaquero	Araba	Turbera	Holoceno: c. VI-XIV (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz y López-Sáez, 2014a)
8	Gardiduiá	Araba	Humedal	Holoceno: 6471/6401 cal BC-777/988 cal AD (Hernández-Beloqui, 2015)
9	Masparra	Araba	Yacimiento (poblado)	Bronce Medio (Pérez-Díaz, 2012)

10	Mendizabala	Araba	Yacimiento (poblado)	Bronce Final-Hierro I	(Pérez-Díaz, 2012)
11	Occabe, Massif d'Iraty	Baja Navarra	Turbera	Mesolítico-Hierro II	(Cugny, 2012)
12	Peña Larga	Araba	Yacimiento (abrigo)	Neolítico Antiguo-Bronce Antiguo	(Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2010)
13	Peña Parda	Araba	Yacimiento (abrigo)	Bronce Antiguo	(Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2010)
14	Prados de Randulanda	Araba	Turbera	Holoceno: III-XVII	(Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz & López- Sáez, 2014b)
15	San Cristóbal	Araba	Yacimiento (abrigo)	Neolítico Final-Calcolítico	(Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2010)
16	Sourzay	Baja Navarra	Turbera	Holoceno: Hierro II-	(Cugny, 2012)
17	Zalama	Bizkaia	Turbera	Holoceno: Neolítico-XV	(Pérez-Díaz et al., 2016)
18	Zornoztegi	Araba	Yacimiento (poblado)	VI-XIII	(Hernández-Beloqui, 2015)

Tabla II. 1. Listado de depósitos del área de estudio con análisis de NPP

Los análisis paleopalinológicos en nuestra área biogeográfica que incluyen un estudio de NPP son de reciente introducción y, por ello, aún bastante escasos (Tabla II.1). De hecho, no representan la totalidad del territorio, sino que se concentran en la zona del Pirineo navarro (Cugny, 2012) y el sur de la divisoria de aguas, que, en términos político-administrativos, correspondería a la provincia de Álava (Hernández-Beloqui, 2015; Pérez-Díaz, 2012). Cronológicamente, abarcan las diferentes fases del período holoceno y tipológicamente, podemos distinguir tanto investigaciones en depósitos naturales (lagos, turberas) como en yacimientos arqueológicos. Sin duda alguna, el aspecto más relevante a resaltar es que la mayor parte de los análisis son de carácter identificativo, sin cuestionarse la validez del método. La excepción a esta tendencia son los trabajos en el Pirineo incluidos en la Tesis Doctoral de C.Cugny (2012), en los que creó sendos referenciales para comprobar la fiabilidad de la señal de los hongos coprófilos como indicadores de actividades pastoriles. El primer estudio paleopolínico en el que se prestó atención a estos microfósiles no esporopolínicos en nuestra zona fue el de Peña Parda (Pérez-Díaz et al., 2010). Este mismo autor completó la información sobre el paisaje y la huella antrópica durante el Holoceno reciente en diversos análisis incluidos en artículos y su propia Tesis Doctoral. Asimismo, en la misma línea metodológica, B. Hernández-Beloqui procedió a la lectura de NPP como complemento a los datos del polen fósil en yacimientos del período medieval así como en un depósito natural de la provincia de Álava. Esta autora sí que llegó a mencionar que la información obtenida de estos restos debía ser tomada con cautela.

II.2.3. Nomenclatura de los NPP

La nomenclatura supone siempre un asunto crítico, tal vez de difícil solución. Entre los NPP, la noción de tipo no implica ninguna suerte de significación taxonómica, como podría ser “tipo” proveniente de holotipo (Miola, 2012). En la mayor parte de los casos, representa una entidad más o menos homogénea pero no delimitable, siempre y cuando sea posible distinguir una estructura particular. En otras palabras, puede ser considerado un taxón que no cuenta con una denominación formal (van Geel, 1978).

Un tipo podría definirse como “unidad morfológica, más o menos homogénea y no necesariamente identificada a un nivel taxonómico”. En este sentido, la clasificación (y por tanto, la nomenclatura) del material no polínico podría compararse a la clasificación intrínseca, propia de la Palinología pre-cuaternaria (en la que no existe

material de comparación actual), especialmente por la enorme diversidad de formas encontradas (Joosten y de Klerk, 2002). Sin embargo, ya desde los primeros estudios, B. van Geel animaba a investigar cuál era el análogo moderno de cada uno de los microfósiles, con el fin de inferir interpretaciones paleoecológicas más certeras (van Geel, 1978).

La denominación se define por letras y cifras. Las letras iniciales hacen referencia al acrónimo del laboratorio en el que el tipo de microfósil no esporopolínico fue descrito (Tabla II.2.) y donde deben custodiarse los especímenes preservados en las láminas palinológicas (Miola, 2012). Por otra parte, algunos autores emplean acrónimos para indicar el área de estudio, por ejemplo, BRN – Burren, en Irlanda (Feeser y O’Connell, 2009) o NCP en China (Kramer et al., 2010). También se hace una distinción entre fósiles micro (t) o macro (T), como la posible semilla o fruto T37 (Kuhry, 1988).

Los tipos que originalmente fueron denominados por el equipo de B. van Geel como “Type No” fueron sustituidos por el acrónimo “HdV”, al haber almacenado los especímenes en el laboratorio Hugo de Vries. El acrónimo “Type” se ha mantenido sólo en casos muy puntuales, como por ejemplo, los Tipos 900, 901, 955 y 954 (Garneau, 1998; Kuhry, 1997). La utilización de “Type” debería ser evitada porque éstos solamente hacen referencia al espécimen mismo. Por el contrario, el acrónimo y el número deberían mantenerse incluso en aquellos casos en los que se ha logrado una identificación taxonómica, ya que es el único modo de seguir contando con la referencia del laboratorio en el que fueron identificados (Miola, 2012).

Asimismo, existe una serie de NPP que fueron rápidamente identificados en diversos estudios paleopalínológicos, pero que a los que no se asignó ningún tipo de nomenclatura, salvo la puramente taxonómica: *Closterium* cf. *kützingii* o *Debarya* aff. *glytosperma* (van Geel y van der Hammen, 1978).

En ciertas ocasiones, una letra mayúscula sigue al código sin dejar ningún espacio intermedio (HdV-128A, HdV-128B, HdV-55A). Esto indica que se trata de diferentes NPP con una probable relación taxonómica. Las letras minúsculas en las láminas de ilustraciones tienen un significado diferente: un punto y una minúscula tras el acrónimo indica diferentes especímenes del mismo tipo (HdV-55A.a y HdV-55A.b).

Al acrónimo le sigue el número de registro del NPP de cada laboratorio y cuando es posible, su identificación taxonómica:

- a) Tipos de NPP atribuidos a especies, géneros o familias conocidos si la bibliografía aporta cierta precisión taxonómica.

Acrónimo	Nº registro	Identificación taxonómica
HdV	14	<i>Meliola elisii</i>

- b) Al género de NPP, se le añade “-tipo” cuando el parecido morfológico (forma, tamaño, textura) es superficial o ambiguo.

Acrónimo	Nº registro	Identificación taxonómica
HdV	112	<i>Cercophora</i> -type

- c) El término “cf” (*confer*, *conferatur* = Engl. Compare with) se usa normalmente cuando un morfotipo se parece a una especie o género conocidos, pero no hay seguridad de que pertenezca a ellos. En los tipos de NPP extraeuropeos, “cf” indica un parecido a una especie o género europeos pero que no se puede llevar a cabo una asociación directa.

Acrónimo	Nº registro	Identificación taxonómica
UG	1250	<i>Curvularia</i> cf. <i>comoriensis</i>

- d) La barra invertida separa diferentes identificaciones taxonómicas (HdV-55C *Neurospora crassa*/*Neurospora* sp.).

Acrónimo	Nº registro	Identificación taxonómica
HdV	55C	<i>Neurospora crassa</i> / <i>Neurospora</i> sp.

Algunos de los tipos han sido eliminados, se han quedado obsoletos o nunca se han publicado (HdV-153A HdV-157; HdV-270A, HdV-302; HdV-428a, HdV-460).

ACRÓNIMO	LABORATORIO/ÁREA DE ESTUDIO/OTROS	REFERENCIA
A	Additional types to the hundreds of Types already catalogued by van Geel	(Cook, 2009)
BRN	BuRreN — Western Ireland	(Feeser y O’Connell, 2010)
EMA	Ernst-Moritz-Arndt-University of Greifswald —Germany	(Prager y Barthelmes, 2006)
GE	Laboratory of Palynology, University of Genova — Italy	(Menozzi et al., 2010)
HdV	Hugo de Vries Laboratory, University of Amsterdam — The Netherlands	(van Geel et al., 2010)
IBB	Palynology and Paleoecology Lab, Botanical Institute of Barcelona (CSIC-ICUB) — Spain	(Montoya, 2010)
IIB	Innsbruck Institute of Botany — Austria	Personal communication in (Miola, 2012)
IGA	Igaliku Lake — Southwestern Greenland	(Gauthier et al., 2010)
LVA	Laguna Verde Alta, Mérida Andes — Venezuela	(Rull et al., 2008)
NCP	Naleng Cuo Palynomorphs, Tibetan Plateau — China	(Kramer et al., 2010)

QM	Department of Geography, Queen Mary, University of London — Great Britain	(Innes et al., 2006)
t*	Microfossil type	(Kuhry, 1988)
T	Macrofossil type	(Kuhry, 1988)
TM	University of Toulouse — le Mirail, Toulouse — France	(Cugny, 2010)
UBA	Universidad de Barcelona	(Revelles et al., 2015)

Tabla II. 2. Nomenclatura de los microfósiles no esporopolínicos (NPP)

II.2.4. Utilidades de los NPP

La razón por la cual el estudio de los microfósiles no esporopolínicos (NPP) está teniendo cada vez más relevancia, radica en la información complementaria que aporta a la Paleopalinología. Así, a la información que nos ofrece el análisis palinológico tradicional basado en la lectura exclusiva de pólenes y esporas, se le suma un aporte extra que nos habla sobre episodios de erosión (Anderson et al., 1984), de incendio (Innes et al., 2004), períodos de sequía o de mayor humedad (Mudie, 2011), presencia de ganado (Parker y Williams, 2011), desaparición de grandes mamíferos (Raper y Bush, 2009), contaminación del agua (van Geel, 1976), condiciones de salubridad (Deforce et al., 2015), límite de la línea de bosque (Ejarque et al., 2011) o presencia de parásitos (Brinkkemper, 2012), entre otros. De hecho, autores como Limaye (2007), consideran que, en ocasiones, el análisis de estos microrrestos puede ser de especial utilidad en aquellos casos en los que la conservación de polen y esporas es deficitaria, como puede darse en aquellos sedimentos terrestres pobres en polen que se han formado bajo condiciones secas. Si bien es cierto que no dispondríamos de datos sobre la evolución vegetal del paisaje, podríamos contar con otros *proxies* que nos acercaran un poco más a conocer la situación paleoambiental e incluso el nivel de antropización del área. En esta línea, algunos ejemplos de la utilidad que puede suponer la lectura complementaria de NPP en contextos claramente diferenciados podrían ser el estudio de la evolución de la salinidad en el estrecho del Mar Negro junto al impacto humano en

términos de erosión, producción planctónica y proliferación nociva de algas (Mudie, 2010), el análisis del contenido intestinal de un mamut (Aptroot y van Geel, 2006) o rastrear el paso de ecosistemas naturales a otros gestionados, identificando así el comienzo de un impacto antrópico significativo en el ecosistema (Doyen y Etienne, 2017). También pueden reflejar un cambio en la fuente de aporte orgánico al sistema lacustre. El cambio a un origen principalmente externo de materia orgánica unido a la presencia de excrementos en los suelos locales puede mostrar un enriquecimiento en componentes de nitrógeno y fósforo transferidos al lago, induciendo potencialmente un incremento en la producción primaria. De esta manera, la investigación paleolimnológica combinando polen, NPP y análisis sedimentológicos puede ser relevante para determinar hasta qué punto ha incidido el ser humano en la formación de determinados paisajes.

III. METODOLOGÍA

Este capítulo tiene como fin principal explicar la metodología empleada para el estudio de los microfósiles no esporopolínicos. Para lograr una mayor comprensión, hemos decidido dedicar un primer apartado a sistematizar taxonómicamente los tipos susceptibles de aparecer en las preparaciones paleopalinológicas y, a continuación, un segundo apartado detallando la metodología empleada en el marco de esta Tesis Doctoral. Este último recoge los procesos de muestreo, tratamiento, identificación, recuento y representación tanto para el caso de experimentaciones de análogos modernos como para el registro fósil.

III.1. Taxonomía de los microfósiles no esporopolínicos

En función de su clasificación biológica podemos distinguir distintos tipos de NPP: cianobacterias, algas, estomas, esporas, hongos, amebas testadas, invertebrados y huevos de parásito.

III.1.1. Cianobacteria

Las cianobacterias, tradicionalmente conocidas como algas verdeazuladas, se caracterizan por conjugar el proceso de fotosíntesis con una estructura celular bacteriana. Estos organismos fueron los responsables de la primera acumulación de oxígeno en la atmósfera y en la actualidad cuentan con una amplia variedad de hábitats, tanto terrestres como marinos. Debido a que las cianobacterias son capaces de fijar el nitrógeno juegan un papel importante en suelos pobres en nutrientes, favoreciendo así el desarrollo de otras plantas acuáticas. El análisis de cianobacterias permite una mejor comprensión del cambio de los paleoambientes locales de lagos y estanques. De hecho, el incremento de estos microorganismos se ha solido relacionar con una intensificación de las actividades ganaderas y del abonado del terreno, causantes de la eutrofización del mismo. Algunos ejemplos de cianobacterias presentes en las muestras paleopalinológicas son *Rivularia*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* o *Gloeotrichia*.

III.1.1.1. *Rivularia*

Rivularia es un alga verdeazulada que forma colonias de masas gelatinosas, esféricas, hemiesféricas o irregulares. Estas colonias están formadas por una alta densidad de filamentos orientados hacia la superficie. Suelen crecer en plantas, piedras o el suelo y se han ligado a incursiones de agua salada. Alternativamente, también

podrían representar fases estacionales de alta productividad, pH neutro o una ligera alcalinidad. En el registro de NPP, aparece como HdV-170 (Van Geel, 1983) y HdV-964 (Garneau, 1998).

III.1.1.2. *Anabaena*

Anabaena, o HdV-601 (Van Geel, 1994), es una cianobacteria filamentosa que forma parte de plancton. Como la mayoría de las cianobacterias, es conocida por su capacidad para fijar el nitrógeno y sus relaciones de simbiosis con ciertas plantas, como puede ser el helecho *Azolla*. Es común en aguas dulces estancadas, aunque también la podemos encontrar en aguas saladas e incluso en ambientes de temperaturas extremas. (Medeanic, 2008). Además, gracias a sus propiedades para fijar el nitrógeno, se ha empleado como fertilizante natural (Bocchi y Malgioglio, 2010).

III.1.1.3. *Gloeotrichia*

El género *Gloeotrichia* se caracteriza por una morfología tubular, recta o ligeramente curva, y con paredes que presentan una estructura laminar. Es de carácter acuático y alcalófilo (Garneau, 1987). Algunos autores unen la presencia de *Gloeotrichia* con la eutrofización en ecosistemas acuáticos, mientras que otros la relacionan con un aumento de hierro, disponibilidad lumínica y ausencia de competidores (Chmura et al., 2006). Los estudios experimentales e históricos han demostrado la importancia del control de las abundancias de la población de *Gloeotrichia* (Hyenstrand et al., 2000). Si la población de los animales que pastan son adecuadas para reducir la abundancia de la flora béntica competidora, entonces *Gloeotrichia* aumentará en número. El aumento de luz que ocurre cuando se reduce la profundidad de las aguas podría explicar la aparición de *Gloeotrichia* en estadios tempranos de un ecosistema acuático. En la bibliografía sobre Paleopalinología, se ha registrado como HdV-146 (van der Wiel, 1982).

III.1.2. Algas

Las algas eucariotas son organismos unicelulares o pluricelulares, generalmente fotoautótrofos. Estas poseen uno o más cloroplastos por célula y, como las plantas, hacen uso de las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin para convertir la energía luminosa en energía química (Nabors, 2006). La gran mayoría de ellas vive en medios acuáticos, si bien en varios grupos se ha alcanzado la adaptación a la vida aérea aunque

dependan del agua para su reproducción (Díaz González et al., 2004). Existen diez filos de algas principales. Cuatro filos (Bacillariophyta, Xanthophyta, Chrysophyta y Phaeophyta) pertenecen a un único clado, denominado Stramenopila, mientras que los otros seis filos restantes se encuentran en clados separados. Según su organización celular, se establece la diferencia entre algas unicelulares y algas pluricelulares (Nabors, 2006).

1. La mayoría de las algas unicelulares y coloniales pequeñas pertenecen a uno de los siete filos: Euglenophyta, Dinophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Chrysophyta, Cryptophyta y Prymnesiophyta. Aunque algunas de estas algas viven en la tierra o fijas a sustratos en el agua, la mayoría forman parte del fitoplancton, el conjunto de organismos microscópicos y fotosintéticos que flotan libremente cerca de la superficie de océanos y lagos. El fitoplancton lleva a cabo la mitad de la fotosíntesis mundial y sirve de base a todas las cadenas alimenticias oceánicas, del mismo modo que las plantas en las cadenas alimenticias terrestres. Los organismos que lo componen son extremadamente sensibles a las variaciones de temperatura y a la contaminación. Un cambio de pocos grados en la temperatura o un incremento en la contaminación poseen un efecto importante en la supervivencia del plancton, el cual influye a su vez en todos los organismos que están por encima en la cadena alimenticia, incluido el ser humano (Nabors, 2006).
2. Tres filos (Phaeophyta, Chlorophyta y Rhodophyta) comprenden las algas pluricelulares de diferenciación celular compleja y cierto nivel de organización de tejidos. Mientras que Chlorophyta incluye también algunas especies unicelulares, Phaeophyta y Rhodophyta son casi exclusivamente pluricelulares. Las formas pluricelulares marinas son las algas marinas superiores. La reproducción sexual es común en estos tres filos, y muchas especies presentan complejos ciclos vitales con alternancia de generaciones. En tales ciclos vitales, se alternan entre sí dos formas pluricelulares: una forma diploide y productora de esporas, denominada esporófito, y una forma haploide y productora de gametos, denominada gametófito.

Normalmente, las algas están formadas por tejidos blandos, motivo por el cual no suelen tener una buena preservación (incluso nula) en los estratos geológicos (Chapman y Chapman, 1973). Las algas tienen un interés particular para la

Paleoecología por su capacidad para aportar información sobre las características del agua en la que vivieron: temperatura, trofismo, composición química o incluso su pH (Cugny, 2012). En el registro de microfósiles no esporopolínicos, es sólo posible identificar cierto número de algas, principalmente algas verdes, de las que se conservan sus esporas, células vegetativas y formas coloniales.

Entre las algas halladas en el registro de NPP, las más comunes pertenecen al filo Chlorophyta o filo de las algas verdes. En él se distinguen varias clases, aunque, por no desviarnos excesivamente del tema que nos ocupa, nosotros nos centraremos en las tres más frecuentes en nuestras muestras.

III.1.2.1. Zygnematophyceae

Los miembros de la clase Zygnematophyceae son algas verdes filamentosas de una sola celda o de dos celdas divididas por una pared y una variación considerable en la forma de los cloroplastos. Todas las especies se caracterizan por una particular reproducción sexual, la conjugación. El proceso comienza con el apareamiento paralelo de dos filamentos, alineando las células vecinas. Entonces, se crea un tubo de conjugación en forma de puente para conectar dichas células y las células ameboides de un filamento se desplazan hacia el filamento de al lado. Las células se fusionan, produciendo un cigoto diploide, que forma una espora. Este cigoto pasa por un proceso de meiosis para producir la siguiente generación. Por tanto, las algas maduras son generalmente haploides (Margulis, 1990). Se reconocen dos órdenes:

III.1.2.1.1 Zygnematales

Las zygmematales son algas verdes filamentosas no ramificadas. El filamento crece cuando se dividen las células de la cadena, creando dos nuevas celdas completas. Algunas especies producen rizoides en uno de los extremos del filamento con el fin de anclarse a los objetos en el agua. La pared celular de los filamentos no fosiliza pero sí que se preserva la característica pared de las esporas, que es la que llegamos a identificar en nuestro registro fósil.

Entre las zygmematales, no se conocen grandes diferencias respecto a su ecología. La mayoría de sus especies viven en ambientes de aguas dulces, profundas, estancadas y ricas en oxígeno de lagos, estanques o suelos húmedos, donde son importantes productores primarios.

Dentro de este orden, se han distinguido hasta doce géneros, entre los cuales están *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Zygnema* y *Debarya* (Van Geel 2000) y más de 600 especies. La identificación de este tipo de microrrestos en las láminas de polen dio comienzo en 1976 a partir de los análisis realizados por B. van Geel (1976), para convertirse en un importante indicador de la situación trófica y de humedad del espacio muestreado.

SPIROGYRA

Las algas de este género (que engloba más de 400 especies) se caracterizan por tener células en forma de filamentos. Los filamentos no ramificados viven normalmente “libres”, aunque sí que se conocen formas unidas. La reproducción tiene lugar durante la primavera. Las esporas de *Spirogyra* son frecuentes en los sedimentos superficiales, y en sedimentos holocenos de laguna, especialmente en un estadio regresivo (Medeanic, 2006). Indica medios húmedos, desde una humedad relativa hasta un medio acuático. Este tipo de algas crece en agua estancada o de lento movimiento, dulce, rica en materia orgánica, poco profunda y a veces de carácter alcalino (López-Sáez et al., 1998). Suelen ser más abundantes, tanto en primavera, como en otoño. En la literatura, podemos localizarla bajo una gran variedad de denominaciones: UG-1240 (Gelorini 2011), HdV-130, HdV-131, HdV-132 (van der Wiel, 1982), HdV-315), HdV-342 (van Geel et al., 1981), HdV-417 (Kuhry, 1997), HdV-D (van Geel, 1976), t. micro 19 (Kuhry, 1988) o HdV-314 (van Geel, 1978).

MOUGEOTIA

Mougeotia se diferencia de *Spirogyra* en su cloroplasto plano. Las zygosporas de *Mougeotia* cuentan con una morfología bastante característica, al ser cuadradas con ángulos biselados y una superficie lisa o punteada. Es necesaria la presencia de agua profunda y una temperatura relativamente alta (superior a 15°C) para que se reproduzcan (van Geel et al., 1981). Fundamentalmente, se localizan en sedimentos fluviales superficiales, mientras que su presencia es esporádica en los sedimentos superficiales de marismas, lagunas y zonas de turbera (Medeanic, 2006). Las diferentes nomenclaturas empleadas para este género son: HdV-A, HdV-B (van Geel, 1976), HdV-61, HdV-100 (van Geel, 1978), HdV-313 (A-F) (van Geel et al., 1981), HdV-373 (van Geel, 1983), HdV-133, HdV-134, HdV-135, HdV-136, HdV-141 (van der Wiel, 1982), HdV-711 (Bakker y van Smeerdijk, 1982) y HdV-418 (Kuhry, 1997).

ZYGNEMA

Las esporas de *Zygnema* se caracterizan por su forma esferoide y aplanada. Se diferencian de *Spirogyra* y *Mougeotia* porque poseen cloroplastos estelados. Este género, que comprende alrededor de 100 especies, vive en aguas de curso lento o estancadas, poco profundas, en medios de meso a eutróficos. Las zygosporas de *Zygnema* son raras en sedimentos superficiales de pantanos de agua fresca, marismas o turberas, siendo más frecuentes en aguas fluviales superficiales. Producen esporas en la primavera, cuando la temperatura es más cálida (López-Sáez et al., 1998). Las podemos encontrar como HdV-314 (Van Geel, 1978), HdV-213 (Van Geel et al., 1989) y HdV-419 (Kuhry, 1997).

DEBARYA

A pesar de que no es un alga muy común en la actualidad, la distintiva morfología de sus zygosporas facilita su correcta identificación al microscopio. Su morfología puede variar de esferoide a lenticular, presentando una fina apertura en su zona ecuatorial y una estructura irregular (radialmente estriada) en el centro de su zona polar. Suelen estar presentes en eventos de inundación temporal de los suelos, tanto con carácter estacional como en los períodos de transición hacia una ciénaga. Su presencia junto a Cyperaceae, *Typha* y *Glomus* en contextos paleoecológicos se ha relacionado con aportes regulares de agua dulce o con bajos niveles de agua en lagos y lagunas (Cook et al., 2011). También se le conoce como HdV-214 (van Geel et al., 1989).

III.1.2.1.2 Desmidiales

Los Desmidiales (Fig. III.1) comprenden unos 40 géneros y más de 10000 especies, la mayoría unicelulares. En las algas desmidiales, la pared se encuentra profusamente ornamentada, hallándose esta y el contenido celular dividido en dos secciones. Cada célula comprende, por lo tanto, dos medias células que pueden estar delineadas por una fisura o constricción estrecha llamada *istmo* (por ejemplo, *Desmidium*) o profunda llamada *sinus* (por ejemplo, *Staurastrum*). En algunos géneros, como *Closterium*, no hay unión de medias células pero el contenido celular está, sin embargo, en dos secciones. La célula puede ser lisa (*Closterium*) o muy ornamentada con proyecciones espinosas o granulares (*Staurastrum*). La pared celular, que está compuesta de celulosa y de una capa externa de pectina, se caracteriza por sus numerosos poros dispuestos regularmente. Son propias de agua dulce (estanques, lagos, ríos) y muchas de las especies son planctónicas. Ocasionalmente, pueden aparecer en

aguas salinas, nieve o hielo y rara vez en aguas que contienen mucho limo. Las estaciones más favorables para su desarrollo son finales de la primavera o principios del verano, siendo característica su increíble resistencia en estado vegetativo.

CLOSTERIUM

Closterium, o HdV-60 (van Geel, 1978) y HdV-372 (van Geel, 1980), es un género de algas verdes unicelulares de la familia de Closteriaceae. Están compuestas por dos semicélulas simétricas individuales. Sus zygosporas son ovales, elipsoidales e incluso cuadrangulares con paredes granuladas y a veces cuentan con estrías longitudinales y apéndices. También se han relacionado con aguas abiertas y más o menos mesotróficas (Kuhry, 1985), así como con agua más bien fría. En registros fósiles, se han encontrado zygosporas de *Closterium* en sedimentos superficiales de turbera en asociación con esporas de *Sphagnum* y polen de Ericaceae, siendo ambos indicativos de ambientes ácidos.

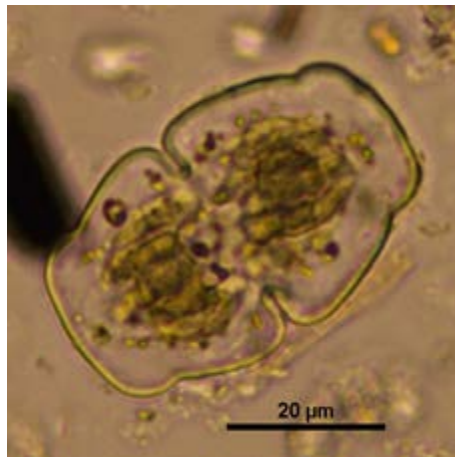


Figura III. 1. Desmidial (Bezkitta, Gipuzkoa)

III.1.2.2. Chlorophyceae

III.1.2.2.1 *Pediastrum*

Pediastrum es un género compuesto por algas verdes planctónicas, radialmente simétricas, de la familia de las Hydrodictyceae. Aunque son multicelulares, es más preciso hablar de ellas como un cenobio de algas verdes, puesto que el número de celdas está prefijado en el origen del organismo. Es probable que las paredes estén impregnadas con alguna sustancia adicional relacionada con la esporopolenina, ya que es bastante resistente a la biodegradación y al procesado físico-químico de las muestras (Limaye et al., 2007). Las colonias son circulares, en forma de estrella y formadas por 8, 16 o 32 individuos con perforaciones en forma de lenteja entre celdas (Limaye et al.,

2007). Las condiciones que favorecen la presencia de las especies de *Pediastrum* son la erosión en el área de captación, la cantidad de luz que recibe, la turbidez, la química del agua, la situación trófica y el pH. La conservación a lo largo del tiempo es especialmente favorable en suelos limnéticos y el número de estas algas normalmente sobrepasa con creces la cantidad de polen y esporas. Aún es necesario un estudio pormenorizado de la interpretación de cada especie de este género de algas, debido a que se agrupan bajo el mismo epígrafe a varias especies (Jankovská, 2000). *Pediastrum* puede registrarse también como HdV-900 (Kuhry, 1997), UG-1235, UG-1236 y UG-1237 (Gelorini, 2011).

III.1.2.2.2 *Scenedesmus*

El género *Scenedesmus*, UG-1239 (Gelorini, 2011), perteneciente a la familia de Scenedesmaceae cuenta con 74 especies. Este género de algas verdes puede existir en su forma unicelular o formando cenobios de cuatro u ocho células, con una ornamentación muy variable de sus paredes. Son típicas de agua dulce, concretamente de lagos, lagunas o ríos de cauce lento, siendo más abundantes en áreas ligeramente eutróficas. Según G. Cronberg (1986) y V. Gelorini (Gelorini, 2011), si la encontramos junto a *Pediastrum*, suelen ser indicativas de eutrofización del depósito como consecuencia de las actividades humanas.

III.1.2.3. Trebouxiophyceae

III.1.2.3.1 *Botryococcus*

Las algas verdes *Botryococcus* (familia Botryococcaceae) forman colonias, que desarrollan celdas cónico-cilíndricas densamente agrupadas, que se ramifican desde el centro de la colonia esférica. Los *Botryococcus* actuales son propios de regiones tropicales y templadas, pero pueden tolerar el frío estacional. Normalmente, viven en ciénagas, estanques temporales o lagos, en los que forma una capa superficial considerablemente gruesa. Por otra parte, aunque es una colonia propia de aguas dulces, también se ha confirmado su presencia en hábitats de salinidad variable (Limaye et al., 2007). Asimismo, se ha denominado como HdV-766 (Bakker y Van Smeerdijk, 1982), HdV-901 (Kuhry, 1997) y UG-1231 (Gelorini, 2011).

III.1.2.4. Charophyceae

La clase Charophyceae comprende el orden de los Charales, con más de 300 especies. Las carofíceas del orden Charales poseen paredes celulares mineralizadas que contienen carbonato cálcico y carbonato de magnesio. Las algas de este orden poseen talos complejos con verticilos de ramas, nudos y entrenudos, aunque en su forma fósil se suelen preservar de manera desconectada. Parecen plantas puesto que poseen crecimiento apical, tejidos parecidos a los de las plantas vasculares y células protectoras estériles que cubren los oogonios y anteridios (Nabors, 2006). Las especies de *Chara* son estacionales y dependen de fuentes de agua dulce, principalmente meteórica. Por lo tanto, su presencia y relativa abundancia en depósitos costeros puede emplearse para aclarar aspectos paleoclimáticos donde hay escasez de esporas y polen de plantas superiores. Además, al desarrollar estos microorganismos nuevas formas en cada período de su vida y extinguirse en poco tiempo se han solido emplear como marcadores cronoestratigráficos. Sin embargo, su potencial como un indicador más en los estudios paleoclimáticos todavía ha de ser investigado.

III.1.3. Estomas

Los estomas (Fig. III.2) son aperturas microscópicas en la epidermis de los órganos verdes de las plantas superiores que controlan el intercambio de gases con la atmósfera y la transpiración de la planta. Estos poros están formados por un par de células denominadas células oclusivas, que controlan la apertura del mismo. Debido a la fuerte resistencia a la degradación de la cutícula, sus estructuras son relativamente frecuentes en las muestras paleopalinológicas (García-Álvarez et al., 2009).

La historia del desarrollo del bosque boreal y de la línea forestal ha sido un tema de gran interés biogeográfico y ecológico. El límite forestal se ha estudiado mediante polen, estomas y análisis macroscópico de la madera (Gervais et al., 2002). En áreas de bosque de coníferas, la turba y los lagos generalmente contienen agujas pero incluso cuando la mayor parte de las agujas desaparece por descomposición, algunos estomas se pueden llegar a conservar (Hansen, 1995). La presencia de estomas en las preparaciones paleopalinológicas se ha empleado para contrarrestar el problema interpretativo y cuantitativo generado por la elevada capacidad de dispersión del polen de conífera. Estas especies polinizan en grandes cantidades por vía aérea, lo cual, sumado a su particular morfología, se traduce en altas concentraciones de estos microrrestos, sin

llegar a comprender si había una presencia local de pináceas. Se han realizado grandes esfuerzos para correlacionar el polen y la vegetación existentes, pero el límite de los pinos y abetos es especialmente complicado de extraer de los porcentajes de polen (Hansen, 1995). A partir del trabajo de Trautmann (1953), en el que diferenciaba los estomas de coníferas de Centroeuropa basándose en varios criterios morfológicos, numerosos palinólogos han empleado el análisis de estomas como herramienta para la reconstrucción del límite forestal. Las observaciones en varios estomas de conífera indican que es posible identificarlos a nivel de género y en algunos casos de especie (*Larix laricina*, *Picea* tipo, *Pinus* tipo y *Abies* tipo) (García-Álvarez et al., 2009; Hansen, 1995). Por esta razón, el estudio de estomas de conífera certifica la existencia cercana de dichas especies de una manera completamente independiente del número de pólenes de nuestro análisis. No obstante, debemos tener claro que, al igual que ocurre con otros microrrestos vegetales, su falta no conlleva la ausencia de sus correspondientes taxones en el paisaje del pasado (Iriarte-Chiapusso et al., 2017). L. Wick (1994) advierte que la abundancia de este tipo de microrrestos no puede atribuirse directamente a una abundancia de árboles, y deberían realizarse más estudios de este tipo (Hansen, 1995). Sería útil desarrollar, en un futuro, claves de estomas similares a las ya existentes para polen y macrorrestos vegetales. Aunque todavía existen ciertos aspectos por aclarar, el análisis de estomas se recomienda como complemento para el estudio paleopalínológico en aquellas áreas en las que las coníferas formaran parte importante de la vegetación. Algunas angiospermas y criptogramas vasculares también poseen estomas lignificados, fácilmente diferenciables de los de coníferas, pero todavía existen dificultades interpretativas.

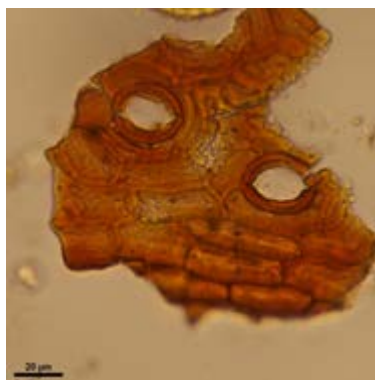


Figura III. 2. Estoma (Baltzola, Bizkaia)

III.1.4. Esporas

Ciertos autores han incluido en sus registros de microfósiles no esporopolínicos algunas esporas de helechos (Cook et al., 2011; Kuhry, 1988; van Geel, 1978). En los helechos, las esporas son cuerpos microscópicos unicelulares o pluricelulares, que se forman con fines de dispersión y reproducción. Un ejemplo de su registro como NPP es UG-1243, espora de *Asplenium* (Gelorini, 2011). No obstante, consideramos que un estudio más pormenorizado debe incluirse en el análisis palinológico.

III.1.5. Hongos

Los hongos son organismos eucariotas cuyos núcleos celulares están contenidos en membranas. La mayoría de los hongos son pluricelulares y están compuestos de largos filamentos, las hifas, que forman una masa entrelazada denominada micelio. Un hongo puede tener un micelio único o varios tipos de micelios a medida que experimenta las fases de su ciclo vital.

Los hongos son heterótrofos pero no ingieren los alimentos como los animales. Por el contrario, son osmotróficos, es decir, absorben el alimento después de descomponerlo en pequeñas moléculas, que atraviesan entonces la membrana plasmática mediante difusión o con la ayuda de las proteínas de transporte (Kendrick, 1996; Nabors, 2006). La mayoría de los hongos son saprobios: organismos que se alimentan de materia orgánica muerta. Otros son parásitos que se alimentan de sus organismos-huéspedes vivos, o depredadores, organismos que matan al ser del que se alimentan. Por último, muchos hongos viven estableciendo relaciones de beneficio mutuo con algas, bacterias fotosintéticas o plantas, y reciben los compuestos orgánicos de ellos.

Los hongos producen esporas durante la reproducción sexual o asexual. Las esporas permiten la dispersión de la especie hacia nuevos lugares, siendo capaces de sobrevivir en condiciones adversas, como la deshidratación o la congelación (Nabors, 2006).

Los hongos se clasifican principalmente atendiendo a los detalles de su ciclo vital y su morfología. Las especies que poseen ciclos vitales muy definidos se ubican en uno de estos cuatro filos: Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota.

Estos organismos están presentes por todo el planeta, sobreviviendo a climas extremos, (desde los más fríos hasta los tropicales), en variedad de sustratos (suelo, aire, agua, nieve) y en diferentes tipos de huéspedes (vegetales, animales, otros hongos, materia orgánica en descomposición). Aparte de la variedad de hábitats y de los estados tróficos, también es conveniente destacar su abundancia, habiéndose estimado una cantidad de especies, cinco a siete veces superior que la de los vegetales. No obstante, tan sólo el 5% de especies son conocidas (Cugny, 2012).

La mayoría de los restos de hongos fósiles son ascosporas y conidios. Las clamidosporas, basidiosporas, teliosporas o uredosporas, pero también las fructificaciones (ascomas) o fragmentos de micelios y sus formas particulares (hipofodios) no son raros, pero generalmente son menos numerosos y diversificados (Cugny, 2012). Como consecuencia de una serie de procesos tafonómicos, tan sólo llegan a nosotros las esporas de gran tamaño y con paredes gruesas, que sobreviven tanto a los eventos postdeposicionales como al tratamiento físico-químico palinológico. Debido a su morfología, se considera que su deposición en el sedimento tiene lugar en una reducida distancia desde el hongo del que proviene (van Geel y Aptroot, 2006). Una comparación con los estudios de Aerobiología muestra la débil representación de un buen número de esporas transportadas por el aire, pequeñas y hialinas, dentro de las especies fósiles (Cugny, 2012).

Las esporas fúngicas pueden arrojar luz sobre acontecimientos realmente diversos tales como la situación de nutrientes y condiciones de humedad: *Meliola ellisii*, asociado a *Calluna* y hallado en las fases más secas (Fig. III.3), *Byssothecium circinans* (HdV-16) unido a condiciones meso-oligotróficas y ausentes en fases muy húmedas, HdV-123 y HdV-124 en condiciones helófitas a meso-eutróficas, o HdV-729 en fases húmedas a acuáticas y eutróficas).

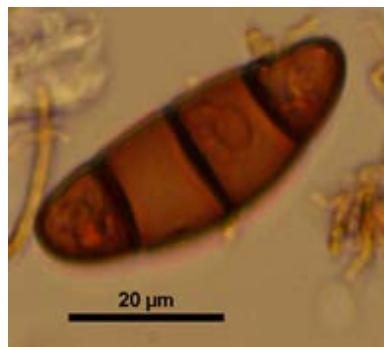


Figura III. 3. *Meliola ellisii* (Belate, Navarra)

El conjunto de hongos saprófitos y coprófilos (Fig. III.4) es uno a los que más atención se le ha prestado en los estudios de antropización del paisaje. Los primeros, en particular los lignícolas, se benefician de aportes exteriores tales como troncos, ramas, tallos u hojas. Los hongos coprófilos, englobados en los filos Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota (Nabors, 2006), se desarrollan principalmente sobre los excrementos de mamíferos herbívoros en zonas húmedas y exteriores. Las ascosporas de géneros o de grupos coprófilos (*Sporormiella*, *Chaetomium*, *Neurospora*, *Gelasinospora*, *Sordaria*, *Podospora*, *Schizothecium*, *Bombardoïdea*, *Cercophora*, *Arnium*, *Apiosordaria* o *Coniochaeta*) son corrientemente utilizados en Palinología como indicadores de la presencia de herbívoros salvajes y/o domésticos. Siguiendo la mencionada tendencia, nosotros también hemos dedicado un apartado al análisis del registro de esporas de hongos coprófilos y su potencialidad como *proxies* en contextos de actividades pastoriles.

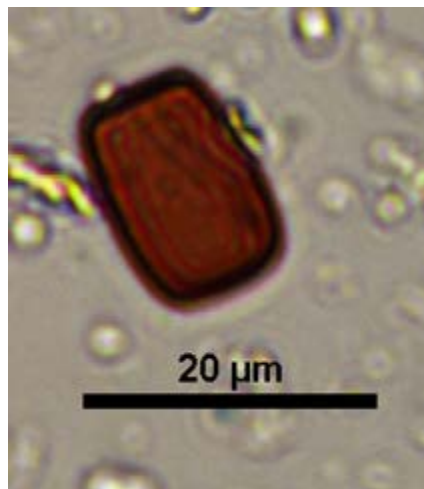


Figura III. 4. *Sporormiella* (Malla, Gipuzkoa)

Algunas esporas han podido igualmente estar ligadas a otro tipo de perturbaciones, de origen antrópico o no, tales como las quemaduras o incendios: ascosporas de HdV-55C *Neurospora crassa* (Bakker y van Smeerdijk, 1982; Innes et al., 2004; van Geel, 1978), HdV-1 *Gelasinospora* y HdV-2 *G. retispora* (J. B. Innes et al., 2004; van Geel, 1978; van Geel et al., 1989). Ciertas esporas fúngicas se han interpretado como indicadores de fenómenos erosivos o de tipos de vegetación externa al medio sedimentario, como sucede con la micorriza *Glomus* (Anderson et al., 1984). De hecho, estudiaremos con mayor detalle el valor ecológico de este último NPP en una de las experimentaciones de análogos modernos desarrolladas en esta investigación.

Junto a las esporas y conidios, también podemos encontrarnos otro tipo de restos de hongos en el contenido esporopolínico de las láminas, tales como los cuerpos de fruto o las hifas. La morfología característica de los primeros les hace fácilmente identificables, algunos de ellos con formas especialmente distintivas (Meliolaceae, Microthyraceae). Su presencia en depósitos cuaternarios se ha atribuido a la acumulación de vegetación terrestre perteneciente sobre todo a angiospermas dicotiledóneas (Limaye et al., 2007).

En ciertas ocasiones, especialmente ante la mala preservación polínica o la ausencia de un taxón concreto, las esporas fúngicas han sido empleadas como indicadores para la reconstrucción de determinadas especies florísticas que estaban presentes. Por ejemplo, la presencia de esporas fúngicas conocidas por ser el patógeno de una planta determinada se ha utilizado para demostrar la existencia de dicha planta, como podría ser el caso de *Amphisphaerella dispersella*, típicamente asociado con *Populus* (van Geel y Aptroot, 2006). En el caso de *Clasterosporium caricirum* indicaría la presencia local de *Carex* (Cugny, 2012; Prager y Barthelmes, 2006; van Geel, 1978). Un indicador de árboles caducifolios sería *Kretzschmaria deusta*, que parasita sus raíces. *Ustilago maidis*, *Puccinia sorghi*, *P. graminis* también son parásitos, en este caso, de plantas cultivadas (Turton y McAndrews, 2006).

III.1.6. Amebas testadas

Las amebas testadas son un grupo de protozoos eucariotas caracterizados porque su citoplasma se halla envuelto por una testa. Las testas, que pueden medir entre 5 y 300 μm (Sigala et al., 2016), son relativamente sensibles a los tratamientos químicos y se ha comprobado que muchas especies no resisten al proceso físico-químico propio del estudio paleopalinológico. Sin embargo, cuando son capaces de resistir este deterioro (Chmura et al., 2006), su morfología permite la identificación incluso a nivel de especie (Sigala et al., 2016). Por evitar la pérdida de testas, y por consiguiente de información, en los estudios específicamente dirigidos al análisis de amebas testadas se ha empleado una metodología menos agresiva (Payne et al., 2012).

Según X. Panadés i Blas (2013), el ciclo de reproducción (asexual, por fisión binaria) de las amebas testadas y su facultad de enquistarse explican su cosmopolitismo (ríos, estuarios, humedales, pantanos, lagos, ambientes costeros, turberas, musgo, debajo de cortezas de árboles, subsuelos del bosque, glaciares, etc). También muestran

sensibilidad a la acidificación, la eutrofización y la contaminación por azufre, nitrógeno y metales. El objetivo de los estudios de amebas testadas ha sido la reconstrucción de la variabilidad hidrológica para investigar el cambio climático usando registros en turbera y el cambio en el nivel del mar a partir de testigos sedimentarios costeros. Lamentablemente, como ya se ha dicho con anterioridad, no existe una preparación físico-química que permita preservar tanto el polen como una buena cantidad de amebas testadas, por lo que muchas veces disponemos de una visión sesgada y la identificación taxonómica es más deficiente. Es por ello que R. Payne (2012) anima a incorporar el acercamiento de amebas testadas como un análisis más dentro de un proyecto multidisciplinar de reconstrucción del paleoambiente. De esta manera, enriqueceríamos notablemente nuestra interpretación paleoclimática y paleoambiental.

Un ejemplo de ameba testada en la literatura dedicada al estudio de microfósiles no esporopolínicos podría ser *Amphitrema flavum* o HdV-31A (Van Geel, 1978).

III.1.7. Invertebrados

Los restos de insectos y/o de ácaros (mandíbulas, patas, ojos, etc.) son relativamente frecuentes en las preparaciones paleopalínológicas (Fig. III.5). El estado de conservación de algunos de estos restos puede permitir su identificación taxonómica. Este es el caso, por ejemplo, del NPP HdV-107 (van Geel, 1978), que corresponde a una mandíbula de Carabidae (van Geel et al., 1989), mientras que HdV-195 (van Geel et al., 1983) son las alas del insecto *Conomelus anceps* (Miola, 2012). Algunos de ellos se han empleado para obtener información sobre las condiciones climáticas (IBB-44) o registrar la presencia de agua y sus características (temperatura, salinidad), como es el caso de *Brachionus*, *Conochilus natans* (van Geel, 1976) o Tipulidae (van Geel et al., 1989).

Algunos autores han considerado los foraminíferos que aparecen en las preparaciones palinológicas como pertenecientes al grupo de microfósiles no esporopolínicos (Bakker y van Smeerdijk, 1982; Kuhry, 1988). Estos microorganismos son protozoos que cuentan con una concha interna mineralizada que fosiliza fácilmente, por lo que se encuentra con relativa frecuencia en los residuos de los levigados de rocas blandas y en las láminas delgadas de las rocas duras. Forman un grupo de una elevada biodiversidad, siendo la mayor parte de ellos bentónicos. Fundamentaron el inicio de la Micropaleontología y cuentan con una metodología de análisis e identificación propias

(Murray, 1979; Schönfeld et al., 2012; Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993; Walton, 1952), más allá de los hallazgos puntuales en otras disciplinas como la Paleopalinología.

Otro tipo de NPP son los restos metazoarios (huevos de turbularios – *Neorhabdocoela*-, loricas y huevos de rotíferas, restos de huevas de tardígrados y restos de artrópodos diversos) que aportan información acerca de las características del hábitat en el que se encuentran (agua, barro, superficie de vegetales).

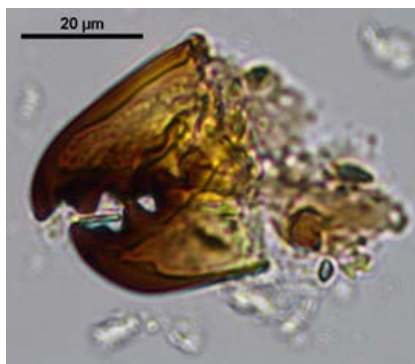


Figura III. 5. Mandíbula de insecto (Etxarri-Larraún, Navarra)

III.1.8. Huevas de parásito

Las huevas de algunos parásitos intestinales también sobreviven al tratamiento físico-químico empleado en Paleopalinología, pudiéndose encontrar en las muestras de polen. Los más frecuentes son *Trichuris* (Fig. III.6) y *Ascaris*.

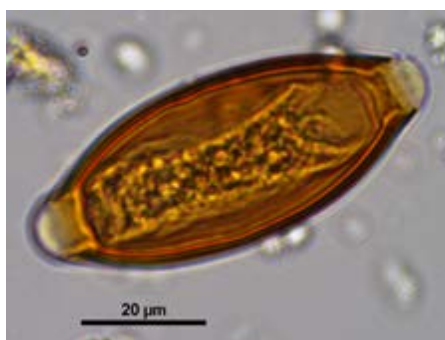


Figura III. 6. *Trichuris* (Sarobe, Gipuzkoa)

Estos parásitos intestinales que afectan tanto a animales como a seres humanos, dependiendo del contexto en el que aparezcan pueden reflejar la ingesta de agua contaminada o comida lavada en ella (Deforce et al., 2015). Según O. Brinkkemper (2012), el ser humano ha sufrido de enfermedades por infección parasitaria intestinal a lo largo de toda su evolución, agravándose este problema a partir de la adopción de la economía de producción, por la sencilla razón del empeoramiento en las condiciones de

salubridad tras el crecimiento de los núcleos de población, el modo de vida sedentaria y la cercanía entre el ser humano y el ganado.

III.2. Metodología empleada en esta Tesis Doctoral

El principal dilema a la hora de enfrentarnos al estudio de los NPP radica en la falta de una metodología específica para esta diversidad de microrrestos. Esta problemática afecta a distintos aspectos de la metodología, los cuales desarrollaremos dentro de su apartado específico (muestreo, procesamiento físico-químico de las muestras, identificación, recuento, representación gráfica de los resultados e interpretación de los mismos). Como ya hemos avanzado, la metodología empleada en esta investigación presenta una serie de diferencias en función de si se trata de un contexto de experimentación de análogos modernos o del registro fósil, por lo que dedicaremos un subapartado a cada una de ellas para clarificar la exposición.

III.2.1. Experimentación de análogos modernos

Uno de los objetivos de esta Tesis es el estudio de análogos modernos, que contribuyan a una mejor comprensión de los NPP en el registro fósil. Uno de los pilares básicos en los que se asienta la Palinología es la relación entre la lluvia polínica y la vegetación que la origina, de manera que un registro fósil nos muestra qué vegetación había en un momento determinado del pasado, al igual que los espectros polínicos actuales reflejan la vegetación actual (Faegri y Iversen, 1989). Para una mejor comprensión e interpretación de las señales fósiles, se han desarrollado a lo largo de los años una serie de ejercicios de analogía (Bunting et al., 2004; Mazier et al., 2010; Prentice y Parsons, 1983; Sugita, 1994; Trondman et al., 2015), que pretenden analizar esa relación entre la lluvia polínica actual y las diferentes configuraciones paisajísticas y prácticas humanas a las que pertenecen las muestras.

Inspirados en los acercamientos de calibración de señales polínicas (Mazier, 2006), los estudios de NPP en contextos actuales (referenciales de NPP) han mostrado su utilidad en el afinamiento de los conocimientos sobre la ecología y la capacidad de dispersión de estos microrrestos (Blackford et al., 2006; Cugny, 2010; Gelorini, 2011; Graf y Chmura, 2006; Klerk et al., 2009; Montoya, 2010; Mudie, 2010; Mulder y Janssen, 1999; Prager y Barthelmes, 2006; Raper y Bush, 2009; Yeloff et al., 2007). Con los estudios de análogos modernos, se pretende asociar el contenido de NPP de las

muestras superficiales y/o subactuales a las características ambientales y bióticas de hoy en día, y de ese modo, inferir los resultados medioambientales obtenidos en el conjunto fósil, usando el principio del uniformismo (Montoya, 2010). Junto a los estudios de análogos modernos específicamente destinados al estudio de NPP (Mudie, 2010; Yeloff et al., 2007), es habitual que este tipo de información provenga de palinofacies recogidas para el análisis de la lluvia polínica moderna (Klerk et al., 2009; Montoya, 2010; Mulder y Janssen, 1999), que utilizan a menudo muestras de briofitos como captadores.

A diferencia del acercamiento analítico del polen, en el caso de los NPP, nos encontramos con la dificultad de poder conocer, a nivel macroscópico, cuáles son los organismos productores de muchos de estos microfósiles. Por este motivo, solamente podemos emitir hipótesis sobre la relación cualitativa y cuantitativa entre los NPP y los sustratos, plantas y otros parámetros ambientales (fenómenos de erosión o períodos de sequía, entre otros). A esta circunstancia se le añade la ausencia de una metodología estandarizada en la materia porque, entre otras razones, tampoco se ha intentado responder a las mismas hipótesis de trabajo. Si nos atenemos a los estudios de contextos continentales, las cuestiones que se han intentado resolver pueden dividirse en tres categorías (Cugny, 2012):

1. Relación entre los conjuntos no esporopolínicos y el tipo de sustratos o medio (Klerk et al., 2009; Montoya, 2010; Mulder y Janssen, 1999; Prager y Barthelmes, 2006).
2. Relación entre los microrrestos fúngicos y la vegetación circundante y otros parámetros ambientales (Blackford et al., 2006; Yeloff et al., 2007).
3. Relación entre los hongos coprófilos y las actividades de pastoreo (Blackford et al., 2006; Chmura et al., 2006; Raper y Bush, 2009).

En las experimentaciones de análogos modernos que incluimos en esta Tesis Doctoral, nos centramos en las categorías 2 y 3 anteriormente mencionadas. Concretamente, en el caso de la relación entre microrrestos fúngicos y los parámetros ambientales, nos hemos centrado en el estudio específico de la micorriza *Glomus*, con la intención de valorar el significado ecológico que se le ha dado tradicionalmente a este NPP. En el análisis de la relación entre los hongos coprófilos y las actividades de pastoreo, hemos trabajado tanto con los hongos coprófilos ocasionales como con los estrictos.

III.2.1.1. Muestreo

III.2.1.1.1 Análogos modernos de *Glomus*

El muestreo en todos los sitios seleccionados para el estudio del valor ecológico de la micorriza *Glomus* ha sido el mismo. En un perfil estratigráfico de 15 cm de profundidad, hemos recogido tres muestras (una superficial y dos subactuales) con un intervalo de muestreo de cinco centímetros. Se han analizado 30 gramos de sedimento por cada muestra. En la selección de los puntos de muestreo, hemos tenido en cuenta las características biogeográficas para disponer de diferentes condiciones medioambientales.

III.2.1.1.2 Análogos modernos de hongos coprófilos

Las muestras de los análogos modernos de hongos coprófilos son exclusivamente superficiales (30 gr.). Con la finalidad de obtener una representación más homogénea del registro hemos tomado tres muestras en cada uno de los puntos (entre 10 y 20 m de distancia), que en su posterior tratamiento han sido trabajadas conjuntamente. Los lugares escogidos para el muestreo corresponden a zonas con diferentes grados de presión de pastoreo: sin pastoreo; pastoreo ocasional; pastoreo frecuente y sobrepastoreo o zonas de refugio del ganado. Entre las variables que hemos tenido en cuenta, hemos considerado las características biogeográficas y el tipo de ganado (ovejas, caballos, cerdos, vacas, mezcla, así como la ausencia/presencia).

III.2.1.2. Tratamiento físico-químico

Apenas hay investigaciones sobre qué tratamiento físico-químico se adapta mejor a cada uno de los grupos de los NPP. Mayoritariamente, los registros estudiados proceden de las muestras palinológicas, motivo por el que el tratamiento más empleado en el estudio de los NPP es el de esta disciplina. Con la aplicación del tratamiento de esta disciplina corremos un riesgo importante de que los restos de NPP se destruyan a lo largo de este proceso o que tengamos alguna infra/sobrerrepresentación de algunos taxones (van Geel, 2001). No se ha estudiado si mediante otros tratamientos más específicos, se podría obtener una mayor resolución para cada uno de los grandes grupos que conforman los NPP (algas, hongos, parásitos, etc.). R.J. Payne (2012), por ejemplo, recomienda desarrollar un método propio para el caso de las amebas testadas, con el objetivo de obtener una visión holística de las condiciones ambientales y no un registro sesgado que pudiera implicar una mala interpretación. Existen estudios sobre

los posibles efectos de los diferentes métodos de tratamiento físico-químico para el caso del polen, esporas y dinoflagelados mostrándose especialmente críticos con el empleo de la acetólisis, que veían innecesaria e incluso perjudicial para la muestra y la salud del palinólogo (Erdtman, 1943; Hesse y Waha, 1989; Large y Braggins, 1990; Mertens, 2009; Praglowski, 1970; Reitsma, 1969). A diferencia de otros análisis como los polínicos, para el caso de los NPP apenas contamos con unas pocas referencias acerca de cuál sería el método óptimo para la extracción de palinomorfos no esporopolínicos o qué taxones son susceptibles de ser destruidos mediante el método estandarizado. Entre los escasos trabajos existentes respecto a esta problemática, hallamos el ejemplo de la experimentación realizada por C.M. Clarke (1994), en la que procesó muestras de una gran variedad de sustratos empleando tres técnicas diferentes y observó que en función de una u otra la representación de las esporas se veía afectada, debido a la pérdida de determinadas formas en el proceso. B. van Geel (2001), sin un estudio experimental que lo corrobore, sugiere que el tratamiento de las muestras con ácido fluorhídrico (con el objetivo de eliminar el material minerogénico) podría conllevar la pérdida de ciertos microfósiles no esporopolínicos.

Otro ejemplo de mala preservación según el tratamiento es el realizado por E. van Asperen (2016). En este caso, estudiaron la riqueza de esporas fúngicas, la abundancia relativa, el estado de preservación y el tamaño de las mismas, antes y después de someterlas a diferentes tratamientos químicos (método estandarizado, método estandarizado excluyendo acetólisis, método estandarizado con separación por densidades y filtración). Sus resultados dieron lugar a serias reflexiones sobre el conocimiento del que disponemos para comprender el potencial de preservación de las esporas fúngicas en los depósitos. Es más que probable que el punto de partida sea la conservación diferencial y la falta de uniformidad, puesto que en suelos biológicamente activos ocurren una serie de procesos químicos con efectos similares a los del tratamiento en el laboratorio, dando lugar a una degradación de ciertas esporas. Esta vulnerabilidad está clara en especies que cuentan con esporas hialinas (*Peziza*, *Cheilmenia*, *Ascobolus*). Según los autores, la supervivencia tiende a favorecer a los géneros de pared gruesa y pigmentada, que no son para nada representativos de la diversidad de la comunidad fúngica. Además, los microfósiles más pequeños, como es el caso de las pequeñas celdas sueltas de *Sporormiella*, pueden perderse si no empleamos filtros con una luz de malla reducida. Este estudio prueba que existen

evidencias de alteración en el tamaño, la forma y las características morfológicas (o la completa destrucción) de algunos taxones fúngicos dependiendo de la naturaleza del tratamiento de las muestras. La tendencia a recuperar géneros de pared gruesa y pigmentada tiene también implicaciones en su uso como indicadores de la abundancia de grandes herbívoros.

Los resultados de las experimentaciones de E. van Asperen (2016) muestran cómo las esporas de algunos taxones desaparecen completamente debido a su pequeño tamaño o a la frágil naturaleza de sus paredes hialinas y/o delgadas (Zygomycota, Basidiomycota, celdas individuales de *Saccobolus*, *Sporormiella*). La acetólisis conlleva el deterioro del estado de preservación de ciertos tipos de esporas o puede provocar un aumento de su tamaño. También, en función del tratamiento químico, el tamaño y la forma de la espora se ven afectados: las esporas tratadas mediante un baño maría de NaOH o KOH, frecuentemente se encogen o aumentan su tamaño. Debido a estas modificaciones de las características morfométricas, la identificación de taxones cuyas diferencias métricas son reducidas se complica enormemente en incluso resulta imposible su identificación. Este estudio prueba que el método que mejor preserva la diversidad y la abundancia relativa de las esporas fúngicas, en el caso de los análogos modernos, es el filtrado con agua destilada. Sin embargo, este no es válido para rescatar la mayor parte de microfósiles, donde se suele necesitar una mayor concentración de muestra. El autor recomienda emplear un método que sea los menos corrosivo posible, comenzando por el filtrado y centrifugado, baño de KOH y tratamiento con CIH, licores densos y por último baño de NaOH.

Ante esta problemática y teniendo en cuenta que de cada muestra de análogo moderno estudiamos tanto su contenido en NPP como de palinormorfos, hemos decidido utilizar el tratamiento físico-químico tradicional para contextos de yacimiento (Burjachs et al., 2003). Al encontrarse las muestras procedentes del registro fósil ya procesadas al comienzo de la investigación, tomamos la decisión de emplear el mismo sistema en los referenciales actuales, con el fin de evitar diferentes señales derivadas del método y facilitar la comparación de datos entre los distintos depósitos.

En el tratamiento físico-químico clásico se parte de 30 gr de sedimento, añadimos ácido clorhídrico (CIH) para la eliminación de carbonatos, y después, tras la neutralización de la muestra mediante agua destilada, empleamos hidróxido sódico (NaOH, diluido al 10%) para la supresión de materia orgánica. Una vez neutralizada,

procedemos a la recuperación de los pólenes y esporas fósiles mediante un proceso de flotación en Licor de Thoulet, un líquido de densidad 2 g/cm^3 , compuesto por Yoduro de Cadmio (CdI^2) y Yoduro de Potasio (KI) (Goeury y De Beaulieu, 1979). En esta fase, los microrrestos quedan conservados en el líquido, que colamos a través de filtros de carbonato cálcico, que a su vez son destruidos con ácido clorhídrico. Tras un nuevo proceso de neutralización, añadimos glicerina.

III.2.1.3. Identificación

La identificación de los microrrestos (NPP y esporas) la hemos realizado mediante microscopía óptica (objetivos de 40x, 60x y 100x con aceite de inmersión), utilizando un microscopio Nikon modelo Eclipse 50i.

III.2.1.3.1 Identificación de microfósiles no esporopolínicos

A pesar de que el análisis de microfósiles no esporopolínicos dio comienzo hace ya cuatro décadas, aún carecemos de atlas o manuales que faciliten la identificación de los mismos. Por este motivo, todos los autores se han basado en artículos previos publicados por diversos paleoecólogos en los que se describían e ilustraban los distintos palinomorfos no polínicos (Demske, 2012; Gelorini, 2011; van Geel, 1978). Para llevar a cabo las identificaciones de nuevos tipos, los recursos normalmente empleados son manuales de micología, algología, parasitología o aereobiología (Demske, 2013; Gallego-Berenguer, 1989; Mertens, 2009; Misra et al., 2014) y recursos en red (<http://www.algaebase.org/>, <http://www.mycobank.org/>), así como consultas a especialistas de los distintos elementos hallados en las láminas (Cugny, 2012). En estos dos últimos supuestos, resulta imperante añadir que las condiciones de sedimentación, los procesos tafonómicos y las propias preparaciones físico-químicas pueden conllevar la dificultad de obviar las disimilitudes entre lo vivo y lo fósil.

La ausencia de unos buenos atlas que recopilen la gran diversidad de estos microfósiles dificulta enormemente su identificación. A ello se le une que la mayor parte de los tipos de NPP no están adscritos a un organismo conocido y sólo sabemos de ellos sus características morfológicas y el acrónimo que se le ha dado. Ante esta situación y la diversificación de la información que existe sobre este tema, para el desarrollo de esta Tesis Doctoral, hemos realizado una recopilación sistemática de todas aquellas claves bibliográficas que pudieran ayudarnos en la identificación e

interpretación de los microfósiles no esporopolínicos (Aptroot y van Geel, 2006; Barthelmes et al., 2006; Cugny, 2010, 2012; Gelorini, 2011; Miola, 2012; Prager y Barthelmes, 2006; van Geel, 1978).

Esta recopilación (Anexo VIII.2) comprende un total de 1384 registros, que hemos gestionado con el programa FileMaker Pro Advanced 7. La base de datos está formada por fichas tipo que engloban cinco grandes apartados: identificación, descripción, interpretación, ecología y bibliografía. A su vez, cada uno de ellos cuenta con subapartados que buscan aportar la mayor cantidad de información posible de cada uno de los tipos, extraída de las distintas claves de NPP y artículos de dicha temática.

IDENTIFICACIÓN (ACRÓNIMO, NÚMERO, LETRA, CATEGORÍA, IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA)

Este apartado incluye todos los NPP determinados taxonómicamente (por ejemplo, *Filinia* - Gauthier et al., 2010-) y todos aquellos que únicamente tienen un código asignado (UAB-43 - Revelles et al. 2015-). Anteriormente, hemos explicado en mayor profundidad que la noción de tipo de un microfósil no esporopolínico está generalmente compuesta por el código del laboratorio en el que se identificó por primera vez y su número de registro (a veces seguido de una letra). Nosotros hemos incorporado en este bloque la identificación taxonómica lograda, ya sea a nivel de familia, género o de especie y subespecie. Al definir las diferentes categorías (Algae, Amoebozoa, Animalia, Bacteria, Bryophyta, Chromista, Cyanobacteria, Cyst, Diatom, Fibers, Foraminifera, Fungi, Plantae, Protozoa, Spore, Unknown) hemos seguido el modelo de recopilación de A. Miola (2012).

TAXONOMÍA

Recoge la información disponible sobre la categoría taxonómica de los restos, en el caso de que la hubiera (Reino, Filo, Clase, Orden, Familia, Género y Especie).

BIBLIOGRAFÍA

En el apartado bibliográfico se indica el primer artículo en el que se describió el microrresto y la bibliografía posterior generada.

IMAGEN DEL NPP

En los casos en los que ha sido posible, hemos incluido una imagen del microrresto, extraída de la bibliografía relacionada.

DESCRIPCIÓN

Incluye la descripción del color de la celda o de las distintas celdas del NPP (marrón, marrón oscuro, amarillento, hialino, negro, etc), las dimensiones (en micras, salvo en los restos más grandes que se miden en milímetros), características de la superficie (lisa, rugosa, ornamentada, psilada, reticulada) y de la pared (gruesa o fina), tipo de aperturas (monoseptado, biseptado, triseptado, porado, etc), otras particularidades reseñables y por último, si cuenta con un parecido a organismos conocidos u otros NPP.

INTERPRETACIÓN

Este apartado comprende la información correspondiente al contexto donde aparece el microrresto, su asociación con otro tipo de evidencias y las diversas hipótesis interpretativas que existen sobre el mismo.

ECOLOGÍA

Atendiendo al apartado anterior, hemos incorporado unas categorías ecológicas en las que se agrupan en función de su interpretación: coprófilo, indicador de humedad, de sequía, de descomposición de madera, indicador de nutrientes (oligotróficas, mesotróficas o eutróficas); de erosión; de tipo de vegetación; restos de animal, parásito/patógeno, ecología desconocida y otros. Aparece marcada con una cruz la ecología correspondiente al microfósil seleccionado.

En el apartado “Descripción de nuevos NPP” de los Anexos (Anexo VIII.1) hemos recogido todos aquellos microfósiles no esporopolínicos hallados en nuestras muestras, tanto de las experimentaciones de análogos modernos como de los registros fósiles, que no se identificaban con ningún NPP publicado hasta la fecha. A la hora de asignarles una nomenclatura, optamos por seguir las pautas descritas anteriormente. Las siglas elegidas para ello son EHU, que hacen referencia a la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, mientras que los números los hemos asignado siguiendo su orden cronológico de identificación.

III.2.1.3.2 Identificación palinológica

En la identificación esporopolínica hemos utilizado principalmente una palinoteca (material polínico de referencia) y los atlas polínicos de P.D. Moore (1991), M. Reille (1999) y H.J. Beug (2004). En la denominación de los diferentes taxones hemos empleado la nomenclatura de Flora Europaea (Tutin et al., 1964, 1968, 1972, 1976, 1980) y Flora Iberica (Aedo y Herrero, 2005; Benedí et al., 2009; Castroviejo et

al., 1986, 1990, 1993, 1997, 2006, 2007, 2012; Devesa et al., 2007; Morales et al., 2010; Muñoz-Garmendia y Navarro, 1998; Nieto-Feliner et al., 2003; Paiva et al., 2001; Rico et al., 2013; Talavera et al., 1999, 2000, 2010).

En esta Tesis Doctoral, no hemos llevado a cabo las mediciones necesarias para discernir entre especies de pino, por lo que su identificación la hemos marcado como *Pinus sp.* La razón de esta decisión estriba en que en los contextos actuales en los que hemos realizado experimentaciones, buena parte de estas coníferas son *Pinus radiata* de repoblación y esta temática iba más allá de los objetivos principales de la investigación.

En la identificación polínica del género *Quercus*, hemos diferenciado:

- *Quercus robur* tp.: incluyen las especies de hoja marcescente y caduca (*Quercus faginea* Lam., *Q. pyrenaica* Willd., *Q. robur* L. y *Q. petraea* Liebl.).
- *Quercus ilex* tp.: incluyen las especies de hoja perenne (*Quercus ilex* L. y *Quercus coccifera* L.).

III.2.1.4. Recuento

III.2.1.4.1 Recuento de microfósiles no esporopolínicos

A diferencia del recuento esporopolínico, en el recuento de NPP no existe un acuerdo unitario. Por este motivo, los criterios de cuantificación son variados:

- Cuantificación relativa o determinación de las proporciones en términos porcentuales, bien en función de una suma polínica total o de una suma de microfósiles no esporopolínicos (Gelorini, 2012).
- Concentraciones en función al volumen de sedimento o de gramos de sedimento analizados (Raper y Bush, 2009).
- Tasas de acumulación o *influx* (Etienne y Jouffroy-Bapicot, 2014).
- Otros (Dietre, 2012; van Geel et al., 2011).

A esta circunstancia se le une, que tampoco existe un acuerdo sobre el número mínimo de NPP necesario para poder establecer la validez de una muestra. Así, investigadores como J.J. Blackford y J.B. Innes (2006), T.M. Mighall (2006), V. Gelorini (2012), M. Chichinadze y E. Kvavadze (2013), A. Currás (2016), I. Expósito (2016), W.J. Fletcher y P. Hughes (2016), sitúan el umbral mínimo entre 100 y 400 restos. No obstante, es habitual que no se establezca una suma mínima de microfósiles no esporopolínicos, paralizando el recuento de NPP cuando se ha alcanzado el número

mínimo de pólenes. A ello se le añade que tampoco se suele indicar el número de NPP determinados (sólo indican los valores porcentuales), ni se hace referencia a los restos de NPP indeterminables ni indeterminados. Este hecho dificulta la interpretación y la correlación entre las dinámicas de los yacimientos (Ballut et al., 2012; Barthelmes et al., 2006; Doyen y Etienne, 2017; Marinova y Atanassova, 2006; Miola et al., 2006; Montoya, 2010; Riera et al., 2006; Rull et al., 2008).

En nuestro caso, dado que contábamos con diferentes tipos de depósito (algunos de ellos ya procesados) decidimos optar por la cuantificación en porcentajes de los microrrestos, siguiendo el método de J.J. Blackford (Blackford y Innes, 2006). Estos autores establecen un número mínimo de restos (100) para diluir posibles tendencias estadísticas. En nuestros resultados, normalmente superamos esta cantidad aunque en ocasiones no se ha alcanzado. Esta variabilidad es coincidente con lo expuesto por C. Cugny (2012), que advierte de la alta mutabilidad en la abundancia de estos microrrestos.

III.2.1.4.2 Recuento palinológico

En el estudio palinológico, hemos considerado una muestra estadísticamente válida cuando se alcanza un número mínimo de 250 pólenes (esporas excluidas) y, al menos, 15 taxones diferentes (Bryant y Hall, 1993; Burjachs, 1992; Dimbleby, 1985; Erdtman, 1943; Richard, 1999).

III.2.1.5. Representación gráfica

En la representación gráfica de los resultados, elaborada mediante el programa informático Tilia 1.7.15, modificado con CoreIDRAW X4, hemos empleado el histograma. Los diferentes taxones de NPP que componen el estudio se representan en columnas verticales, calculándose sus porcentajes a partir de la suma total de los distintos grupos divididos en función de sus ecologías: restos de animales (1)³, coprófilos ocasionales (2) y estrictos (2'), indicadores de erosión (3), de condiciones ambientales secas (4), de humedad (5), descomponedores de madera (6), indicadores de nutrientes (7), parásitos (8), paisaje vegetal cerrado (9) y abierto (10), restos de vegetales (11) y otros -incluyendo en estos aquellos tipos cosmopolitas o sin una

³ El número entre paréntesis se corresponde a la numeración empleada por cuestiones de espacio sobre los grupos ecológicos en algunos de los diagramas.

ecología clara- (12). Todos aquellos taxones con un valor inferior al 1% están representados con un punto.

En el caso del estudio palinológico, los diferentes taxones se representan igualmente en columnas verticales, mientras que sus valores porcentuales se calculan a partir de la suma total de polen arbóreo (AP), polen no arbóreo (NAP) y *Varia* (indeterminables e indeterminados). La relación AP/NAP también se efectúa sobre la suma polínica total, mientras que la de las esporas se realiza partiendo de la suma esporopolínica total.

III.2.2. Registro fósil

El estudio de los NPP sobre secuencias cuaternarias se ha realizado sobre el *culotte* perteneciente a diversos estudios palinológicos. Las características del muestreo de estos depósitos han variado en función de su tipología. En el caso de los yacimientos arqueológicos, una vez seleccionado el sitio de muestreo y tras la eliminación de la zona exterior del sedimento del perfil (para descartar el riesgo de contaminación esporopolínica actual que pudiera haberse producido mientras el perfil ha estado expuesto a las condiciones ambientales de hoy en día), las muestras se recogieron en columna vertical, en orden inverso, con la finalidad de disponer de una visión diacrónica del registro. El intervalo de muestreo dependerá de las características sedimentarias de cada sitio, siendo el intervalo medio de 5 cm. A fin de evitar posibles contaminaciones durante el protocolo de recogida de muestras, en ciertos casos (especialmente en los yacimientos al aire libre), se suele desechar la parte superior del perfil, debido a la remoción que suele sufrir como consecuencia de las labores agrícolas. En el muestreo de la turbera se ha utilizado una sonda mecánica de percusión. El intervalo de muestreo oscila entre dos y cinco centímetros.

Anteriormente, ya hemos indicado por qué hemos optado en esta Tesis Doctoral en aplicar el tratamiento físico-químico palinológico en el estudio de los NPP. Este tratamiento, utilizado preferentemente en contextos arqueológicos ya lo hemos descrito previamente. En el procesado de las muestras de turba se ha eliminado la parte superficial de la turba, extrayendo aproximadamente dos gramos del interior de cada muestra. A partir de ahí y tras haberlas secado en la estufa a 75°C durante tres horas, se someten a un baño maría a 80°C con NaOH al 10% durante 35 minutos, continuando con un ataque de ClH y un filtrado del contenido. Al igual que en el caso anterior, las

láminas se montaron con glicerina, que permite una mayor movilidad de los microfósiles y por lo tanto, facilita considerablemente su identificación.

La identificación y recuento de microfósiles no esporopolínicos y de polen en contextos fósiles cuentan con la misma dinámica que el caso de las experimentaciones en suelos actuales. En el cálculo de los valores porcentuales se establece, igualmente, los criterios expuestos en el apartado anterior, tanto para NPP como para polen. A diferencia de los análogos modernos, la representación gráfica la hemos realizado mediante diagramas, que nos permiten tener una visión diacrónica de la secuencia. En su elaboración se han empleado los mismos programas informáticos.

IV. RESULTADOS

A continuación, procederemos a la exposición de los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral. Este capítulo se organiza en dos apartados fundamentales, atendiendo, de una parte, a los resultados de las experimentaciones de análogos modernos, y, de otra, a los de los registros fósiles. La metodología empleada en cada uno de los contextos aparece recogida en el capítulo anterior por lo que, en aras de agilizar y facilitar la lectura de esta investigación, no volveremos a extendernos sobre ese punto.

Las experimentaciones de análogos modernos realizadas en nuestra investigación tenían como objetivo principal verificar la interpretación ecológica asignada a ciertos microfósiles no esporopolínicos. La primera que describiremos analiza la relación entre el grado de erosión del terreno y la abundancia de la micorriza *Glomus*, y la segunda, el binomio presión de pastoreo y presencia de hongos coprófilos. Hemos considerado de utilidad exponer estos resultados en primer lugar para poder tenerlos en cuenta en nuestra interpretación del registro fósil. Como ya hemos expuesto en capítulos anteriores, las razones fundamentales de haber seleccionado entre la considerable diversidad de microfósiles no esporopolínicos estos *proxies* para las experimentaciones de análogos modernos son dos. Por un lado, la disponibilidad de tiempo y recursos obligó a acotar el objeto de estudio, con el fin de poder ahondar más en su interpretación. Por otro, *Glomus* y el grupo de hongos coprófilos son unos de los NPP más empleados en las investigaciones paleopalinológicas, por lo que centrar nuestro estudio en comprobar su valor ecológico nos parecía más significativo de cara a interpretaciones futuras. La estructura de ambos capítulos consta de una pequeña introducción con el fin de presentar la problemática hallada en la asignación ecológica de dichos NPP y las investigaciones previas a esta Tesis Doctoral. Posteriormente, hemos descrito cada una de las áreas muestreadas, la metodología empleada, los resultados obtenidos y la interpretación que hemos podido extraer de ellos.

En un segundo bloque, como ya se ha avanzado previamente, hemos llevado a cabo la lectura del registro de microfósiles no esporopolínicos en depósitos correspondientes al Pleistoceno superior y Holoceno: yacimientos de Ametzagaina, Los Husos I, Los Husos II, Baltzola y la turbera de Belate (Fig. IV.1). Hemos estructurado cada uno de estos capítulos en una descripción del yacimiento o depósito natural, seguida de la presentación de la secuencia, el muestreo realizado, los resultados de NPP y la interpretación de los mismos, apoyándonos en los trabajos previamente realizados

del estudio polínico. En estos casos es de vital importancia contrastar la información obtenida con los datos disponibles sobre la secuencia ocupacional del lugar, el registro arqueológico, el método de recuperación de muestras, otros análisis realizados, etc.



Figura IV. 1 Depósitos estudiados en la Tesis Doctoral

En el contexto de la Tesis Doctoral que nos ocupa, hemos identificado los restos de microfósiles no esporopolínicos, con el objetivo de comprobar si existen diferencias con los patrones estudiados en los contextos arqueológicos, ya fuera en términos taxonómicos, tafonómicos y de grado de conservación en general.

En relación a los datos aportados por el polen, vamos a fijarnos principalmente en los grupos ecológicos (y taxones puntuales) que compararemos con la señal de NPP: relación AP/NAP, indicadores de humedad e Indicadores Polínicos de Antropización (IPA). Este último merece una explicación más detallada.

IV.1. Los Indicadores Polínicos de Antropización (IPA) e indicadores de humedad

A pesar de que a menudo la relación entre porcentajes de polen arbóreo y no arbóreo junto a la presencia de carbones haya sido la principal guía para la identificación del impacto antrópico, K.L. Hjelle (1997) opina que habría que poner en

valor la información aportada por el componente herbáceo, reconociendo en él cuáles son los principales taxones favorecidos por la actividad humana (Behre, 1981; Birks, 1990; Iversen, 1949).

Respecto a los IPA, es de destacar que la metodología más extendida es la de “especies indicadoras” (Behre, 1981; Ejarque et al., 2011; Iversen, 1949, 1964; Richard, 1994). Este método de analogía de basa en investigar las preferencias fitosociológicas de las plantas modernas y aplicarlas al registro fósil, obteniendo como consecuencia una herramienta cualitativa para identificar las fases de antropización (Ejarque, 2013).

Según diversos autores, existen dos tipos de indicadores antrópicos: primarios o antropócoras y secundarios o apófitos (Behre, 1981; Iversen, 1949; Richard, 1994; Vorren, 1986). Los primeros incluyen plantas alóctonas de la flora local, normalmente introducidas por el ser humano para su cultivo (cereal, leguminosas, vid, frutales, etc.). Por otra parte, los indicadores secundarios son especies propias del lugar favorecidas por determinadas prácticas humanas. En esta categoría se incluirían toda una serie de plantas arvenses, ruderales y nitrófilas (*Plantago*, *Rumex*, *Chenopodiaceae*, *Urtica*, *Centaurea*, *Artemisia*, etc.). El hecho de que los apófitos formen parte de la vegetación local dificulta su interpretación, ya que no siempre tienen por qué estar ligados a la huella humana en el paisaje. Es por ello que resulta de vital importancia ser prudentes ante la información que nos proporcionan y verlos en su conjunto, combinando la información obtenida del análisis polínico junto a la de otras disciplinas. A este respecto, A. Ejarque (2013) apunta a la necesidad de elaborar referenciales en distintas áreas geográficas con el objetivo de aunar en la relación numérica entre la vegetación y la representación polínica en distintos paisajes, aludiendo a los trabajos de O.K. Davis (1984) que permitieron conocer las condiciones de infrarrepresentación, sobrerrepresentación o la buena asociación para cada taxón.

Algunos ejemplos de la interpretación de los IPA, nos lo ofrecen ciertos autores como J. Argant (2006), que evidencia la presencia de pastoreo en el lago Lauzon (Francia), a raíz de indicadores de erosión, la eutrofización de las aguas y el incremento de Poaceae (antropocoras) y de apófitos tales como *Plantago lanceolata*, *Rumex*, *Urtica* o *Chenopodiaceae*. Sin embargo, los autores dudan del cultivo de cereal en esa área concreta ante la ausencia de yacimientos arqueológicos y aún más de que haya podido ser transportado por el aire, debido a las propias características de esos taxones y por la barrera vegetal que supondría el bosque. Es por ello que lo interpretan siguiendo el

estudio de D. Moe y W.O. van der Knaap (1990), en el que ligan esa presencia de cereal al transporte de semillas en la lana de las ovejas trashumantes, explicando a su vez que los apófitos vendrían derivados de esa actividad ganadera más que de un uso intensivo de la tierra para su cultivo. Mediante este ejemplo, nos gustaría ilustrar cómo la presencia y la abundancia de determinados indicadores polínicos de antropización deben interpretarse en su contexto, teniendo en cuenta el mayor número posible de variables para lograr una interpretación precisa de nuestros datos.

Normalmente, la aparición de taxones de carácter nitrófilo y/o ruderal se relaciona con el pastoreo, ya que este tipo de actividades genera cambios en las propiedades del suelo como puede ser la nitrificación derivada del estiércol animal acumulado en el pasto (Li et al., 2008). No obstante, debemos adoptar una visión global de conjunto, puesto que, taxones como *Plantago* o *Artemisia* pueden ser indicadores de la presencia de ganado en la zona muestreada o simplemente, una zona de tránsito o un período de barbecho en un sistema de cultivo (Behre, 1981; Hernández-Beloqui, 2015).

Al margen de tener en cuenta el descenso en los valores de polen arbóreo, y el aumento de las herbáceas bien sea en forma de plantas cultivadas o de comunidades vegetales nitrófilas y/o ruderales; hemos considerado parte fundamental de esta investigación las abundancias de determinados microfósiles no esporopolínicos, ya sean indicadores de presión pastoral (*Sporormiella*, *Sordaria* y *Podospora*), de procesos erosivos (*Glomus* en contextos lacustres) o de incendios (*Neurospora crassa*). Teniendo en cuenta que estos *proxies* pueden tener una representación muy discreta o puntual a nivel porcentual, sólo la convergencia de varios de ellos debe ser interpretada como significativa de una intervención antrópica (Iriarte, 1994; Galop, 1998; Pérez-Díaz, 2012). Por otra parte, no deben olvidarse otros indicios de antropización como es la presencia de procesos deforestadores, extensión de etapas degradativas del bosque, señales de incendios, etc. (Hernández-Beloqui, 2015).

Basándonos en los trabajos de K.E. Behre (1981), C. Brun (2007), C. Cugny (2012) y B. Hernández-Beloqui (2015), hemos establecido cuáles son los Indicadores Polínicos de Antropización (IPA) y los taxones relacionados con condiciones ambientales más húmedas a tener en cuenta en la interpretación de resultados de esta Tesis Doctoral (Tabla IV.1.1). Los criterios de selección se han basado principalmente en el grado de consenso entre los diferentes autores. En el caso de la turbera de Belate, los hemos agrupado en dos columnas del diagrama resumen con el objetivo de facilitar

la lectura de la evolución paisajística de Belate y poder llevar a cabo una comparación más eficaz entre el registro polínico y los NPP.

IPA	Humedad
<i>Artemisia</i>	Apiaceae
Asteraceae	Cyperaceae
Brassicaceae	<i>Drosera</i>
<i>Cerealia</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Chenopodium</i>	Filicopsida (monolete) undiff.
<i>Cichorium</i>	Filicopsida (trilete) undiff.
<i>Papaver</i>	Juncaceae
<i>Plantago</i>	Liliaceae
<i>Rumex</i>	Polypodiaceae
Urticaceae	Potamogeton
	Ranunculaceae
	<i>Salix</i>
	<i>Sphagnum</i>
	<i>Ulmus</i>
	<i>Typha</i> undiff.
	<i>Tilia</i>

Tabla IV.1.1. Indicadores Polínicos de Antropización e indicadores de humedad

IV.2. EXPERIMENTACIONES DE ANÁLOGOS MODERNOS

IV.2.1. *GLOMUS*

La experimentación de análogos modernos relacionada con la micorriza *Glomus* se ha llevado a cabo en diferentes puntos de muestreo de nuestra área de estudio con el fin principal de comprobar su utilidad como indicadora de procesos erosivos.

IV.2.1.1. Introducción

El 90% de las plantas establece una relación simbiótica con las micorrizas (Entry et al., 2002). La mayoría de los hongos micorrízicos no poseen un huésped específico y un solo individuo puede colonizar un gran número de plantas de diferentes especies (Molina et al., 1992; van der Heijden y Horton, 2009). Esto se debe a que las hifas, filamentos de los hongos cuya agrupación crea micelios, colonizan las raíces de las plantas. Esta relación (entre planta y hongo) hace que incluso en suelos pobres, las plantas colonizadas crezcan mejor que las que no lo están. Asimismo, les aportan mayor resistencia a ciertas enfermedades, altas temperaturas, salinidad y cambios extremos en el pH del suelo (Auge, 2001; Sikes et al., 2009). Las plantas obtienen hasta el 80% de sus necesidades de nitrógeno y el 90% de fósforo (a menudo, un factor limitante en el crecimiento de las plantas) de las micorrizas (van der Heijden et al. 2008; van der Heijden y Horton, 2009). Por su parte, estos hongos obtienen nutrientes procedentes de la fotosíntesis (Kendrick, 1996).

Estos beneficios que obtienen las plantas han despertado un interés creciente en las micorrizas en los últimos años, debido a su potencial provecho para la agricultura, la silvicultura y la replantación de ecosistemas dañados por la actividad humana. Sin embargo, no todas las interacciones de las micorrizas son positivas, ya que algunas especies las perciben como antagonistas (van der Heijden y Horton, 2009). Estas incluyen plantas no micotróficas, que no pueden formar asociaciones con micorrizas y algunas plantas en ambientes ruderales (Brassicaceae, Polygonaceae, entre otras) (Francis y Read, 1995; Klironomos, 2003).

Se calcula que, entre las 350,000 especies de plantas vasculares, el 90% cuenta con micorrizas arbusculares vesiculares en sus raíces. Estas son un tipo de micorriza en la que el hongo simbiote penetra las células corticales de una planta vascular, formando un tipo de estructuras llamadas arbusculos. Se han detectado en aproximadamente mil géneros de plantas, pertenecientes a unas 200 familias. En el caso de las micorrizas pertenecientes a la división Glomeromycota, estas estaría presentes en el 65% de todas las plantas terrestres (Schübler et al., 2001; van der Heijden y Horton,

2009). El género más común entre las micorrizas arbusculares vesiculares (VAM) es *Glomus* con 90 especies.

En el registro fósil, los taxones de hongos micorrícicos descritos con mayor frecuencia en la literatura son las esporas de las micorrizas HdV-207 (van Geel et al. 1986; 1989), HdV-1103, UG-1291 (Gelorini, 2011; van Geel et al., 2011), *Glomus* sp. (Ejarque et al., 2011; van Geel et al., 1989) y *Glomus fasciculatum* (Anderson et al. 1984). Las clamidosporas (esporas multicelulares, de paredes gruesas y superficie lisa, fruto generalmente de la reproducción asexual) globulares de *Glomus*, de tamaño extremadamente variable (18-138 μm de diámetro), aparecen con relativa frecuencia en los estudios palinológicos (van Geel y Aptroot, 2006). El hecho de que la esporulación tenga lugar en el subsuelo ha llevado a considerar este género como un interesante indicador de erosión, a partir del registro de *Glomus fasciculatum* en depósitos lacustres en Maine (Anderson et al., 1984). Una gran abundancia de estas esporas se encontró en los suelos de tundra que se formaron después de que la capa de hielo que cubría Wisconsin en el Pleistoceno superior comenzara a derretirse. Estos autores sugirieron que la disminución de su abundancia en los sedimentos del Holoceno se podía atribuir a la estabilización de los suelos y a una tasa de erosión más lenta alrededor de los lagos, como consecuencia de la propagación de la vegetación arbórea. Posteriormente, la presencia de *Glomus* comenzó a asociarse (independientemente de la tipología del terreno) con fenómenos de erosión derivados de ciertas prácticas agrarias (López-Sáez et al., 2000), ganadería (Ejarque et al., 2011) y procesos naturales (Limaye et al., 2007) en diferentes entornos, como turberas, zonas montañosas o incluso yacimientos arqueológicos (Carrión, 2002; Ejarque et al., 2011; Expósito et al., 2017; Innes et al., 2010; Limaye et al., 2007; López-Sáez et al., 2016; Martín-Sánchez y López-Sáez, 2002; Medeanic, 2008; Miola et al., 2006; Pérez-Díaz, 2012; Ruiz-Zapata, 2006; van Geel et al., 1986, 1989).

El valor de estas esporas como indicadores de erosión en sedimentos no lacustres ya ha sido previamente cuestionado (Kolaczek et al., 2013). Estos autores indican la posibilidad de que la presencia de *Glomus* en el registro corresponda a una intrusión posterior derivada de las raíces de una planta huésped, no coetánea a la edad de secuencia estudiada. No obstante, en el caso concreto de los lagos la presencia de *Glomus* en su secuencia estratigráfica, sí podría ser un marcador de episodios de degradación significativa del terreno circundante.

Teniendo en cuenta el estudio anteriormente descrito, hemos decidido comprobar el valor interpretativo de las micorrizas en sedimentos no lacustres. Para ello, hemos llevado a cabo una experimentación en varios sitios con distintos grados de erosión, con el objetivo de comprobar si su mayor o menor presencia coincide con diferentes grados de erosión o, en cambio, depende de las plantas hospedadoras dominantes en cada lugar.

IV.2.1.2. Criterios de selección de puntos de muestreo y tratamiento de las muestras

El muestreo se realizó en cuatro zonas biogeográficas del área de estudio (Fig. IV.2.1.1): zona atlántica (Zumarraundi, Álava), zona de transición atlántica-mediterránea (Mendiola, Álava), zona mediterránea (Corral de las Ermitañas, Eskide y La Población, Álava) y zona mediterránea con caracteres semidesérticos (Bardenas Reales, Navarra).

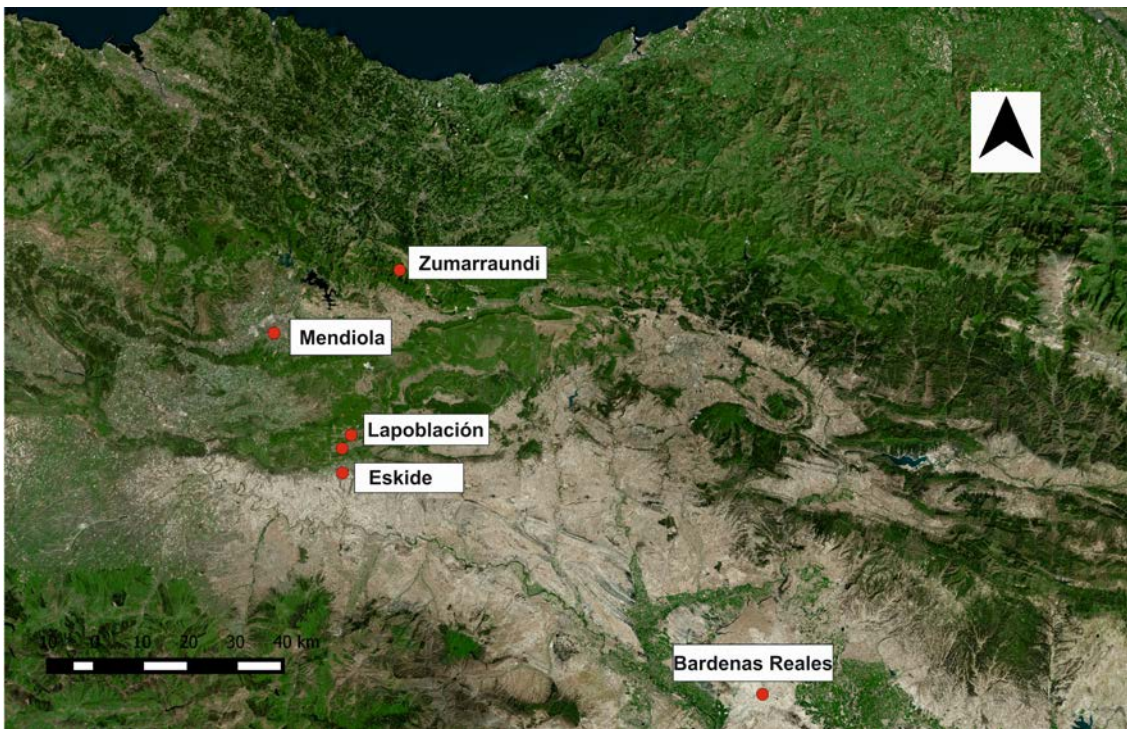


Figura IV.2.1. 1. Puntos de muestreo experimentación de análogos modernos (*Glomus*)

En cada uno de estos sitios y con la finalidad de disponer de diferentes estados de erosión se recogieron muestras en:

- a. Terreno muy erosionado,
- b. Terreno no erosionado en el que predomina la vegetación herbácea
- c. Terreno no erosionado dominado por bosques.

En la selección de estos puntos, hemos utilizado la información pública proporcionada por Geoeuskadi. Esta red proporciona mapas regionales que muestran diferentes grados de erosión: muy baja, baja, leve, moderada, grave, muy grave y extrema. De los puntos preseleccionados con una erosión muy grave o extrema, hemos elegido aquellos sin cultivos modernos para no afectar los resultados, ya que estos tipos de esporas a menudo se inoculan artificialmente en plantaciones para aumentar su resistencia a condiciones adversas.

La metodología de muestreo se basó en varios estudios de micorrizas previamente realizados (Azcón-Aguilar et al., 2003; Guadarrama-Chávez et al., 2007; Moreira et al., 2006). De esta manera, el muestreo consistió en cavar una pequeña cata de 15 cm de profundidad, en el que se tomaron tres muestras (intervalo de muestreo de 5 cm). La numeración de estas muestras es siempre la misma, siendo la número 1 la más antigua y la 3, la más reciente. En cada lugar escogido, este muestreo se repitió en los diferentes sitios de erosión de cada una de las áreas mencionadas anteriormente (erosionada, sin erosionar con predominio de herbáceas, sin erosionar con predominio de bosque). En total, se recolectaron un total de nueve muestras en cada zona (Fig. IV.2.1.2).

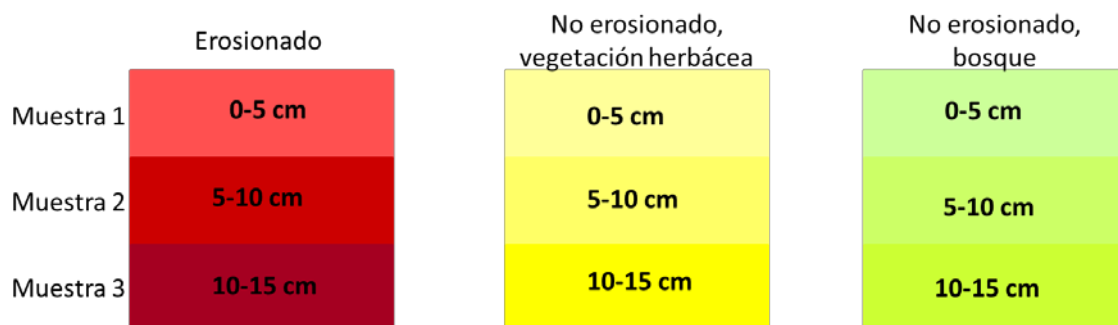


Figura IV.2.1. 2. Esquema de muestreo de la experimentación de análogos modernos (*Glomus*)

Las muestras se analizaron con el método tradicional en estudios de polen para que los resultados fueran comparables con las muestras arqueológicas (consulte el

capítulo III, Metodología). Se usó la misma cantidad de sedimento (30 gramos) y las láminas se prepararon con la misma cantidad de glicerina (150 microlitros) para que las muestras resultantes fueran comparables. Esta decisión se tomó porque el marcador externo (adición de *Lycopodium clavatum*) tuvo una presencia esporádica e irregular que no era útil para medir las concentraciones de *Glomus* (Stockmarr, 1971).

Decidimos estudiar no solo el número de esporas de *Glomus* (se utilizó la resolución a nivel de género en su identificación) encontradas en las muestras, sino el espectro global de NPP (Cugny, 2010; van Geel y Aptroot, 2006). Este estudio se complementa con la identificación esporopolínica de las mismas muestras. De este modo, obtenemos una información ambiental más completa para comprender el significado de la presencia o ausencia de esporas del hongo micorrízico. El número de NPP identificados presenta una variación desde 37 a 6231, mientras que en el caso del polen, esta horquilla oscila entre 500 a 2600 palinomorfos.

IV.2.1.3. Resultados

En este apartado exponemos los resultados obtenidos en los muestreos de la experimentación de análogos modernos. La exposición de cada sitio de muestreo incluye la descripción y los resultados obtenidos en cada una de las muestras, ordenadas en función del grado de erosión. En primer lugar, describimos el espectro no esporopolínico y a continuación el registro palinológico.

IV.2.1.3.1 Zumarraundi (Araia, Araba)

Las muestras se tomaron en Zumarraundi (Fig. IV.2.1.3), cuya altitud (960 m) favorece temperaturas medias más bajas que respecto a la Llanada Alavesa (11-12°C) y una mayor precipitación (1100-1500 mm/año) que en las áreas circundantes. La vegetación de esta zona se caracteriza por el hayedo, en cuyo interior se hizo un primer muestreo (Zumarraundi C). El área más erosionada, localizada en una ladera donde se ha formado una dolina, con sustrato de arenisca y arenisca calcárea, tiene una escasa vegetación (Zumarraundi A). El segundo terreno que no ha sufrido erosión se encuentra en la caliza masiva de Urgonia con rudistas y corales. Se trata de un pasto rodeado de hayedo (Zumarraundi B).



Figura IV.2.1. 3. Puntos de muestreo en Zumarraundi (Araba)

ZUMARRAUNDI A

Lo clasificamos como terreno erosionado (Fig. IV.2.1.4). El sedimento es una acumulación de carbonatos laminares limo-arenosos, compacto, láminas de piedra caliza (2 cm), óxido de hierro y material orgánico detrítico.

La escasez de restos de NPP es lo más destacado de este sitio (m.1: 37, m.2: 49, m.3: 70, respectivamente). Los hongos coprófilos ocasionales (*Delitschia* 10%; TM-398, 20%) tan solo están presentes en la muestra más superficial, mientras que *Sordaria* y *Sporormiella* se encuentran en toda la secuencia, aunque con tendencias distintas, ya que el primero presenta su máximo en el nivel medio (28,6%) y *Sporormiella* (43,2%) sigue una trayectoria descendente. Tan solo hemos registrado *Glomus* en la segunda muestra, con unos valores del 14,3%. El único microrresto indicador de humedad es TM-334, ausente al comienzo de la secuencia. *Cirrenalia* y TM-257 suponen una aparición irregular de taxones de hongos descomponedores de madera (13,5; 0; 10%). Resultan interesantes los valores de *Kretzschmaria deusta* (29,7; 14,3; 10%), parásito de caducifolios, que superan casi el 30% en la primera de las muestras para luego ir descendiendo.

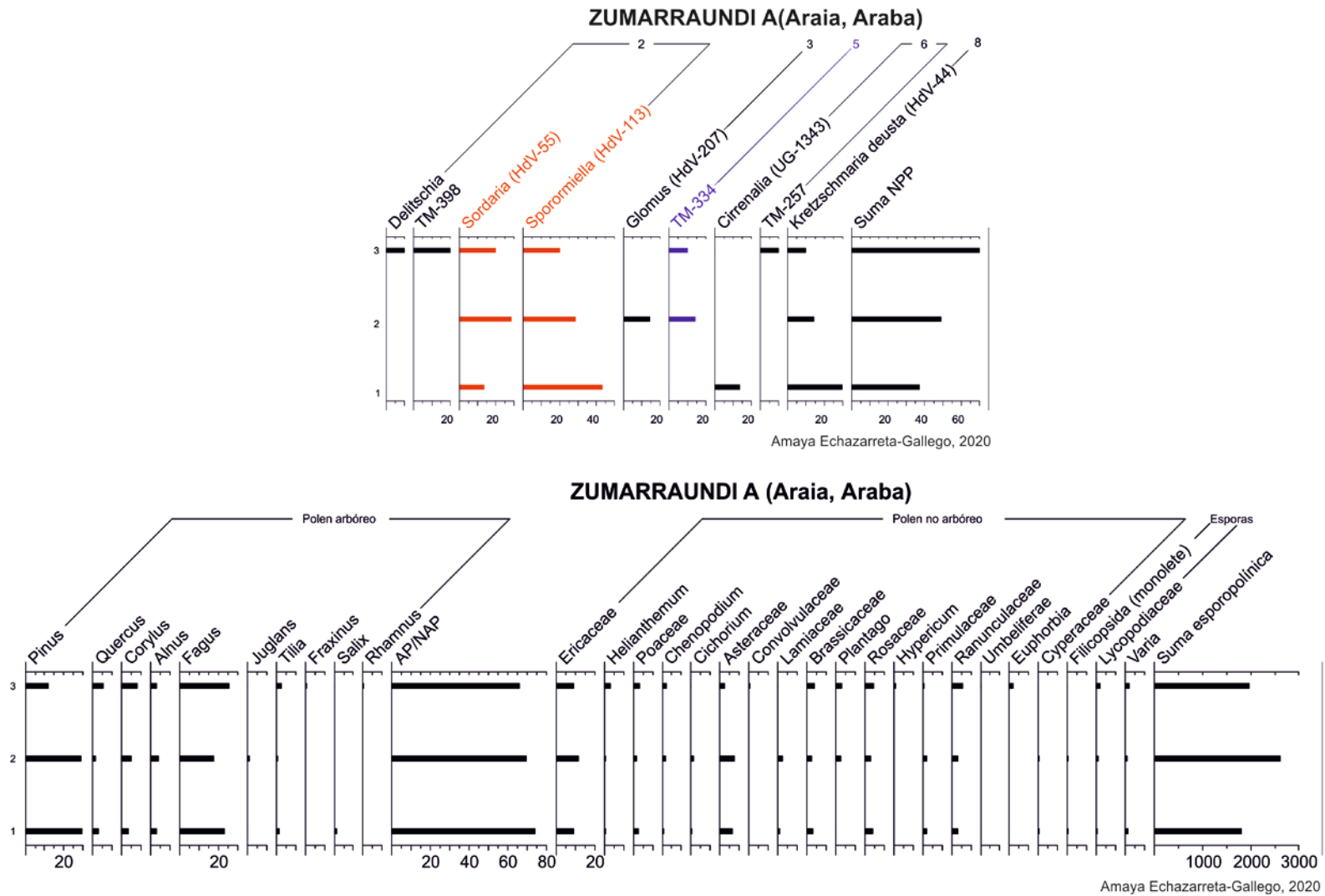


Figura IV.2.1. 4. Diagramas de resultados de Zumarraundi A (Araba)

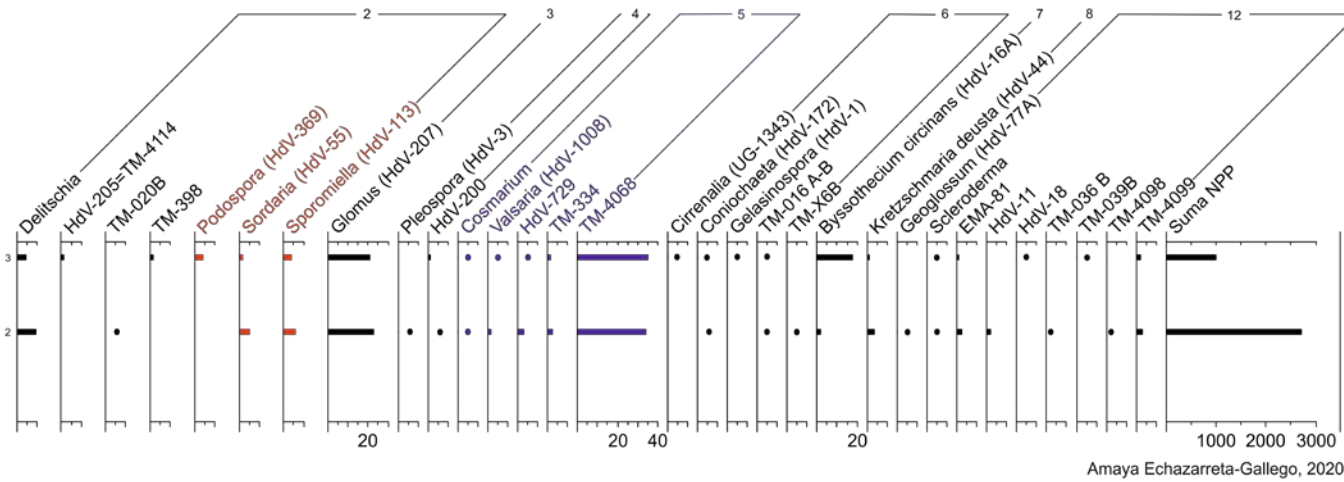
El registro polínico muestra un claro predominio del estrato arbóreo (73,9; 69,7; 66%), siendo sus principales componentes tanto el pino (23; 17,5; 25,5%) como el haya (23; 17,5; 25,5%). A ellos les acompañan el avellano, el roble, el aliso y el tilo, principalmente. En el estrato herbáceo arbustivo el taxón principal son las ericáceas con unos valores inferiores al 10%. Con una representación menor, se encuentran las asteráceas, crucíferas, rosáceas y ranunculáceas con valores en torno al 5%. Las esporas de este punto de muestreo cuentan con unos valores alrededor del 1% e incluso, están ausentes en la muestra más reciente.

ZUMARRAUNDI B

Constituye el terreno no erosionado en el que predomina la vegetación herbácea (Fig. IV.2.1.5). El sedimento es limo-arenoso con material orgánico fresco / detrítico, no compacto, poca piedra caliza (4 cm) y de color marrón oscuro. La muestra más profunda ha resultado estéril y llena de microcarbones.

Al contrario que en Zumarraundi A, el número de NPP es muy elevado, con un total de 2707 en la muestra 2. A pesar de que en la muestra superficial el número total de NPP desciende, la representatividad de cada tipo apenas varía, salvo excepciones que comentaremos a continuación. Los hongos coprófilos cuentan con una mayor diversidad de taxones, tanto entre los ocasionales (9,6; 7,3%), donde vuelve a destacar *Delitschia* como en los estrictos (10,7; 9,3%), en los que aparece *Podospora*, aunque tan solo en la última de las muestras. *Glomus* presenta unos porcentajes en torno al 20%. En esta muestra hemos registrado, aunque con valores de presencia, un nuevo grupo ecológico, el de los indicadores de condiciones ambientales más secas. Sin embargo, los tipos relacionados con condiciones de humedad aumentan respecto al punto de muestreo anterior (10,6; 37,3%), tanto en diversidad como en cantidad, destacando especialmente TM-4068 y la presencia del alga *Cosmarium*, de la familia de las Desmidiaceae. La misma dinámica se puede observar entre los tipos de hongo descomponedores de madera, aunque todos presentan un registro tan solo de presencia. *Byssothecium circinans*, es una de las excepciones al comportamiento parejo entre las muestras 2 y 3, puesto que protagoniza un notable incremento en la más superficial (17,9%). Otra diferencia con el punto de muestreo anterior son los reducidos valores de *Kretzschmaria deusta* (3,9; 1,1%). En Zumarraundi B, hemos registrado microrrestos de ecología generalista o desconocida y, a pesar de la variedad de taxones, no hay ninguno que destaque por sus valores.

ZUMARRAUNDI B (Araia, Araba)



ZUMARRAUNDI B (Araia, Araba)

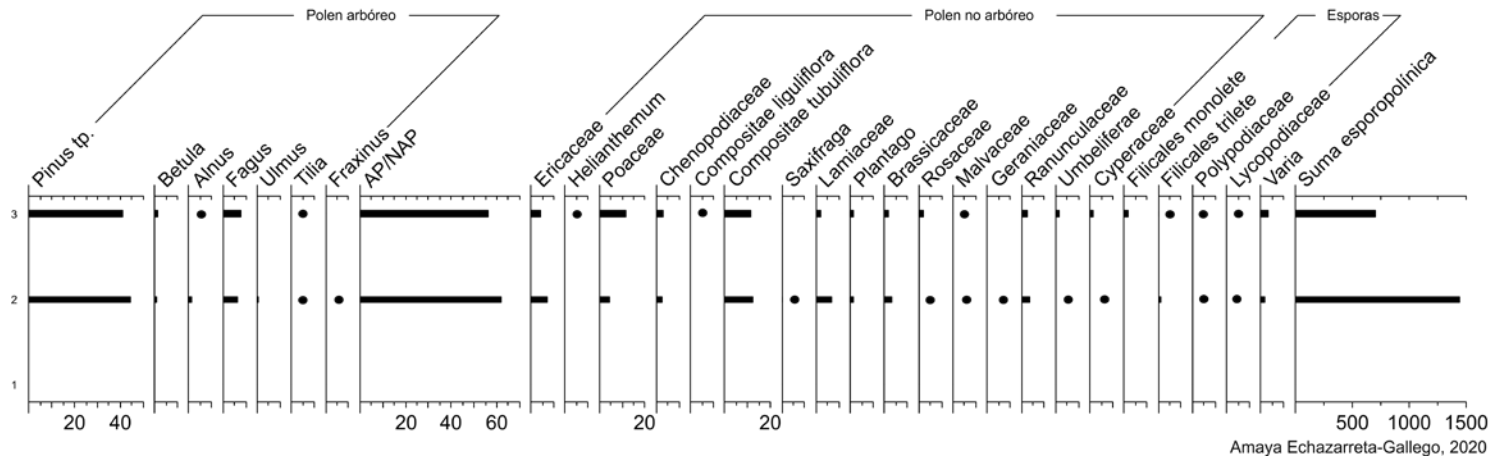


Figura IV.2.1. 5. Diagramas de resultados de Zumarraundi B (Araba)

Los valores del estrato arbóreo son algo inferiores a Zumarraundi A (62,1; 56,1%). En este caso, el taxón claramente dominante es el pino (44,5; 41,2%), seguido del haya (6,4; 7,8%). En el estrato herbáceo-arbustivo, destacan las asteráceas (12,3; 11,5%), poáceas, que cuentan con una tendencia ascendente (4,4; 11,5%), lamiáceas, ericáceas, crucíferas y ranunculáceas. Al igual que en el punto de muestreo anterior, los valores de las esporas son bajos (1,5; 3,4%).

ZUMARRAUNDI C

Se trata del terreno no erosionado dominado por bosques (Fig. IV.2.1.6). El sedimento es limo-arenoso, menos compacto, desmenuzable, con presencia de hojas, material orgánico fresco / detrítico y de color rojizo.

El número total de NPP es del 937, 544 y 72, respectivamente, es decir, observamos un brusco descenso según nos acercamos a la muestra superficial. Los hongos coprófilos ocasionales (10,8; 30,1; 37,5%), cuentan con un mayor protagonismo que en los puntos de muestreo anteriores. En este caso, destacan HdV-205=TM-4114, con el máximo en la segunda muestra (28,7%), y TM-398, con una tendencia ascendente (de 1,4 a 22,2%). En cuanto a los coprófilos estrictos (4,9; 6,6; 2,8%), aparecen los tres taxones con valores reducidos, aunque en la muestra superficial tan sólo contamos con *Sporormiella*. La práctica ausencia de *Glomus* es bastante característica (0,4% en la muestra 1). HdV-200 es el único tipo asociado a condiciones ambientales secas y aparece con valores únicamente de presencia. Los tipos relacionados con condiciones de humedad son más reducidos que en el punto de muestreo anterior (5,6; 2,9; 3,1%), pero en este destacamos el registro de *Staurastrum*. Entre los hongos descomponedores de madera, con valores medios similares a Zumarraundi B, destacamos la tendencia y porcentajes de *Chaetomium* (14; 5,9; 2,8%). *Kretzschmaria deusta* aumenta con respecto al punto de muestreo anterior, presentando una dinámica ligeramente ascendente (7,2; 8,1; 9,7%). En relación a los hongos de ecología desconocida o generalista, hemos de reseñar que aumentan no solo en variedad sino también en cantidad si los comparamos con Zumarraundi A y B (56,6; 44,9; 41,7%). Son de destacar TM-036 y TM-111.

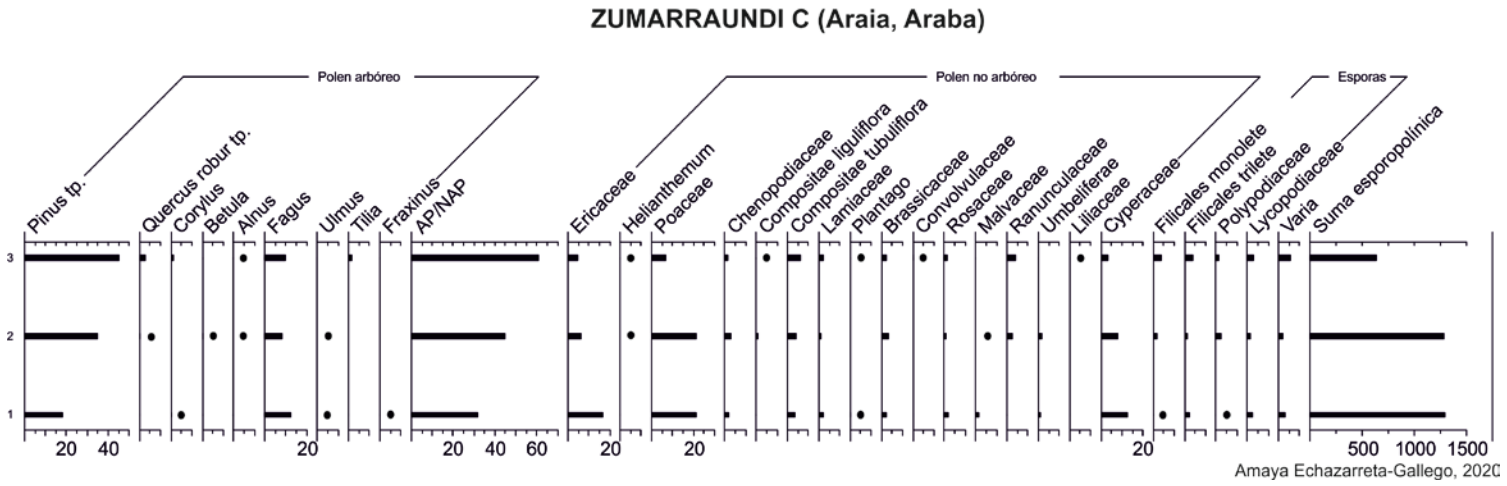
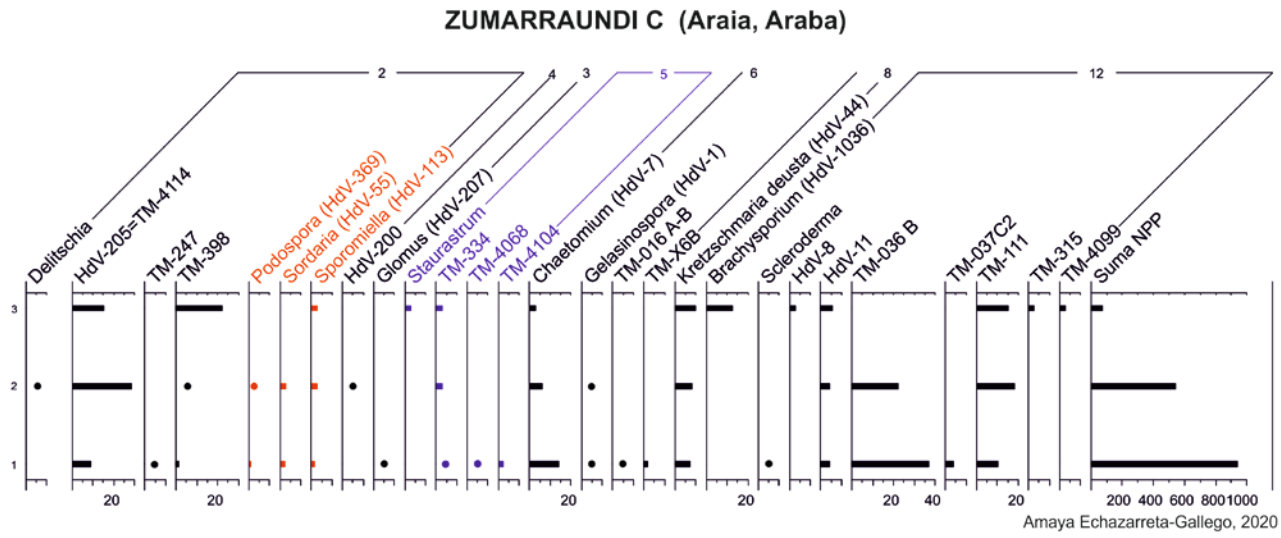


Figura IV.2.1. 6. Diagramas de resultados de Zumarraundi C (Araba)

El estrato arbóreo vuelve a ser el dominante aunque con valores más reducidos y una tendencia creciente (31,9; 44,7; 60,8%). El taxón dominante es el pino (18,1; 34,7; 45%), seguido del haya. Ambos taxones se acompañan puntualmente de roble, avellano y aliso, entre otros. Entre el estrato herbáceo-arbustivo, el principal cambio es que el taxón más destacable son las poáceas (21,1; 21,4%; 6,9%), que presentan un comportamiento descendente en la secuencia, seguidas de las ericáceas (16,6; 6; 4,3%), que presentan el mismo patrón. Aparte de estos, hemos de reseñar las ciperáceas, asteráceas, quenopodios, crucíferas y ranunculáceas. Al contrario que en las muestras anteriores, las esporas son bastante más abundantes, con unos valores crecientes del 5,8; 6,3; 12,2%.

IV.2.1.3.2 Zona de transición atlántico-mediterránea: Mendiola (Vitoria-Gasteiz, Araba).

El término municipal de Mendiola presenta un relieve suave, con pequeñas colinas. La precipitación anual es de entre 700 y 900 mm (clima subhúmedo) y las temperaturas medias son frescas (11-12°C), aunque el área está sujeta a una importante inversión de temperatura, con frecuentes heladas en invierno. Las suaves pendientes y la profundidad del suelo han permitido durante mucho tiempo el aprovechamiento agrícola, que ha modelado el paisaje. Los elementos principales en este paisaje son los campos de cultivos y prados, y por lo tanto, los espacios para bosques naturales (bosques de roble subatlántico eutrófico, con aliso en las orillas de los ríos) son ahora bastante limitados.

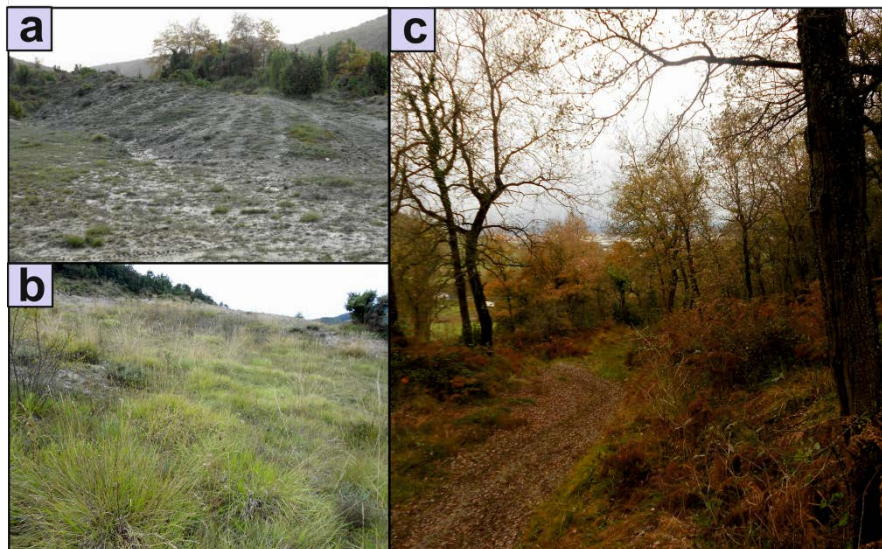


Figura IV.2.1. 7. Puntos de muestreo de Mendiola (Araba)

El muestreo se realizó en una colina de Mendiola a 620 m de altitud (una en la parte superior y dos en la inferior). Esta es un área con una secuencia de lutitas, calizas y calcarenitas. La parte inferior, donde se han realizado dos de los muestreos, es la que más erosión ha sufrido debido a la acción antrópica y acuática, ya que se ve afectada por las inundaciones periódicas registradas tras episodios de lluvia intensa. La vegetación de esta zona está dominada por pastizales de *Brachypodium*, planta típica en áreas erosionadas de limo-arcilla. El segundo muestreo de esta zona inferior se hizo en un área de pastizales no tan afectada por la erosión. La vegetación se caracteriza por enebros y pastos con juncos. Finalmente, la tercera zona de muestreo, situada en la zona media de la pequeña colina, se encuentra dentro de un quejigal subcantábrico (Fig. IV.2.1.7).

La mayor parte de las muestras de Mendiola tiene una deficiente conservación de microrrestos, siendo estadísticamente válidas sólo dos de ellas.

MENDIOLA A

Los clasificamos como terreno erosionado. El suelo es limo-arenoso, compacto, ligeramente orgánico y compacto. Hay acumulaciones de carbonato. Este punto de muestreo ha resultado totalmente estéril.

MENDIOLA B

Constituye el terreno no erosionado en el que predomina la vegetación herbácea (Fig. IV.2.1.8). El sedimento es limo-arenoso, ligero, sin granulometrías gruesas, de color marrón ceniza, con presencia de material orgánico.

La única información que hemos obtenido procede de la muestra más superficial (m.3). Entre los NPP (379), los coprófilos presentan valores bastante reducidos, siendo *Sporormiella* el único representante del subgrupo de estrictos (1,3%). *Glomus* cuenta con unos porcentajes del 10%, algo a considerar dada la escasa diversidad de taxones de la muestra y el claro predominio de *Valsaria* (64,6%) que junto a HdV-729 y TM-334 representan los indicadores de humedad. Por el contrario, HdV-200, tal y como ocurría en Zumarraundi, es el único tipo del grupo asociado a condiciones ambientales más secas (2,4%). Los valores de los tipos pertenecientes a los microrrestos de ecología generalista o desconocida no llaman especialmente la atención.

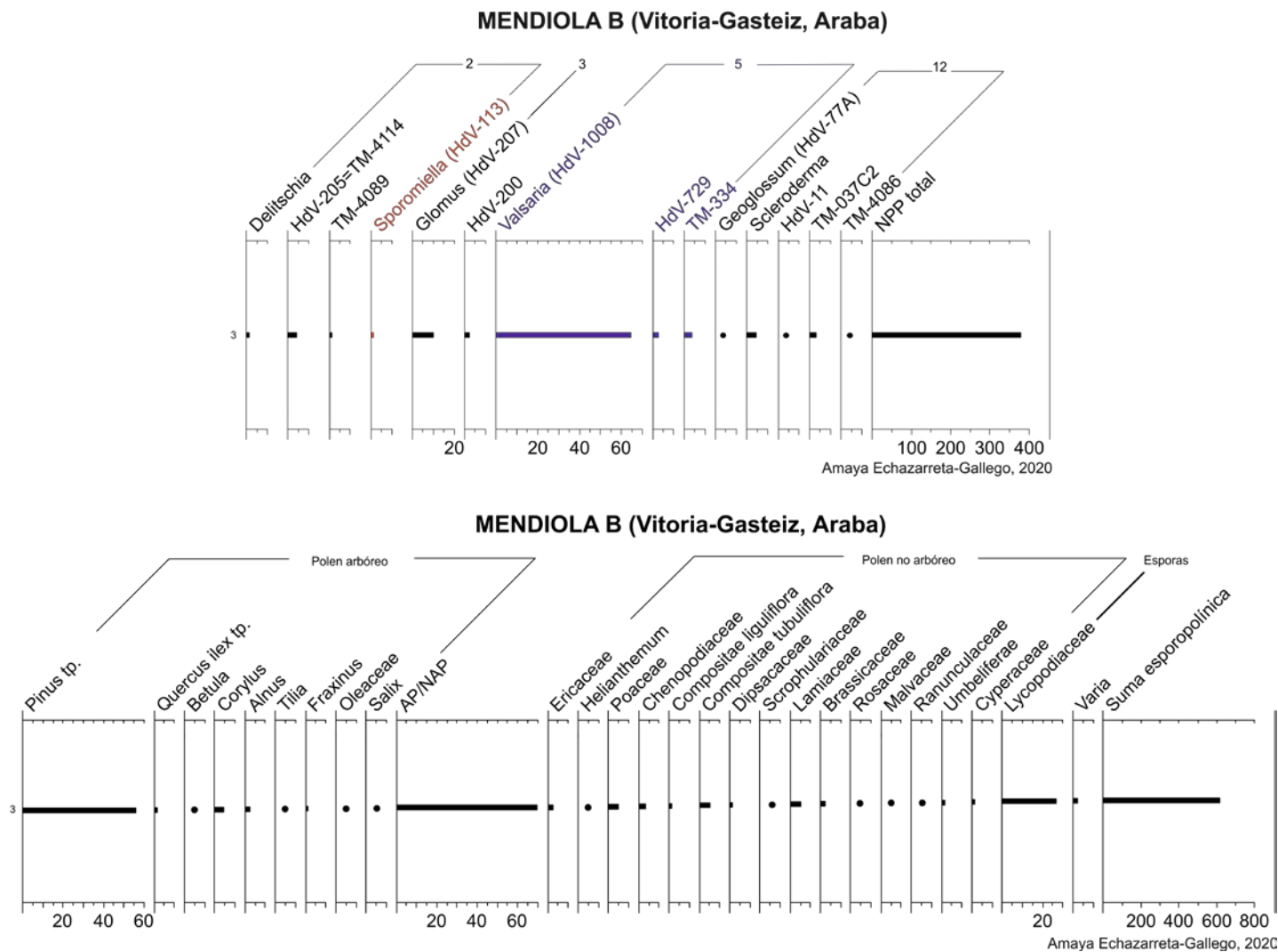


Figura IV.2.1. 8. Diagramas de resultados de Mendiola B (Araba)

El estrato arbóreo es claramente predominante (69,7%), debido mayormente al comportamiento del pino (55,8%). Este se acompaña por la reducida presencia de avellanos, alisos, encina-coscoja y fresnos, entre otros. En el estrato herbáceo-arbustivo, los taxones más representativos son las poáceas, asteráceas, lamiáceas (en torno al 5%), dipsacáceas y umbelíferas (en torno al 1,5%). Llama la atención que no hayamos registrado esporas en esta zona.

MENDIOLA C

Se trata del terreno no erosionado dominado por bosques (Fig. IV.2.1.9). El suelo no es compacto, sino más bien desmenuzable, limo-arenoso, de color marrón oscuro, con raíces, y hojas, material vegetal fresco y material orgánico detrítico.

Al igual que en Mendiola B, sólo hay información de la muestra más reciente (m.3.). A pesar de contar con un menor número total de NPP (243), la diversidad es bastante más notoria que en Mendiola B. En este caso, los valores de hongos coprófilos, tanto ocasionales (4,9%) como estrictos (17,3%) son bastante más elevados que en la muestra mencionada. Entre los primeros, hemos de destacar *Delitschia* y *Sordaria* en el caso de los estrictos. *Glomus* vuelve a presentar unos valores del 3,7%. Lo llamativo de esta muestra es que, junto al registro de la micorriza que estamos analizando, ha aparecido *Pseudoschizaea* (5,8%), otro indicador de erosión. Los valores de HdV-200 (5,3%) son algo superiores que en la muestra anterior. Los indicadores de humedad (12,3%) son otra de las grandes transformaciones respecto a Mendiola B. *Valsaria* se reduce considerablemente (11,1%), y ahora aparece acompañada por TM-333 y UG-1118. Salvo el tipo TM-C3 (11,9%), de ecología desconocida, el resto de microrrestos de los demás grupos ecológicos presentan valores en torno al 1%.

Al igual que en la muestra anterior, aunque de manera más evidente, el taxón dominante es el pino (86,1%), que aparece claramente sobrerrepresentado. En el estrato herbáceo-arbustivo (4,2%), todos los taxones presentan porcentajes en torno al 1%.

IV.2.1.3.3 Area mediterránea: Eskide (Yécora, Araba) y la Población (Lapoblación, Navarra)

Este es el punto más al sur del País Vasco, desde la base de la Sierra de Cantabria hasta el río Ebro. El clima es típicamente mediterráneo, con una precipitación anual de menos de 600 mm y una estación seca de verano muy marcada. El paisaje actual se caracteriza por grandes áreas de cultivos (viñedos, principalmente) en lugar del

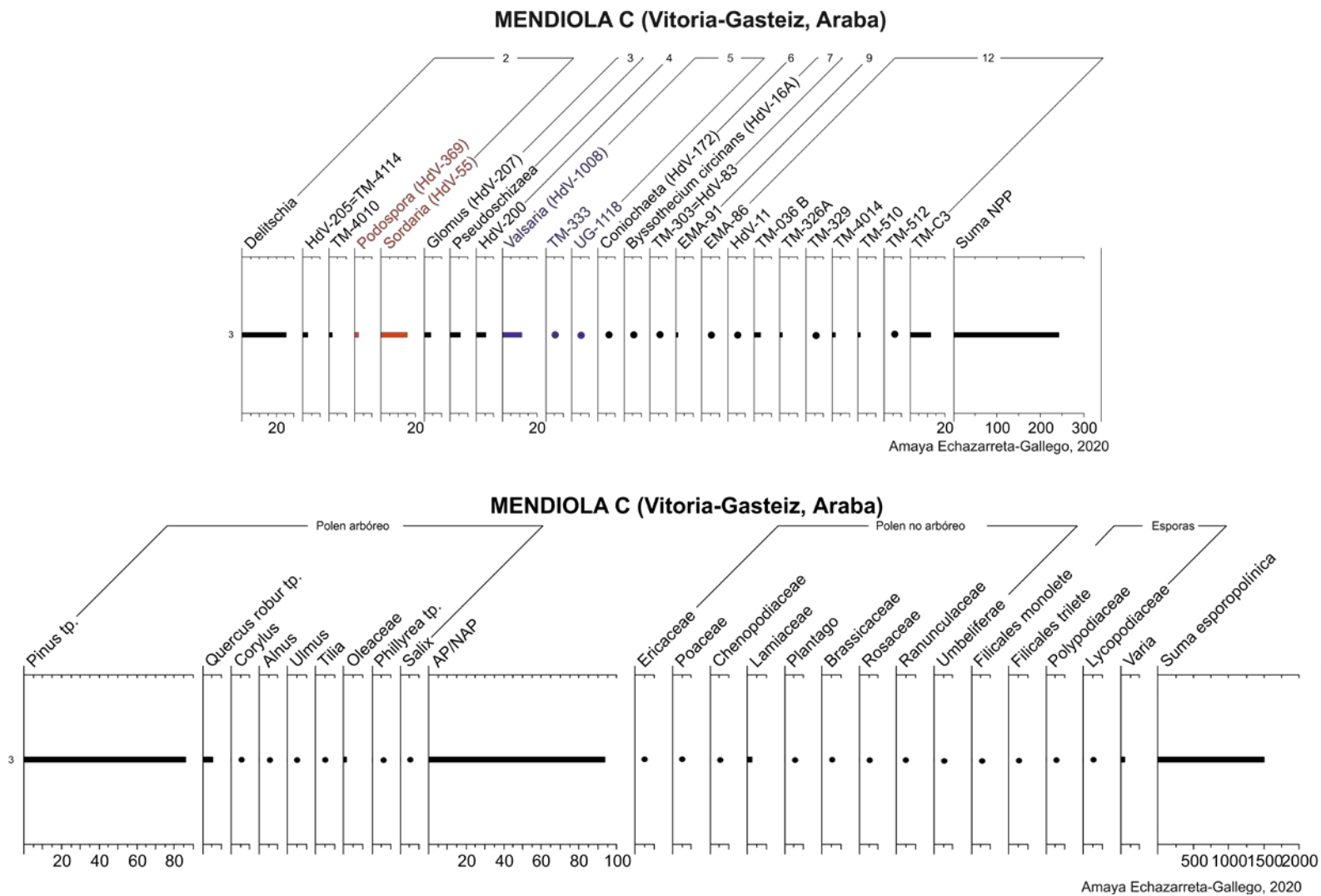


Figura IV.2.1. 9. Diagramas de resultados de Mendiola C (Araba)

bosque natural (matorral mediterráneo, quejigo, pino carrasco, coscoja y romero) que ahora es muy limitado. Varios lugares fueron muestreados en esta región, en una serie de altitudes: Corral de las Ermitañas (570 m), Eskide (695 m) y Lapoblación (945 m). El primero es un área con romero, muy erosionada por la acción antrópica (ganadería) y la erosión hídrica (precipitación irregular), caracterizada por una secuencia de arenisca calcárea, limolita y argilita roja. Eskide tiene la misma litología y vegetación, pero la superficie del suelo no se ha visto tan afectada por la erosión. En Lapoblación, la vegetación se encuentra dominada por un bosque de robles pubescentes. Allí, tomamos muestras en el interior del bosque, en las lindes, donde había predominio de herbáceas, y en una ladera erosionada por la acción antrópica (Fig. IV.2.1.10; Fig. IV.2.1.14).

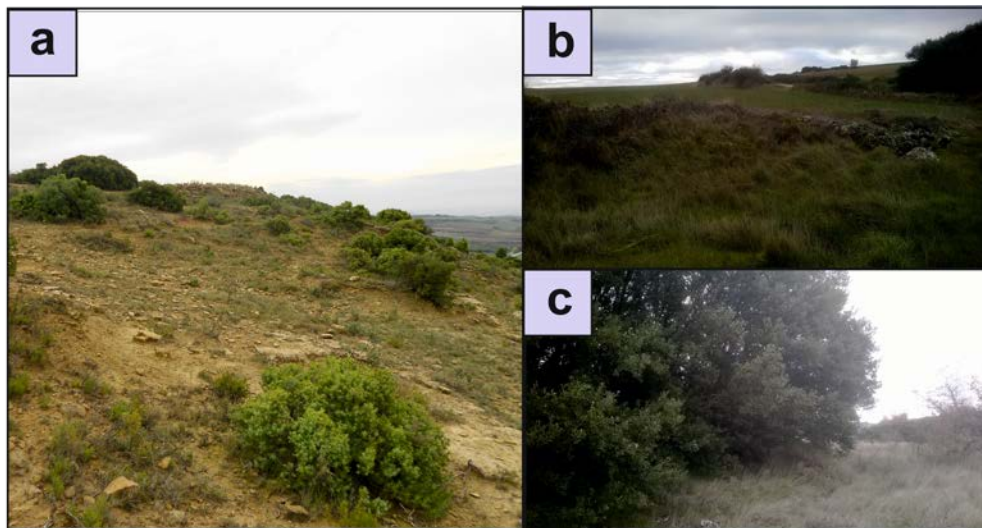


Figura IV.2.1. 10. Puntos de muestreo de Corral de las Ermitañas/Eskide (Araba)

CORRAL DE LAS ERMITAÑAS / ESKIDE

Corral de las Ermitañas (Eskide A)

Lo clasificamos como terreno erosionado (Fig. IV.2.1.11). El sedimento es limo-arenoso, con acumulaciones calcáreas, material orgánico detrítico, óxido de hierro y de color amarillo-anaranjado.

El total de microfósiles no esporopolínicos supera los 800 restos (918; 808; 1428). Los valores de hongos coprófilos estrictos (18,7; 6,4; 19%) son bastante más reseñables que en las zonas anteriormente descritas, aunque presentan una dinámica bastante irregular, descendente en todos los tipos, salvo en el caso de *Sporormiella* que presenta una brusca subida en la muestra superficial. *Glomus* alcanza unos porcentajes del 14,8 (m.1); 5,7 (m.2); 0,8% (m.3), aunque su tendencia es a reducirse conforme se acerca a la superficie.

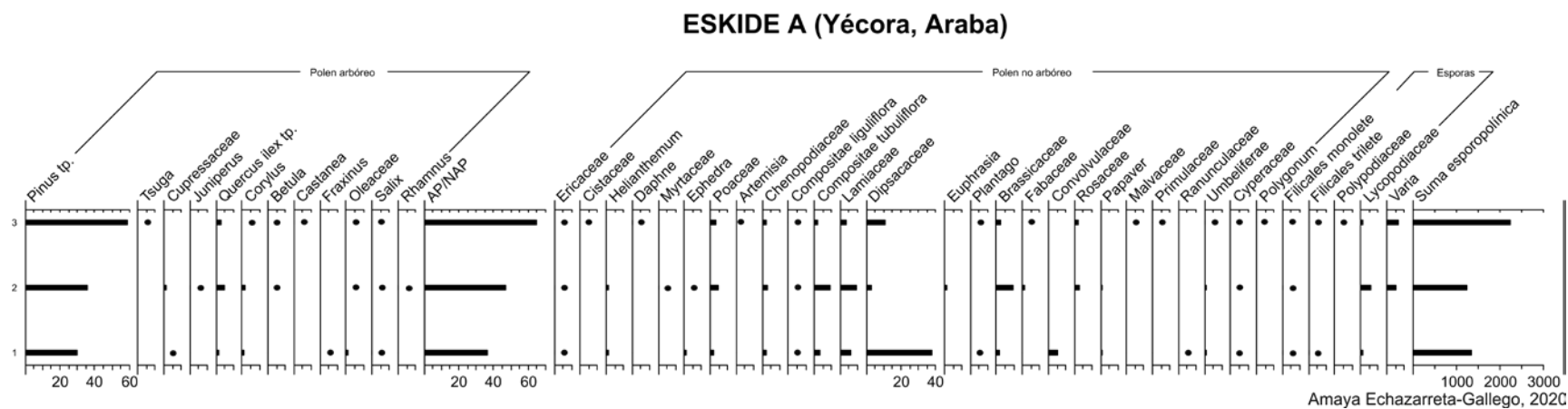
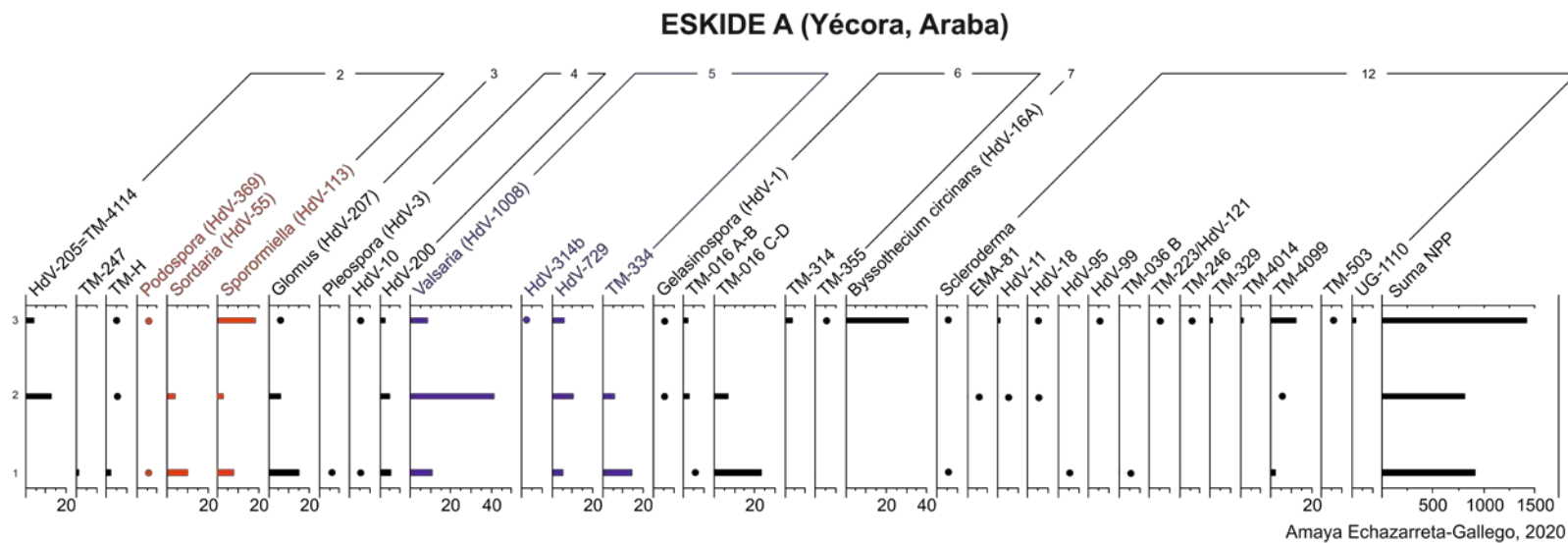


Figura IV.2.1. 11. Diagramas de resultados de Eskide A (Araba)

La variedad de taxones representantes de condiciones ambientales más secas es mayor que en otros puntos de muestreo, destacando especialmente HdV-200 (5,2; 5; 2,5%). Más relevantes, sin embargo, son los porcentajes de los tipos indicadores de humedad, especialmente los de *Valsaria* (10,6; 41,3; 8,7%). Los valores de los descomponedores de madera se reducen conforme nos acercamos a la superficie (24; 9,9; 7,1%), a pesar de que la diversidad va en aumento. Destaca en la muestra 3 la espora de hongo *Byssothecium circinans*, con unos porcentajes del 30,8%. Entre los tipos de ecología desconocida o generalistas sobresale únicamente TM-4099 (2; 0,4; 12,5%).

En este caso el estrato arbóreo cuenta con una tendencia ascendente hasta ser el dominante en la muestra más superficial (36,5; 46,8; 65%). Esta tendencia es la misma en el caso del pino (29,8; 36,1; 59%). Los otros taxones que le acompañan son encina-coscoja, avellanos y olivos. Destaca el registro de *Tsuga* procedente de un jardín cercano. El estrato herbáceo arbustivo se encuentra dominado claramente por las dipsacáceas (38,1; 2,9; 10,5%), que cuentan con una dinámica bastante particular debido a un brusco descenso en la segunda de las muestras. Están acompañadas por poáceas, quenopodios, asteráceas, lamiáceas y crucíferas. Las esporas cuentan con unos porcentajes inferiores al 1% en toda la secuencia.

Eskide B

Constituye el terreno no erosionado en el que predomina la vegetación herbácea (Fig. IV.2.1.12). El suelo es limo-arenoso, granuloso, con presencia de material detrítico/orgánico, gasterópodos, óxido de hierro, granos de cuarzo (1 cm) y de color marrón oscuro.

El número total de NPP contabilizados es de 1681, 2591 y 2697, en cada una de las muestras. Entre los hongos coprófilos ocasionales (48,1; 31,7; 33,4%), son de reseñar los valores de *Delitschia*, claramente superiores a las tendencias vistas hasta esta muestra. Sin embargo, los coprófilos estrictos tan solo suponen el 1,8; 3,5; 6% y *Podospora* no se encuentra representada. Los indicadores de condiciones ambientales más secas no presentan valores muy elevados (inferior al 5%), pero nos gustaría comentar el registro de *Assulina muscorum*, ameba testada capaz de sobrevivir en zonas no demasiado húmedas. Los valores de los indicadores de humedad tampoco llaman especialmente la atención, siendo el máximo el de TM-4068 en la segunda de las muestras (11,2%). *Glomus* presenta los valores más elevados de todas las muestras de

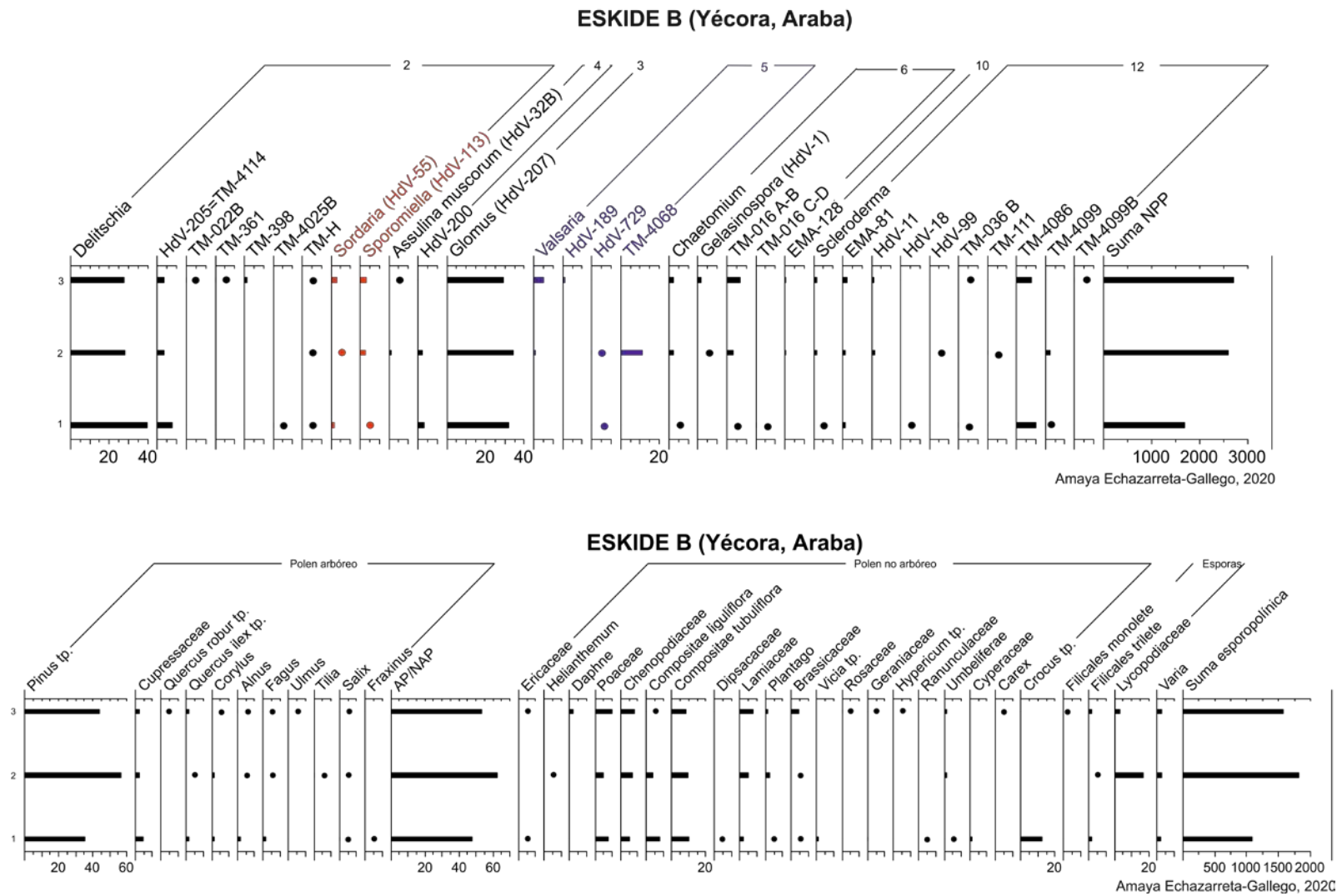


Figura IV.2.1. 12. Diagramas de resultados de ESKIDE B (Araba)

esta experimentación de análogos modernos y con una dinámica bastante estable (32,2; 34,2; 29%). Los hongos descomponedores de madera muestran una tendencia ascendente en este punto de muestreo (1,1; 6,5; 10,9%) y se encuentran representados por *Chaetomium*, *Gelasinospora*, TM-016 A-B y TM-016 C-D. En relación a los microfósiles de ecología generalista o desconocida, solo destaca TM-4086, aunque está ausente en la segunda de las muestras.

En este caso los valores del estrato arbóreo son algo superiores que en la muestra anterior, aunque su máximo se encuentra en la segunda de las muestras (47,7; 62,6; 53,1%). Sus valores se derivan principalmente del pino (35,6; 56,8; 43,7%), que se acompaña de cupresáceas, encina-coscoja y avellanos, entre otros. En el estrato herbáceo-arbustivo son de destacar las compuestas, que muestran una tendencia descendente (18,1; 13,5; 8,9%), las poáceas, los quenopodios y las lamiáceas. Las esporas de helechos no son especialmente abundantes.

Eskide C

Se trata del terreno no erosionado dominado por bosques (Fig. IV.2.1.13). El suelo es limo-arenoso, granuloso, con material detrítico/orgánico, gasterópodos, óxido de hierro y de color marrón oscuro.

En este punto de muestreo hemos tomado el mayor número de NPP de toda la experimentación, concretamente, en la muestra más antigua (m.1), con 6231 microrrestos. Las otras dos también presentan valores elevados, 2118 (m.2) y 3680 (m.3), respectivamente. Los valores de hongos coprófilos, tanto ocasionales (29,8; 26,8; 18,7%) como estrictos (16,7; 9,6; 21,2%) son reseñables. En el primero de los casos, vuelve a destacar *Delitschia*, aunque desciende en la tercera de las muestras (21,5; 22,9; 13,2%). Los tres tipos de hongos coprófilos estrictos aparecen representados en Eskide C, aunque de manera irregular: *Podospora* y *Sporormiella* descienden al final de la secuencia, al contrario que *Sordaria*. *Glomus* cuenta con valores bastante elevados, aunque con tendencia a reducirse (22,1; 19,8; 10%) y vuelve a estar acompañado del alga *Pseudoschizaea* en nivel intermedio. Al igual que en Eskide B, como representantes de condiciones ambientales más secas aparecen *Pleospora* y HdV-200, aunque de manera puntual. Los indicadores de humedad se ven reducidos con respecto a la muestra anterior, algo especialmente notable en el caso de *Valsaria* (0; 6,1; 9,2%). Entre los tipos descomponedores de madera, queremos señalar el registro de *Chaetomium* y cómo aumenta hasta al acercarse a la superficie (0,9; 1,6; 10%).

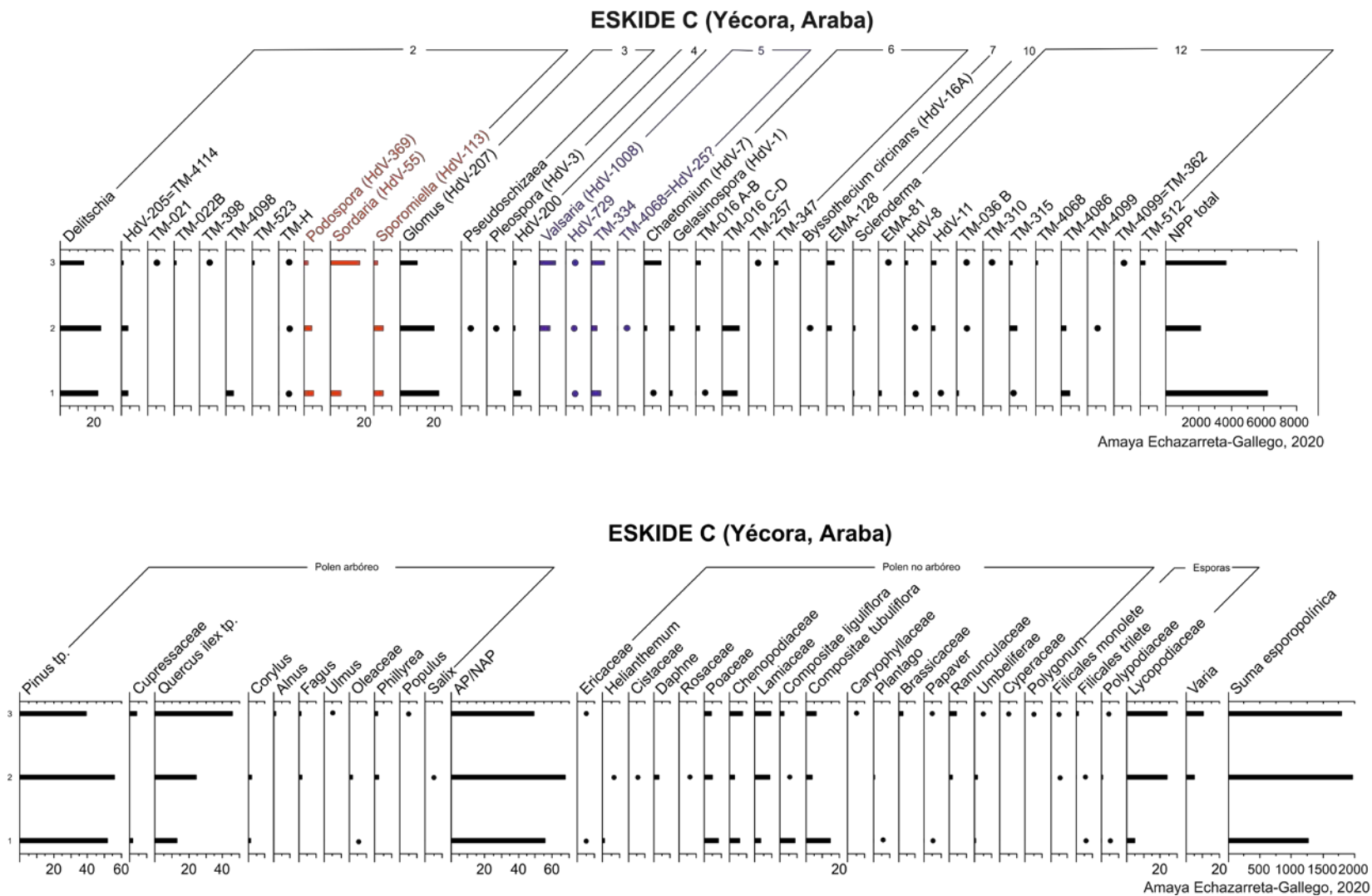


Figura IV.2.1. 13. Diagramas de resultados de Eskide C (Araba)

Hemos registrado la presencia de *Byssothecium circinans* en la segunda muestra. Entre los taxones de ecología generalista o desconocida, destaca la variedad de tipos pero porcentualmente no sobresale ninguno de ellos. En este caso, el estrato arbóreo es el dominante hasta llegar a la última de las muestras (55,8; 67,8; 49,2%). La principal diferencia con respecto a la dinámica observada hasta el momento es que, a pesar de que el pino sigue siendo el principal taxón en las dos muestras inferiores (51,8; 55,7; 39,4%), aunque en la tercera es superado por la encina-coscoja, que en esta muestra llega a alcanzar el 45,9%. El estrato herbáceo-arbustivo cuenta con una mayor diversidad y abundancia en la muestra más superficial. Los taxones a destacar son las compuestas, las lamiáceas, las poáceas y los quenopodios. Las esporas de helechos cuentan con unos valores en torno al 1%.



Figura IV.2.1. 14. Puntos de muestreo de Lapoblación (Navarra)

LAPOBLACIÓN

Lapoblación A

Lo clasificamos como terreno erosionado (Fig. IV.2.1.15). El sedimento es limo-arenoso, con acumulaciones calcáreas y de color amarillento-naranja. El área erosionada es una pendiente de tierras baldías donde el terreno ha sido afectado por escorrentía durante varias décadas. En este caso, solo la muestra de superficie proporcionó un número válido de microrrestos.

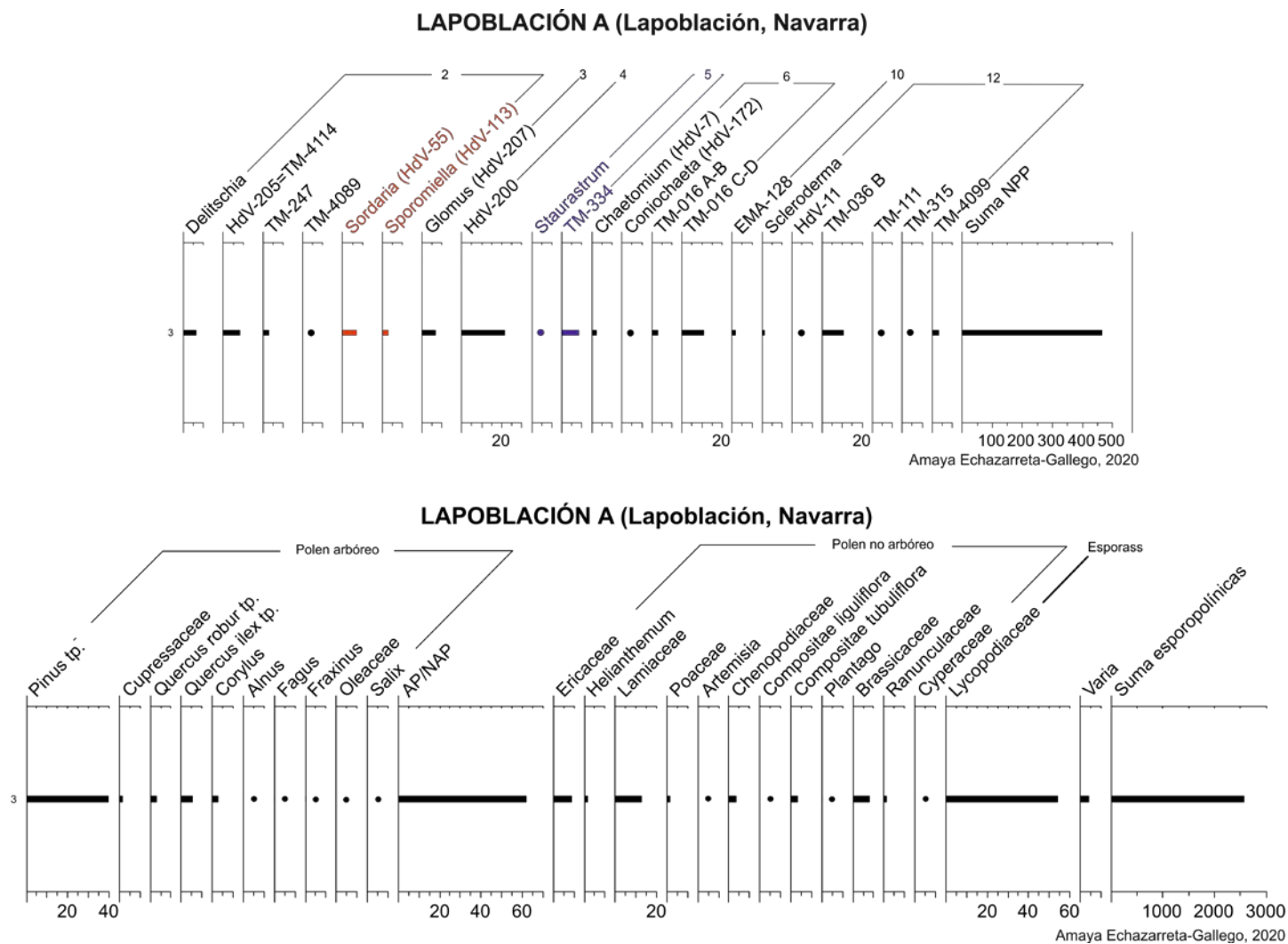


Figura IV.2.1. 15. Diagramas de resultados de Lapoblación A (Navarra)

El número total de NPP es de 465. Lo más destacable a nivel general es la menor variedad de tipos respecto a los puntos de muestreo anteriores. Los hongos coprófilos estrictos presentan unos valores del 9,7% y no cuentan con el taxón *Podospora*, mientras que entre los ocasionales (18,1%), destaca HdV-205=TM-4114 (8,4%). Los valores de *Glomus* son del 6,9%. Lo más destacable de este punto de muestreo son los valores de HdV-200 (21,5%), algo claramente distinto de los demás lugares analizados. Por el contrario, los indicadores de humedad solamente se encuentran representados por *Staurastrum* y TM-334. Entre los hongo descomponedores de madera, el más destacado es TM-016 C-D (10,8%). La variedad de hongos de ecología generalista o desconocida no es muy elevada (17%), destacando TM-036 B.

El estrato arbóreo vuelve a ser el predominante debido a los porcentajes de pino (39,4%). Este se ve acompañado de encina-coscoja, roble y avellano, entre otros. En el estrato herbáceo-arbustivo (33,8%), el protagonismo se encuentra más repartido entre lamiáceas, crucíferas, ericáceas, quenopodios y asteráceas. No hemos registrado esporas de helechos.

Lapoblación B

Constituye el terreno no erosionado en el que predomina la vegetación herbácea (Fig. IV.2.1.16). El sedimento es limo-arenoso, con material detrítico/fresco y de color marrón oscuro.

El número total de NPP es ascendente en la secuencia hasta alcanzar los 2719 restos en la tercera de las muestras. Los hongos coprófilos ocasionales (26,3; 30,4; 11,9%) se ven principalmente representados por *Delitschia* y HdV-205=TM-4114, principalmente en la segunda muestra. Los hongos coprófilos estrictos (12,2; 9,6; 29,7%) ven registrados sus tres componentes, aunque *Sordaria* es la que cuenta con el claro protagonismo (10,3; 7,3; 18,7%) frente a los escasos valores de *Podospora*, que solo hemos registrado en la muestra más superficial. *Glomus* cuenta con una tendencia descendente y unos valores del 24,9; 22,8; 9,7% y vuelve a esta acompañado por *Pseudoschizaea*. Entre los indicadores de condiciones ambientales más secas destaca HdV-200 (11,3; 3; 5,5%). Los indicadores de humedad (8,5; 27,8; 1,4%) muestran una notable variedad de tipos, entre los que nos gustaría destacar *Valsaria* y TM-4068, cuyos valores se reducen en la última de las muestras. Los valores de hongos

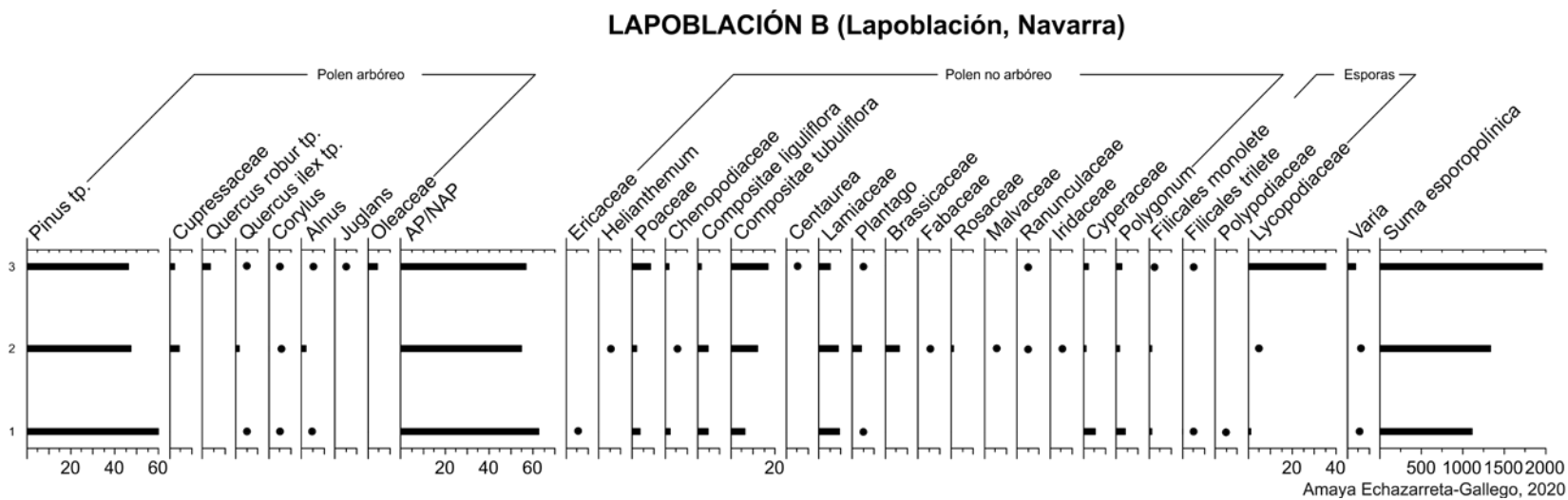
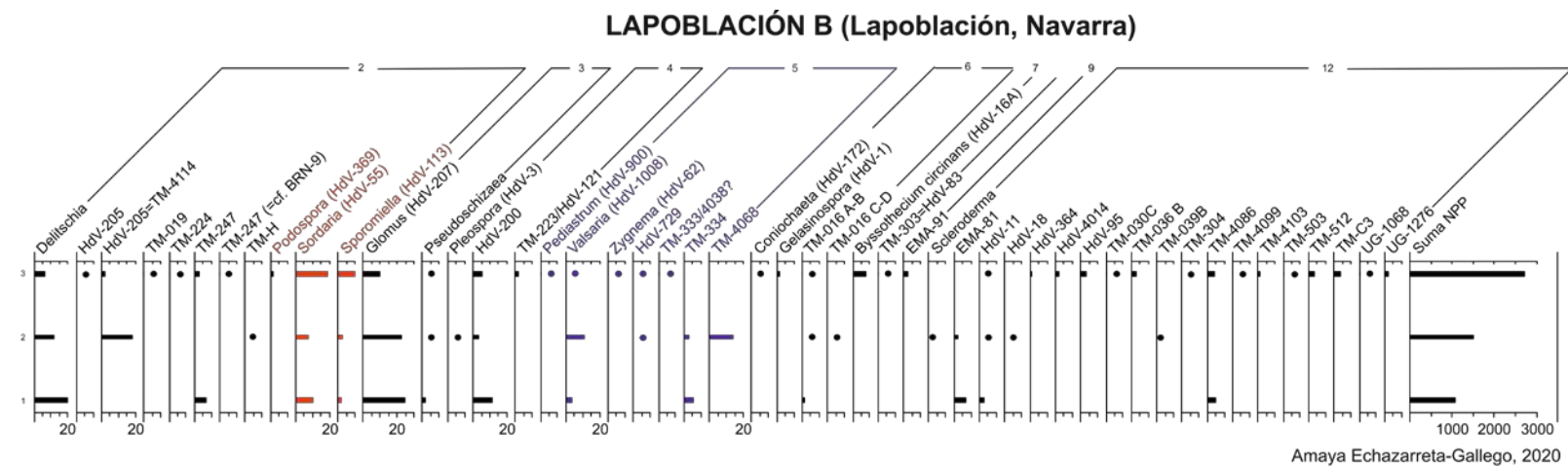


Figura IV.2.1. 16. Diagramas de resultados de Lapoblación B (Navarra)

descomponedores de madera son ciertamente reducidos (1,4; 1,1; 2,8%). Hemos registrado en la muestra superficial *Byssothecium circinans* (7,8%). Lo que más llama la atención en relación a los tipos de ecología generalista o desconocida (13,6; 4,3; 26,2%) es que la mayor variabilidad se encuentra en la última de las muestras.

El estrato arbóreo cuenta con unos valores del 62,7; 54,6 y 57,1%, respectivamente (muestras 1, 2 y 3), debido, principalmente, al comportamiento del pino. Este se ve acompañado puntualmente por roble, encina-coscoja y avellano. Entre el estrato herbáceo-arbustivo, los taxones dominantes son las asteráceas (6,1; 11,8; 17%), que cuentan con una tendencia ascendente, lamiáceas, poáceas, chicoriáceas, que tienden a reducirse, y poligonáceas. La presencia de esporas de helechos es puntual.

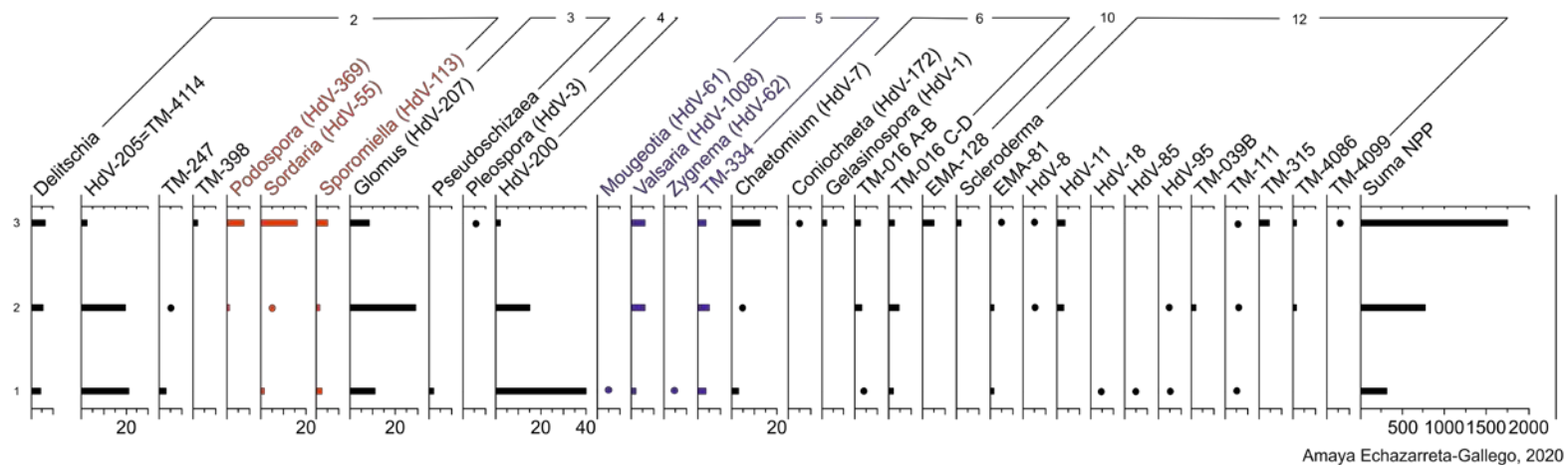
Lapoblación C

Se trata del terreno no erosionado dominado por bosques (Fig. IV.2.1.17). El sedimento es limo-arenoso con material detrítico / fresco y de color marrón oscuro.

El número total de NPP aumenta conforme nos acercamos a la superficie (316; 778; 1750). Entre los coprófilos ocasionales solo es de destacar el tipo HdV-205=TM-4114, con una tendencia a reducirse hacia la última muestra (21,2; 19,7; 2,9%), al contrario de la tendencia de los coprófilos estrictos (3,8; 2,4; 28,6%). *Glomus* alcanza el máximo de la secuencia en la segunda muestra con unos valores del 10,8; 29; 8,2% y, al igual que en el caso anterior, acompañada de *Pseusochizaea*. Uno de los aspectos más destacables del diagrama es sin duda el comportamiento de HdV-200, que alcanza unos valores del 39,9% en la muestra más profunda, siendo los más elevados de toda la experimentación de análogos modernos. Los indicadores de humedad (6,3; 11,2; 9,7%) se encuentran representados por *Mougeotia*, *Valsaria*, *Zygnema* y TM-334. Entre los descomponedores de madera, es de destacar *Chaetomium* con una tendencia ascendente (2,8; 0,4; 12,5%).

El estrato arbóreo vuelve a ser el dominante (60,1; 76,2; 73,2%). La diferencia con las otras áreas analizadas es que las dos primeras muestras cuentan con el dominio del pino (45; 45,3; 24,9%), mientras que en la superficial la encina-coscoja es claramente dominante (40,2%). En el estrato herbáceo-arbustivo, lo más reseñable son los valores de ericáceas (11,8; 25,2%), que desaparecen en la última de las muestras. En términos generales, salvo las lamiáceas (5; 2,9; 9,3%) el resto de taxones presenta una tendencia descendente en nuestro registro: poáceas, quenopodios, compuestas, o

LAPOBLACIÓN C (Lapoblación, Navarra)



LAPOBLACIÓN C (Lapoblación, Navarra)

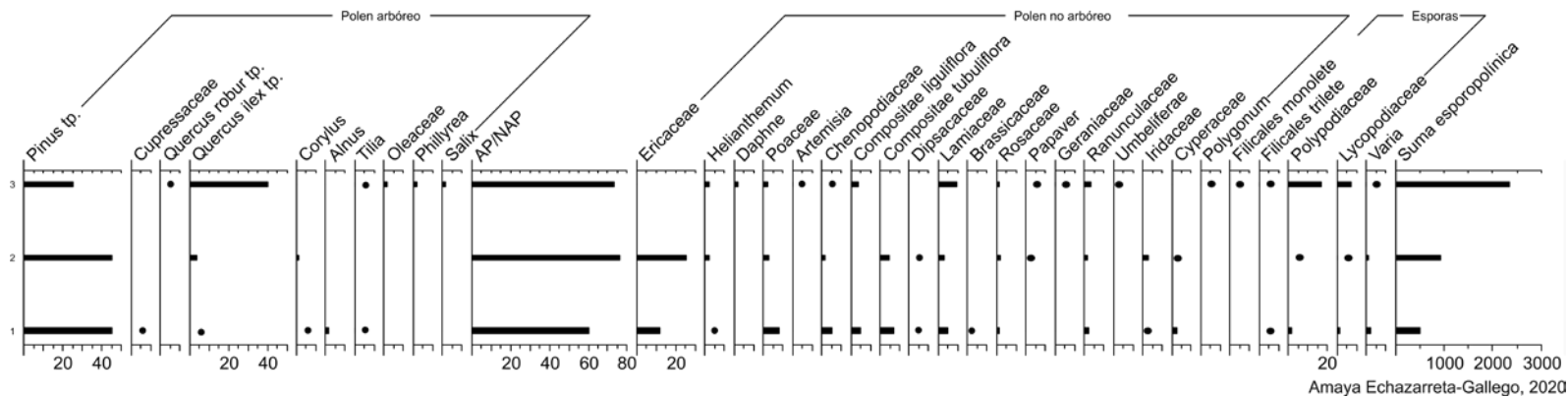


Figura IV.2.1. 17. Diagramas de resultados de Lapoblación C (Navarra)

ciperáceas son muestra de ello. Entre las esporas, destacan los valores de las polipodiáceas, sobre todo en la muestra más reciente, donde se aprecia un considerable aumento (17,1%).

IV.2.1.3.4 Área semi-desértica: Bardenas Reales (Navarra).

Las Bardenas Reales de Navarra es un área de valor ecológico y natural único en la Depresión del Ebro. El clima es árido, semi-desértico, con una precipitación entre 100 y 380 mm al año, distribuido de manera muy irregular, lo que resulta en la formación de tierras baldías y altas tasas de erosión. En esta zona tomamos tres muestras, dos en la Bardena Blanca y una en la Bardena Negra. El primer punto de muestreo se trataba de una zona llana, rodeada de una vegetación de esparto, plantas halófitas y *Tamarix*. La segunda, se encontraba en un entorno similar pero en pendiente y con una vegetación aún más esquilmada. En cambio, el tercer punto de muestreo, el de la Bardena Negra, se caracterizaba por formaciones de romero-tomillo, matorrales y coscojas (Fig. IV.2.1.18).

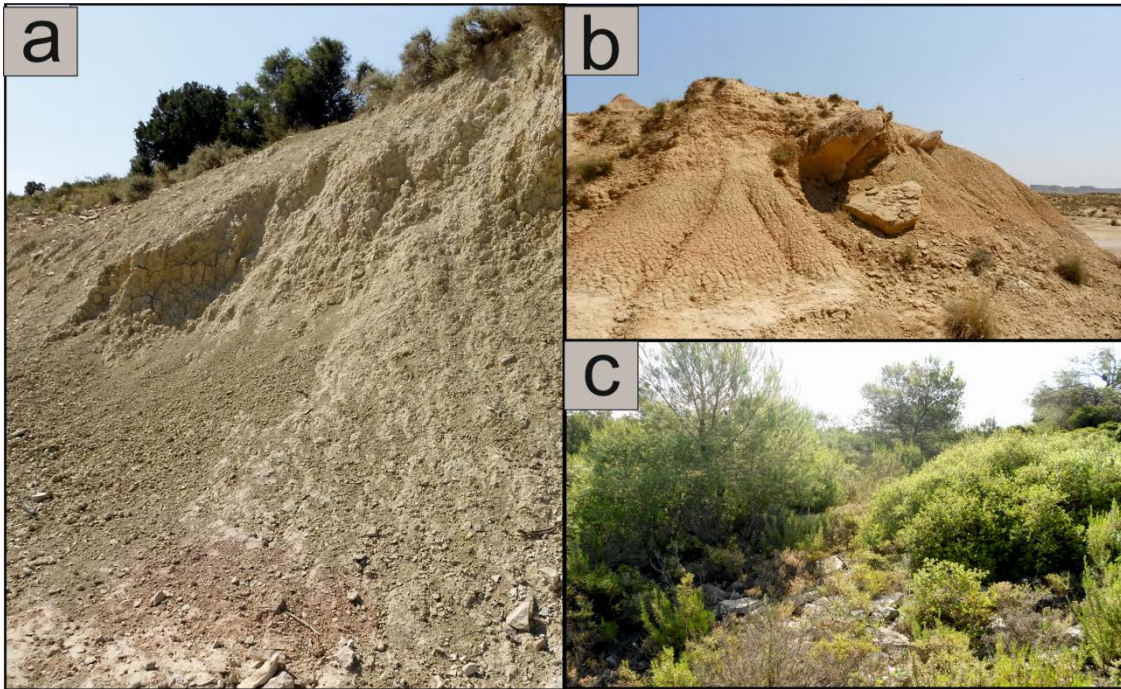


Figura IV.2.1. 18. Puntos de muestreo de las Bardenas Reales (Navarra)

En relación a las características del sedimento:

- a. Bardena Blanca A (terreno erosionado): limo-arenoso, compacto, carbonatado, acumulaciones de material orgánico detrítico y de color amarillo.

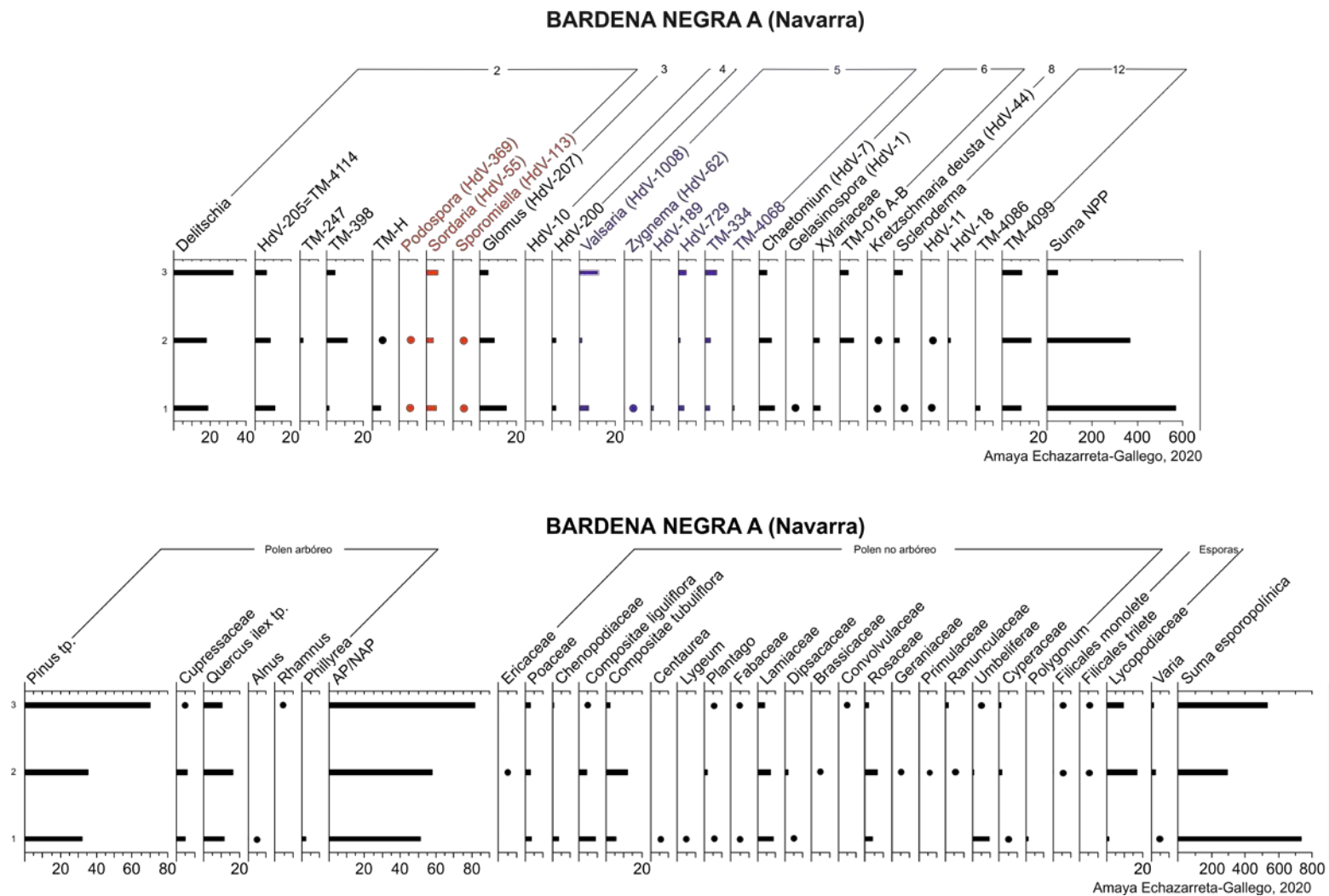


Figura IV.2.1. 19. Diagramas de resultados de Bardena Negra A (Navarra)

b. Bardena Blanca B (terreno erosionado): limo-arenoso, acumulaciones de carbonato laminar, compacto, con material orgánico detrítico y de color blanco grisáceo.

c. Bardena Negra A: (terreno erosionado con predominio de bosque): limo-arenoso, con presencia notoria de clastos de piedra caliza, material orgánico detrítico / fresco y acumulaciones calcáreas.

En las Bardenas Reales, solo fue posible cuantificar las muestras tomadas en la Bardena Negra (Fig. IV.2.1.19).

El número total de NPP se ve reducido conforme avanzamos a la muestra superficial (569; 369; 46). Entre los hongos coprófilos ocasionales (36; 40,1; 43,5%) vuelve a destacar *Delitschia*, mientras que los valores de los estrictos son bastante reducidos (6,9; 5,1; 6,5%), dominando *Sordaria*. Los valores de *Glomus* descienden a lo largo del registro (14,8; 7,9; 4,3%). Los indicadores de humedad ascienden según nos acercamos a la tercera de las muestras (13,5; 5,7; 21,7%), siendo el tipo a reseñar *Valsaria*. Los descomponedores de madera aumentan respecto a las muestras anteriores (12,8; 17,6; 8,7%), aunque su tendencia es descendente. Hemos registrado a nivel de presencia *Kretzschmaria deusta*. Entre los tipos de ecología desconocida o generalista, destacan dos aspectos: la escasa variabilidad de especies registradas y los valores de TM-4099 (10,4; 16; 10,9%).

El estrato arbóreo es el dominante, además de ascendente en la secuencia (51,2; 58; 82%). El pino, claro protagonista (32,3; 35,4; 70%) se ve acompañado, con valores más reducidos de encina-coscojas, así como de cupresáceas. En el estrato herbáceo-arbustivo, claramente reducido, el taxón más reseñable son las asteráceas, con su máximo en la segunda de las muestras (5,5; 12,3; 2,5%), así como las lamiáceas que descienden conforme nos acercamos a la superficie (8,6; 7; 4%). Otros taxones a destacar son las poáceas, rosáceas, umbelíferas y ciperáceas. Las esporas de helechos se registran a partir de la segunda muestra.

IV.2.1.4. Síntesis

Al analizar los resultados en función de las características propias del terreno (episodios de erosión y tipo de vegetación), hemos podido extraer una serie de reflexiones que exponemos a continuación:

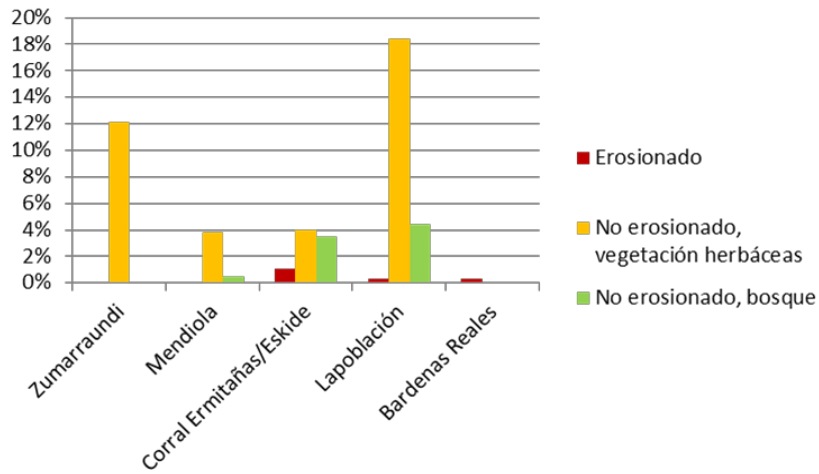


Figura IV.2.1. 20. Porcentajes de Glomus, cota 0-5cm

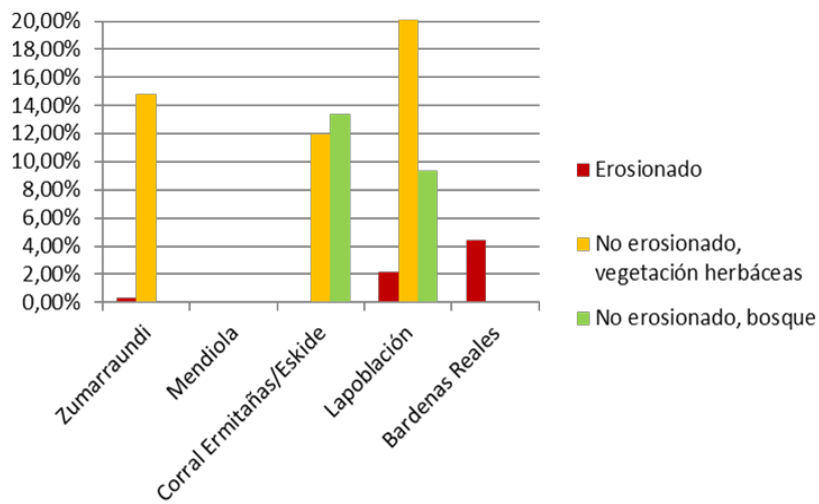


Figura IV.2.1. 21. Porcentajes de Glomus, cota 5-10cm

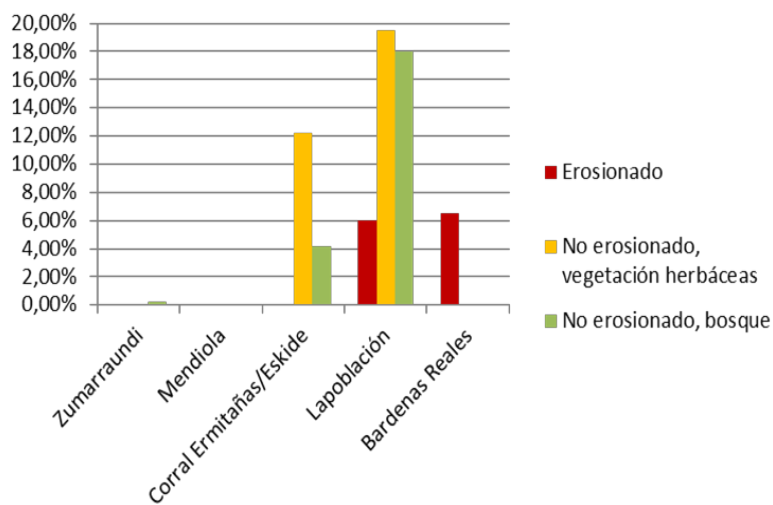


Figura IV.2.1. 22. Porcentajes de Glomus, cota 10-15cm

A. Terrenos erosionados

Hemos podido comprobar que el total de microfósiles no esporopolínicos registrados en las zonas que habían sufrido procesos erosivos en su terreno era normalmente menor, a excepción de la muestra más profunda de Eskide C.

Los porcentajes de *Glomus* en las áreas erosionadas no superan en ningún caso el 20%. Además, tienden a reducirse conforme avanzamos hacia la superficie, algo que puede relacionarse perfectamente con la presencia del fenómeno erosivo, que sería más notable en las zonas al aire.

B. Terrenos no erosionados con predominio de herbáceas

Los valores de *Glomus* son los más elevados de las tres tipologías de terreno estudiadas. En estas su comportamiento es más estable a lo largo de la secuencia, si la comparamos con las áreas erosionadas.

C. Terrenos no erosionados con predominio de bosque

En este caso, podemos encontrar dos extremos: Zumarraundi y Mendiola cuentan con unos valores muy reducidos de la micorriza, mientras que en Eskide y Lapoblación rondan el 15% de media. Esto podría deberse al tipo de vegetación y raíces en el área de muestreo o bien al carácter más orgánico del sedimento de los dos primeros casos, cuyo material detrítico dificultaría el asentamiento de raíces.

Los porcentajes de *Glomus* no son más altos en las áreas erosionadas (en rojo) (Fig. IV.2.1.20; NFig. IV.2.1.21; Fig. IV.2.1.22). Eso parece lógico y en relación con la menor vegetación en lugares erosionados. Además, si el lugar ha sido sometido a erosión, *Glomus* puede haber sido lixiviado progresivamente y existe un riesgo real de mezclar el *Glomus* proveniente de la pendiente de lavado con los de la vegetación de la zona inferior.

Para examinar esto más a fondo, se realizaron varias pruebas estadísticas para determinar si existía alguna correlación entre la variable de erosión y la presencia de *Glomus*, o entre *Glomus* y el tipo de vegetación. Primero, se realizó una prueba de Shapiro-Wilks con el programa SPSS Statistics 23 para verificar si la distribución de nuestra muestra correspondía a una distribución de probabilidad teórica particular. Como el valor crítico era muy pequeño (menos de 0.05), se concluyó que las variables seleccionadas no coincidían con una distribución homogénea. Por lo tanto, se decidió realizar la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney (Fig. IV.2.1.23)

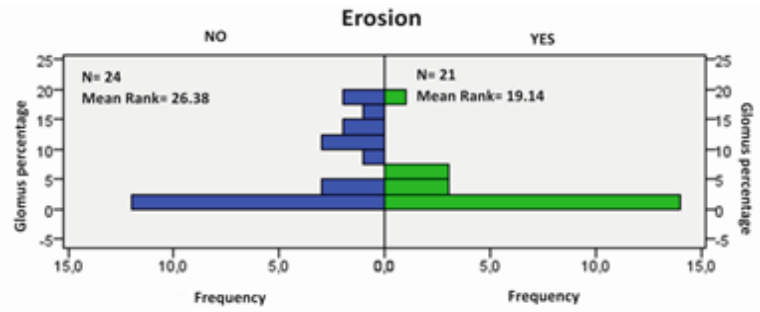


Figura IV.2.1. 23. Prueba U de Mann-Whitney (erosión, porcentaje de *Glomus*)

En el primer caso, al comparar la variable de erosión con los porcentajes de *Glomus*, se determinó que los porcentajes más altos de *Glomus* se encuentran en áreas no erosionadas.

De acuerdo con los datos encontrados en la literatura (Azcón-Aguilar et al., 2003; Entry et al., 2002; Kendrick, 1996), se decidió comparar también si las variables "porcentaje de *Glomus*" y "tipo de vegetación" (predominio de pastizales o arbolado) se correlacionaban (Fig. IV.2.1.24). El gráfico muestra que los porcentajes más altos de la micorriza objeto de estudio se encuentran en áreas con predominio de pastizales, lo que ha sido una conclusión inesperada de este estudio experimental y que podría proporcionar información más completa sobre el paisaje en futuras investigaciones paleobotánicas. La frecuencia en los valores bajos de taxones herbáceos se debe a este término que también incluye áreas erosionadas sin especies de árboles en la vegetación. Esta observación es consistente con la distribución de los micobiontes de las micorrizas, que colonizan más de 300000 especies y 380 familias, especialmente taxones herbáceos. Las endomicorrizas, por el contrario, no se encuentran en familias tales como Brassicaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Proteaceae, algunas Amaranthaceae, Caryophyllaceae-Chenopodiaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Capparaceae, Resedaceae y Urticaceae, y, en la mayoría de ficobiontes ectomicorrícicos: Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, Dipterocarpoideae, la mayoría de las Myrtaceae, muchas Leguminosae y algunas Cupressaceae, Aceraceae, Euphorbiaceae, Rosaceae, Tiliaceae, Ulmaceae, Bignoniaceae, Cistaceae, Combretaceae, Juglandaceae, Sapindaceae y Sapotaceae.

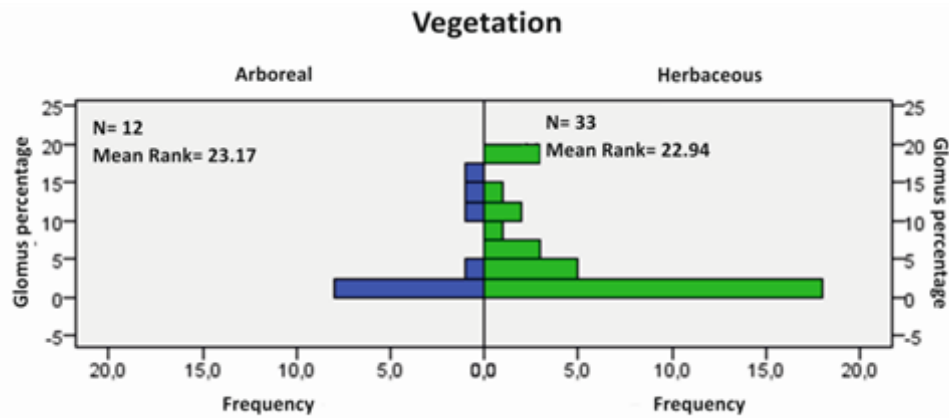


Figura IV.2.1. 24. Prueba U de Mann-Whitney (tipo de vegetación, porcentaje de *Glomus*)

P. Guadarrama-Chávez y sus colegas (2007) destacan la idea de la importancia de esta simbiosis, que permite la estabilización y formación del suelo, evitando la erosión y ayudando a su regeneración. En su estudio, registran 25 especies y siete géneros de hongos micorrícicos arbusculares (AMF) en la región de Nizanda, Oaxaca y México. En su enfoque, tomaron muestras de suelo al azar, tanto húmedas como secas, incluso en campos de maíz, áreas de vegetación secundaria y bosques caducifolios. Observaron que *Glomus* y *Acaulospora* se encontraron tanto en campos recientemente abandonados como en vegetación natural, lo que sugiere que son especies generalistas con alta tolerancia a las perturbaciones (Boddington y Dodd, 2000).

De manera similar, investigaciones sobre suelos degradados y desertificados en ecosistemas mediterráneos semiáridos en la Península Ibérica (Azcón-Aguilar et al., 2003) han demostrado que la vegetación y la biodiversidad se ven seriamente afectados por los episodios de erosión. En este estudio se evalúa el estado de los ecosistemas en peligro de desertificación como un primer paso hacia su regeneración utilizando micorrizas arbusculares-vesiculares.

Finalmente, el estudio de F. Oehl et al. (2010) muestra que algunas micorrizas pueden incluso considerarse generalistas, ya que están presentes en casi todos los tipos de suelo. Este es el caso de *Glomus fasciculatum*, como se describió en artículos anteriores (Öpik et al. 2006).

La mayoría de los datos obtenidos en estudios previos (Argant et al., 2006; Medeanic, 2008; Mudie, 2010; Riera et al., 2006) y la experimentación realizada en este proyecto, en cuatro zonas climáticas diferentes, sugieren que el valor de la spora de

Glomus como un indicador genérico de erosión en las reconstrucciones paleoambientales debería ser replanteado. Esta conclusión se ha alcanzado repetidamente en las cuatro zonas climáticas en las que se ha llevado a cabo la experimentación y en todas las muestras, independientemente de su profundidad (suponiendo que esto implica cierta diacronicidad en el muestreo), que han proporcionado resultados estadísticamente válidos. Sin embargo, debemos señalar que el valor de esta espora como indicador de episodios de degradación sedimentaria puede aceptarse, al menos en el marco de contextos lacustres que se estableció originalmente (Kolaczek et al. 2013): *Glomus* no crecería en las condiciones acuáticas de un lago y, por lo tanto, todas las esporas de dicha micorriza que se registran en los sedimentos lacustres provendrían de suelos erosionados de tierras altas.

El hecho de que los ficobiontes de *Glomus* sean principalmente familias de herbáceas puede haber dado lugar a una asociación ocasional entre la abundancia de esta espora y las áreas erosionadas con un bajo porcentaje de presencia arbórea. En algunos estudios (Carrión, 2007; Cook, 2009), se puede observar que la curva de las micorrizas corre paralela a las herbáceas, aumentando el porcentaje de *Glomus* a la par que la curva de NAP. Si bien nuestros resultados no son comparables con los obtenidos a partir de un núcleo de sedimento lacustre, estamos de acuerdo en que la aparición/frecuencia de *Glomus* depende de la erosión en la cuenca del lago. Sin embargo, consideramos que se debería dejar de usar esta micorriza en depósitos no lacustres. Todo apunta a una falta de relación entre la presencia de los hongos y los eventos de erosión. Por otra parte, nos gustaría reforzar la idea de que la frecuencia de *Glomus* es mayor en función de la composición de los distintos tipos de vegetación, concretamente, en áreas dominadas por herbáceas. Sin embargo, el número limitado de muestras en este estudio no es suficiente para confirmar esta hipótesis. Es un experimento preliminar, dentro de un entorno regional de variedad botánica única, que debemos corroborar con estudios experimentales adicionales en diferentes entornos climáticos y sedimentarios. El objetivo final sería lograr una mejor comprensión de la importancia de la presencia de esta espora fúngica en los análisis paleopalinológicos.

IV.2.2. HONGOS COPRÓFILOS

La segunda experimentación de análogos modernos que hemos llevado a cabo en el contexto de esta Tesis Doctoral se relaciona con la comprobación del valor ecológico del conjunto de hongos coprófilos, lo cual puede ser de gran utilidad en la interpretación de contextos arqueológicos.

IV.2.2.1. Introducción

Entre los distintos tipos que conforman el grupo denominado “*microfósiles no esporopolínicos*” (NPP), uno de los que mayor protagonismo ha alcanzado en los estudios de reconstrucción paleoambiental e impacto en el paisaje es el de los hongos coprófilos. Estos engloban multitud de hongos saprobios que crecen en los excrementos de los animales, contribuyendo a su descomposición. El proceso se inicia cuando los animales, fundamentalmente herbívoros, ingieren la vegetación del entorno. Las esporas sobreviven al proceso digestivo de estos animales y son finalmente defecadas. Los cuerpos de fruto de este hongo crecen en los excrementos con el objetivo de tener un mayor éxito en su reproducción, las esporas son eyectadas a la mayor distancia posible de la fuente emisora (las esporas que restan en los excrementos no pueden reproducirse). Las esporas sobreviven gracias a que su dura pared les permite germinar y no tener apenas competencia con otro tipo de organismos. El ciclo vital de los principales grupos de hongos sobre un excremento de herbívoro varía desde los 2-4 días aproximadamente en el caso de los zygomycetos, de 6-12 días como los ascomicetos o hasta los 10-30 días de los basidiomicetos (Doveri, 2004). Los hongos coprófilos juegan un importante papel en los ecosistemas de pradera ya que facilitan la descomposición y mineralización de los excrementos de los herbívoros, sirven de base nutricional para los micófagos y artrópodos y determinan la eficacia digestiva de los animales que los ingieren (Angel y Wicklow, 1975).

Los hongos saprófitos que se desarrollan sobre los excrementos (coprófilos) no presentan los mismos grados de coprofilia. R.C. Cooke y A.D.M. Rayner (1984) distinguen coprófilos estrictos de coprófilos ocasionales y describen tres grandes categorías de especies:

1. Especies que se desarrollan exclusivamente sobre los excrementos (coprófilos estrictos).

2. Especies coprófilas más generalistas, capaces de desarrollarse en otros tipos de sustrato en descomposición (ocasionales).
3. Especies que se desarrollan sobre otros sustratos aparte de los excrementos pero que pueden colonizarlos ocasionalmente, si las condiciones son favorables (oportunistas).

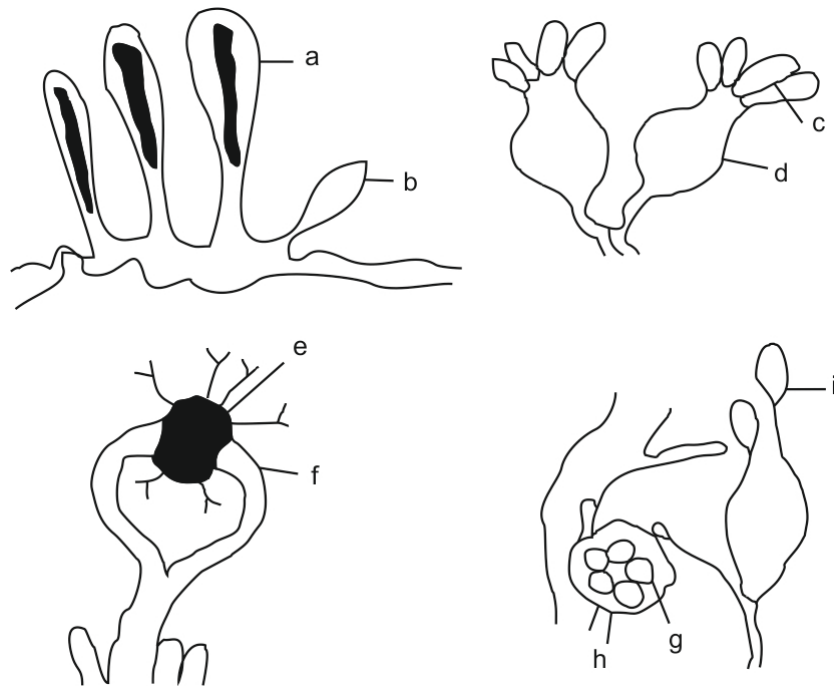


Figura IV.2.2. 1. Tipos de esporas fúngicas (Samanta, I. 2015). A. ascosporas; b: ascus; c: basidiospora; d: basidio; e: zigospora; f: gametangium; g: oospora; h: oogonio.

El uso de hongos coprófilos como indicadores de la presencia, ausencia, declive o aumento de herbívoros en el pasado se relaciona con dos aspectos: el tipo de excremento y la capacidad de dispersión de las esporas. Los excrementos de los herbívoros contienen principalmente restos de plantas no digeridas debido a la ineficiencia de los sistemas digestivos de dichos animales (Stevens y Hume, 1995). Estos desechos orgánicos suponen una excelente fuente de nutrientes, nitrógeno y varias enzimas indispensables para el crecimiento del hongo. Sin embargo, las heces de los carnívoros y omnívoros contienen mucha más azúcar y normalmente las bacterias son sus principales descomponedores (Bell, 2005). Por este motivo, se asocia a los hongos coprófilos fósiles la presencia de herbívoros en el pasado. Aunque para asegurar una buena reproducción, los hongos dispersan lo más lejos posible las esporas, esta distancia

rara vez supera los dos metros. Esta característica lleva a considerar que su señal en los registros es meramente local (van Geel, 2003). No obstante, no se suele tener en cuenta la movilidad de los propios animales que las ingieren (Money, 2016). Este carácter local es interpretado por algunos autores como indicador de la presencia de herbívoros cuando no se han preservado sus restos orgánicos (van Geel, 2003).

IV.2.2.2. Contexto de la investigación

Han sido muchos los autores que se han centrado en el estudio de los hongos coprófilos entre la gran variedad de los microfósiles no esporopolínicos. La posible razón es el gran potencial que nos ofrecen a la hora de rastrear la presencia de herbívoros en el pasado, ya sea en un contexto de desaparición de la megafauna o de los primeros albores de la neolitización.

Tradicionalmente, la presencia de la megafauna durante el Pleistoceno y su declive durante el Tardiglacial se había inferido mediante los huesos recuperados en yacimientos arqueológicos, cuevas, lagos y ríos. Los microfósiles no esporopolínicos y, en concreto, los hongos coprófilos, se tornaron en una valiosa herramienta complementaria a los estudios paleontológicos (Davis, 1987; Davis y Shafer, 2006; van Geel, 2003).

En concreto, entre los hongos coprófilos estrictos, cada vez se está empleando con mayor frecuencia la especie *Sporormiella* como *proxy* cualitativo para medir la densidad de la megafauna. La caída de las abundancias durante finales del Pleistoceno y el Holoceno se ha ligado al declive y extinciones de las mencionadas poblaciones faunísticas (Parker y Williams, 2011). Un ejemplo de este tipo de estudios es el que llevó a cabo J. Gill (2013) en Konza Prairie Station (Kansas, EEUU). Empujada por el objetivo de establecer una asociación cuantitativa entre la abundancia de esporas y la biomasa de megaherbívoros, desarrolló una experimentación en praderas pastadas por bisontes, con el fin de testar los efectos de dichos animales en la composición de la comunidad de herbáceas y la utilidad de *Sporormiella* como indicador de su presencia. De esta manera, refinaron el uso de dicho hongo coprófilo como indicador de la presencia de megaherbívoros, mejorando así el conocimiento de la naturaleza exacta del papel de los mismos en las dinámicas vegetacionales del pasado (y del presente).

En la línea referente a períodos post-neolíticos, con el consecuente desarrollo de la agricultura y la ganadería, resulta interesante el estudio llevado a cabo por E. Gauthier (2010) en el lago Igaliku (Groenlandia), que proporciona la oportunidad de entender el desarrollo y el impacto generado por la actividad ganadera en un paisaje virgen, que pasa de una primera fase de apertura a una ganadería plena en el siglo XI-XII con crecientes frecuencias de *Rumex acetosa* tipo, *Ranunculus acris* tipo y de los hongos coprófilos. Asimismo, fueron capaces de rastrear el abandono del asentamiento entre los siglos XV y XVIII, gracias a la desaparición de estos indicadores antropogénicos y al repunte de *Salix* y *Betula*. Este es un claro ejemplo de cómo la información paleoambiental puede multiplicarse gracias a la combinación de los datos obtenidos del polen junto al comportamiento de los microfósiles no esporopolínicos.

Otra demostración de ello es el estudio de B. Menozzi (2010), en el que observa una buena concordancia entre los conjuntos polínicos y los NPP para inferir la presencia del ganado en los Apeninos ligures, junto a la consecuente eutrofización de los suelos, permitiendo rechazar la hipótesis inicial de que las prácticas ganaderas locales y la gestión de pastos y bosques se establecieron en esa zona en momentos más recientes.

Aparte, existen otro tipo de investigaciones que abarcan el estudio de animales no mamíferos, como puede ser el de C. Froyd (2014), que analiza la pérdida de las tortugas gigantes en el archipiélago de las Galápagos a raíz del descubrimiento de dicho territorio por parte de los europeos en el siglo XVI. En esa misma línea va J. Wood (2011), quien, mediante su estudio en Nueva Zelanda, subraya la necesidad de considerar las comunidades de herbívoros al completo, incluyendo pájaros y reptiles, huyendo de la atención exclusiva a las poblaciones de grandes herbívoros.

Otro caso que no se enfoca en las abundancias es el análisis del contenido intestinal del mamut de Yukagir (Sakha Republic), datado en ca. 22168 ± 303 cal BP (Aptroot y van Geel, 2006). Además, también se analizó el contenido fúngico de otras dos muestras de excremento, hallando en ellas tres especies de ascomicetos identificables: *Lophiostoma corticolum*, *Pleospora herbarum* y *Pseudohalonectria lignicola*. Los autores concluyen que los hongos debieron de jugar un papel importante en el proceso de nutrición del mamut de estepa.

Siguiendo la investigación de Baker (Baker et al., 2013), nosotros hemos contabilizado las esporas de *Sordaria*, *Sporormiella*, y *Podospora* como los indicadores

más fiables de presencia de herbívoros, al ser considerados hongos coprófilos estrictos. Por otra parte, el resto de los catalogados como coprófilos en la extensa bibliografía (*Cercophora*, *Apiosordaria*, *Delitschia*, *Trichodelitschia*, *Bombardioidea*, *Arnium*, etc.), los hemos agrupado bajo el epígrafe de ocasionales, con el objetivo de ser más precisos en nuestra interpretación.

El estudio de análogos modernos ya ha sido validado como herramienta útil para analizar la relación entre el polen, los microfósiles no esporopolínicos y el uso del territorio, especialmente en el caso de las actividades ganaderas (Cugny, 2010, 2012; Mazier, 2006; Montoya, 2010).

Además, nos gustaría discernir cuáles son los mejores indicadores para rastrear la actividad ganadera e interpretar de esta manera los registros paleoambientales de nuestra área de estudio. Varios autores (Brun, 2009; Mazier et al., 2009) recomiendan llevar a cabo estudios específicos de análogos modernos en varios territorios, puesto que los resultados obtenidos en una zona pueden no ser válidos para otra de condiciones geográficas diferentes.

En las últimas décadas, la arqueología postclásica ha mostrado un nuevo y creciente interés por el estudio del pastoreo, lo cual ha derivado en numerosos y potentes proyectos de investigación que abarcan un amplio abanico de campos relacionados directa e indirectamente con esta temática. Para llevar a cabo esta experimentación, hemos tenido en cuenta las variaciones derivadas de la escala, así como la capacidad de dispersión de los muchos taxones hallados en este estudio. Además, se ha subrayado en multitud de ocasiones el potencial como indicador de las esporas coprófilas para reconstruir las densidades de los grandes herbívoros en los paisajes pretéritos (Baker et al., 2013). También nos gustaría averiguar cuál es el significado de las abundancias de algunas de las especies de estos hongos (proximidad al excremento en la zona de muestreo o diferentes niveles de presión de pastoreo), así como saber si es posible realizar comparaciones a lo largo del tiempo y entre áreas de estudio.

En este intento de extrapolar los datos obtenidos en un área de estudio actual a los resultados del análisis polínico fósil, hemos de ser conscientes de que los actualismos y apriorismos siempre conllevan un margen de error, puesto que nuestro paisaje actual no es exactamente similar al del pasado. Por lo tanto, tal y como recoge

A. Ejarque (2013), el nivel de fiabilidad en la reconstrucción de ciertos paisajes del pasado no es el óptimo. A esto hay que añadir la enorme variabilidad de los paisajes estudiados, que distan mucho de los hábitats del norte de Europa de los análisis tradicionales, de un carácter más homogéneo.

IV.2.2.3. Criterios de selección de puntos de muestreo y tratamiento de las muestras

Hemos tomado muestras para el análisis de polen y NPP en distintos paisajes de la Cuenca Vasco-Cantábrica y Prepirineo navarro con el objetivo de reflejar adecuadamente las principales comunidades vegetacionales de nuestra área de estudio (Fig. IV.2.2.2). Las recogimos entre octubre de 2016 y septiembre de 2017, tanto en zonas en las que el pastoreo y pisoteo de animales estaban presentes como en las que no había rastro de ello, con el objetivo de permitir una representación precisa de los variados usos actuales del territorio.

El muestreo lo llevamos a cabo en sedimento superficial, motivados por la ausencia de musgo, captador natural polínico, en buena parte de los sitios de recogida y el deseo de obtener un registro homogéneo. Con esta idea, queremos hacer referencia al apunte de U. Herzsuh y H.J.B. Birks (2010), quienes recomendaban desarrollar los análogos en el mismo tipo de material del que fuera la muestra fósil, para evitar el ruido que pudiera generar la conservación diferencial derivada de los diversos procesos tafonómicos. Es por ello que decidimos optar por tomar sedimento superficial y no restos de excrementos de los animales de la zona. Rascamos la parte más superficial de sedimento de cada área en varios puntos del terreno con el objetivo de mezclarlos y obtener una muestra representativa del lugar. Sometimos el sedimento extraído al tratamiento físico-químico tradicional, descrito en el capítulo de metodología. Por cada muestra leímos un total de entre 136 y 625 granos de polen, a los que hay que sumar los NPP que aparecían junto a ellos, de naturaleza más variable (entre 33 y 1073, superando en casi la totalidad de los casos las 100 esporas para considerarlas representativas, tal y como hemos explicado en la Metodología). El polen y las esporas las hemos expresado como porcentaje de la suma polínica total, que excluye las esporas. Por otra parte, los porcentajes de NPP se expresan en función de la suma total de dichos microfósiles.

Las variables ambientales y de uso del territorio que hemos tenido en cuenta son los siguientes:

1. Los puntos de muestreo los hemos clasificado según las comarcas biogeográficas a las que pertenecieran, ya explicadas en el apartado de “Área de estudio”.

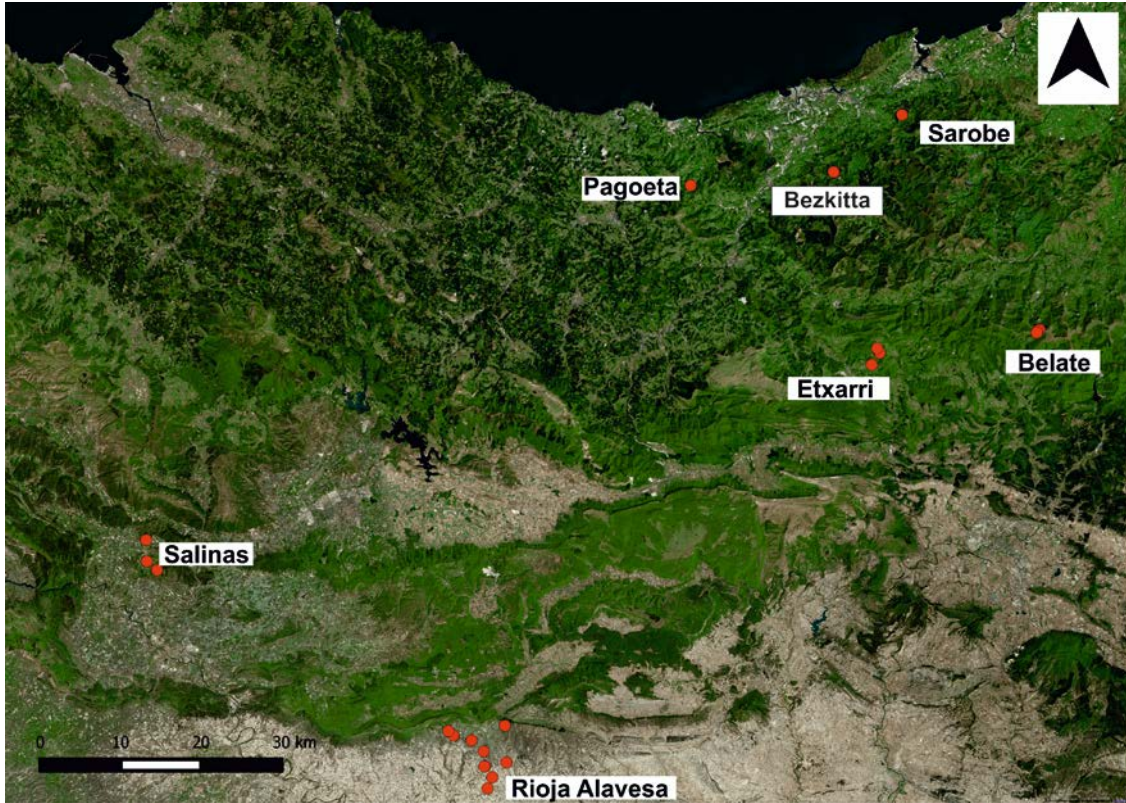


Figura IV.2.2. 2. Puntos de muestreo experimentación de análogos modernos (hongos coprófilos)

2. Siguiendo la metodología empleada en una extensa bibliografía: (“Forestry Commission Scotland/Coimisean na Coilltearachd Alba”; Kumar et al., 1995; Mazier, 2006; Rotherham, 2013), hemos clasificado la presión ganadera según una escala ordinal: sin pastoreo (0), pastoreo ocasional (1), pastoreo frecuente (2) y sobrepastoreo o zonas de refugio del ganado (3). A la hora de establecer esta graduación hemos tenido en cuenta el grado de pisoteo del terreno, “calvas” en el terreno, número de excrementos, número de cabezas de ganado, presencia de vegetación ruderal y la frecuencia de uso.
3. Tipo de ganado (ovejas, caballos, cerdos, vacas, mezcla, así como la ausencia/presencia).
4. Altitud del punto de muestreo.

IV.2.2.4. Resultados

En este apartado exponemos los resultados obtenidos en los puntos de muestreo de la experimentación de análogos modernos. La exposición de cada sitio de muestreo incluye su descripción y los resultados obtenidos en cada una de las muestras, ordenadas en función de la presión de pastoreo. En primer lugar, describimos el espectro no esporopolínico finalizando con la referencia a la vegetación del registro palinológico. Vamos a exponer los resultados obtenidos sobre los taxones herbáceos que ciertos autores asocian a las actividades pastoriles y contextos ruderales (Behre, 1981): *Chenopodiaceae*, *Artemisia*, *Cerealialia*, *Cichoriaceae*, *Asteraceae*, *Rumex*, *Papaver*, *Urticaceae*, *Plantago*.

IV.2.2.4.1 Sarobe

Sarobe es un caserío situado en el barrio de Ergoien (Oiartzun, Gipuzkoa) en la comarca denominada Valles atlánticos (Fig. IV.2.2.3). El clima de Oiartzun es oceánico, alcanza en algunos puntos los 2200 mm de precipitación anual, consecuencia de la escasa protección orográfica frente a la influencia marina. La vegetación actual consta, principalmente, de explotaciones forestales de coníferas, seguidas de bosques de frondosas y bosques mixtos, aunque la mitad del territorio lo ocupan las explotaciones agrarias y los núcleos de población. La orografía se caracteriza por las formas suaves del terreno, compuesto por areniscas, arcillas y conglomerados, siendo de destacar la excepción de Peñas de Aia, por ser la única muestra de granito en Euskal Herria (Sáez, 1998a).

En el término municipal de Oiartzun se han encontrado restos de asentamientos humanos desde el Paleolítico Superior, Edad de Bronce y Edad del Hierro. El nombre de Oiartzun proviene del núcleo de población de *Oiarso*, asentamiento romano bajo la actual Irún. Se trataba de una importante ciudad portuaria de los vascones, que ejerció el papel de centro de comunicaciones y comercio durante la época del Imperio Romano. La villa de Oiartzun fue fundada en 1180 por parte de Sancho el Sabio de Navarra. A partir del siglo XVI, el municipio conoció un crecimiento económico sin precedentes, basado en la actividad agrícola, comercial y gremial. No obstante, dicho panorama económico tuvo que hacer frente a las consecuencias de los enfrentamientos y guerras ocurridos en el territorio durante la anexión de Navarra (1512), la Guerra de Convención (1794), la Guerra de Independencia (1808-1814) o la Guerra Civil (1936-1939). La población del municipio de Oiartzun cuenta con una tendencia ascendente

desde comienzos del siglo XX, siendo más de 10000 los censados en el año 2017. En cuanto a su economía, a pesar de que el sector servicios sea el que presente una mayor tasa de ocupación (58%), es de destacar el peso de la industria y la construcción (30% de ocupados) (Sáez, 1998a).

La base económica de este caserío son las actividades agrícolas y ganaderas. En su entorno dispone de prados, huertas y plantaciones de pinos. La litología del lugar se caracteriza por areniscas, arcillas y conglomerados rojos o verdes. En total hemos tomado cuatro muestras en diferentes lugares del caserío y su entorno.



Figura IV.2.2. 3. Muestreo en Sarobe (Oiartzun, Gipuzkoa)

SAROBÉ 1

La primera muestra la tomamos en una zona recién sembrada con habas y abonada con excremento de las propias vacas del caserío. La presión de pastoreo establecida en este punto es de 0 (Fig. IV.2.2.4).

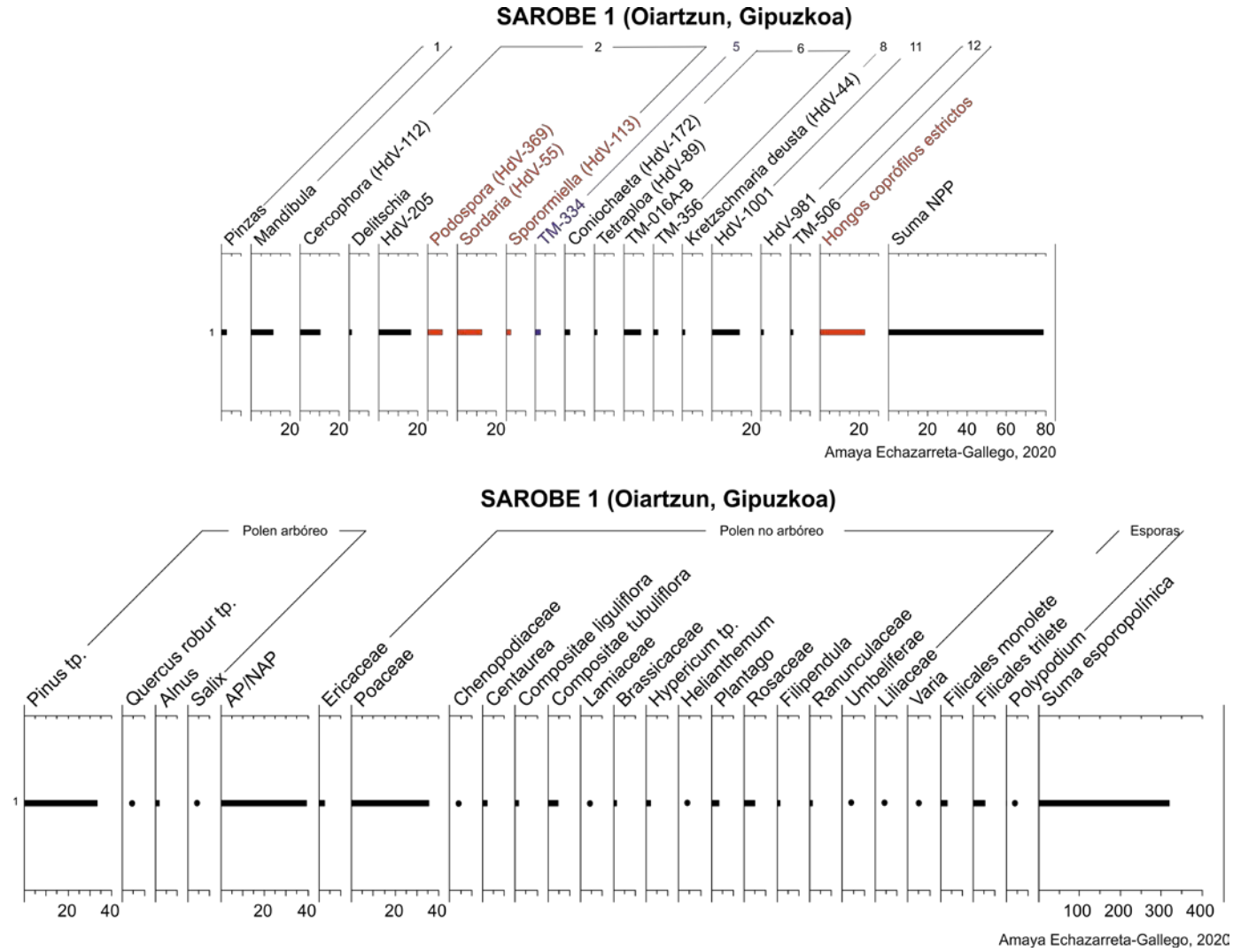


Figura IV.2.2. 4. Diagramas de resultados de Sarobe 1 (Gipuzkoa)

El total de NPP recuperado es de 79 restos. Los hongos coprófilos estrictos alcanzan el 22,8%, destacando entre ellos *Sordaria* (12,7%) seguido de *Podospora* (7,6%) y en menor número *Sporormiella* (2,5%). Los hongos coprófilos ocasionales tienen una representación mayor que los estrictos (27,8%), siendo el mejor representado el HdV-205 con un 16,5%. En este espectro, destaca la importancia que adquieren las esporas de los hongos descomponedores de madera (29,1%), siendo el taxón más numeroso TM-016 A-B (8,9%). En el grupo de Animalia (13,9%), llama la atención la abundancia de restos de mandíbulas de insectos (11%).

El registro polínico presenta un porcentaje de polen arbóreo del 39,2% siendo su principal componente el pino (33,3%), y en valores inferiores al 2%, robles, sauces y alisos. En la vegetación herbácea predominan las gramíneas (35,4%). Los taxones polínicos relacionados con pastizales y contextos ruderales no alcanzan el 5% de representación: Asteraceae (4,5%), *Plantago* (3,4%), Cichoriaceae (1,4%), *Centaurea* (2,1%) y presencia puntual de Chenopodiaceae. Las esporas de helechos alcanzan el 8,8%.

SAROBE 2

Esta muestra se localiza en la misma huerta que la anterior, pero en una zona diferente, correspondiente a la plantación de tomates. Al igual que en Sarobe 1, el abonado procede del excremento de ganado vacuno y la presión de pastoreo vuelve a ser 0 (Fig. IV.2.2.5).

Partimos de una suma total de 99 restos de NPP. El dato reseñable de este espectro es el porcentaje de hongos coprófilos estrictos (51,6%), que comprende *Sordaria* (23,7%), *Podospora* (19,4%) y *Sporormiella* (8,6%). Por el contrario, los ocasionales, sólo alcanzan el 7,5% (*Cercophora*, TM-398 y TM-399). Los valores de los hongos descomponedores de madera son similares a la muestra precedente (15,1%), repitiendo como principal tipo TM-016 A-B (8,6%), aunque en este caso aparece de *Coniochaeta* (6,5%). HdV-1001, en esta ocasión, disminuye prácticamente a la mitad los valores de la muestra anterior. En Sarobe 2, el grupo de Animalia no destaca tanto como en Sarobe 1 (6,5%) debido principalmente a la menor presencia de mandíbulas de insectos (2,2%). En relación al grupo de hongos de procedencia desconocida o generalista (11,8%), son de señalar HdV-981 (5,4%) y TM-506 (4,3%). Destaca la presencia de un resto de huevo de *Trichuris*, parásito intestinal.

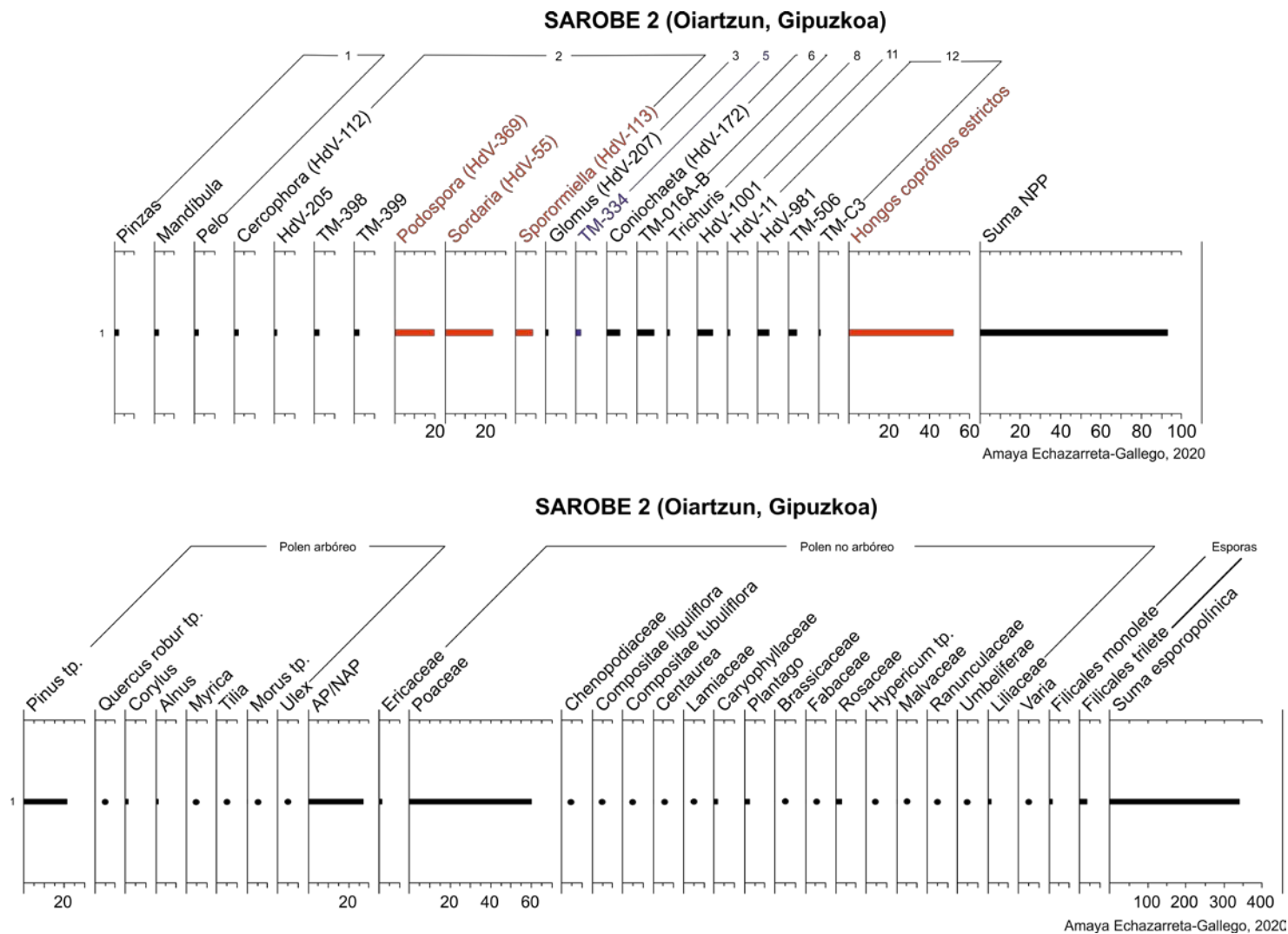


Figura IV.2.2. 5. Diagramas de resultados de Sarobe 2 (Gipuzkoa)

La cubierta arbórea de este registro es algo inferior (27,1%) y sigue estando dominada por el pino. La diversidad de taxones arbóreos es mayor (8 taxones). La vegetación herbácea mantiene características similares, con un claro predominio de gramíneas (60,1%). Entre los taxones asociados a contextos ruderales hay una gran diferencia: salvo *Plantago* (2,5%), todos los demás tienen una presencia puntual.

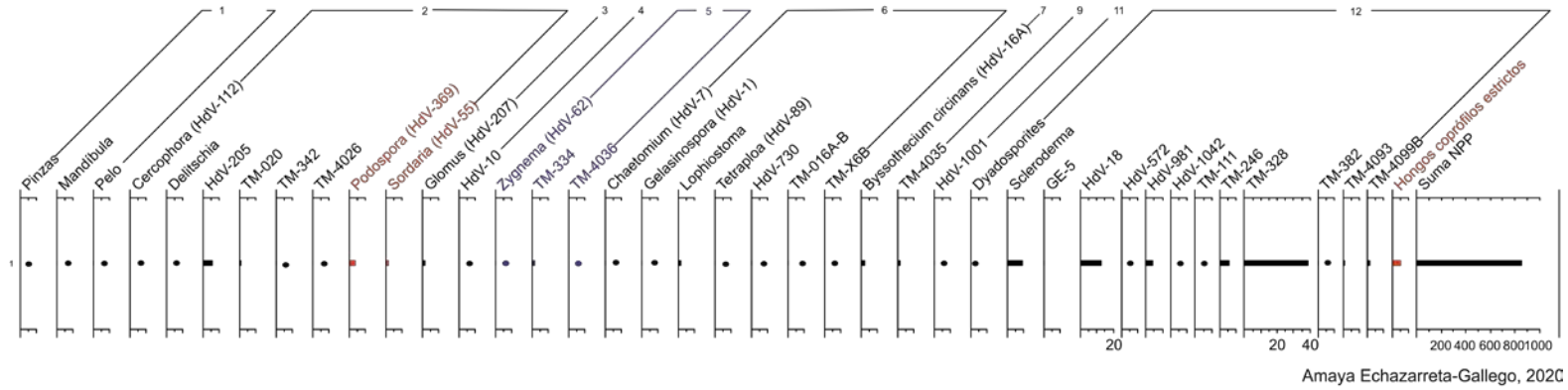
SAROBÉ 3

El sitio escogido para el muestreo fue un prado donde de modo habitual durante todo el año, pasta un rebaño de vacas (unos 20 ejemplares) una o dos veces a la semana. Este uso semanal del prado forma parte de un sistema de rotación entre diferentes prados para asegurar una disponibilidad de hierba adecuada para la alimentación de las vacas. Por este motivo, este sitio cuenta con una presión de tipo dos (Fig. IV.2.2.6).

Las dos principales características de esta muestra son el elevado número de restos de NPP (849) y la diversidad de taxones (39). Al contrario de lo que sucede con las muestras precedentes, los valores porcentuales de los hongos coprófilos son considerablemente menores. En esta ocasión, no aparece *Sporormiella* entre los coprófilos estrictos (5,2%). Entre los hongos ocasionales hay una mayor variedad, aunque en total no superan el 8%. La riqueza de NPP de Sarobé 3 se basa en el grupo de NPP generalistas/desconocidos (74,4%), con un claro protagonista, TM-328 (38,6%), seguido en importancia por HdV-18 (12,4%) y *Scleroderma* (9,3%). También hay un acusado descenso en el porcentaje de los descomponedores de madera (3,1%), estando principalmente representados por *Lophiostoma* (1,6%), HdV-730 (0,4%) y *Tetraploa* (0,4%). Entre los taxones de NPP no presentes en las muestras anteriores destaca *Byssoteciium circinans* (2,5%). *Zygnema* y TM-4036 (1,5%) se añaden a los indicadores de humedad (2,1%).

La dinámica esporopolínica mantiene sus principales diferencias en el estrato herbáceo-arbustivo (43,4%), donde las gramíneas pierden completamente su preponderancia (5,3%). En el estrato arbóreo el pino sigue siendo el principal componente (46,9%) acompañado de caducifolios como robles, alisos, sauces, fresnos y nogales. La representación de los taxones ruderales es mucho más homogénea, oscilando entre un 2-3%.

SAROB 3 (Oiartzun, Gipuzcoa)



SAROB 3 (Oiartzun, Gipuzkoa)

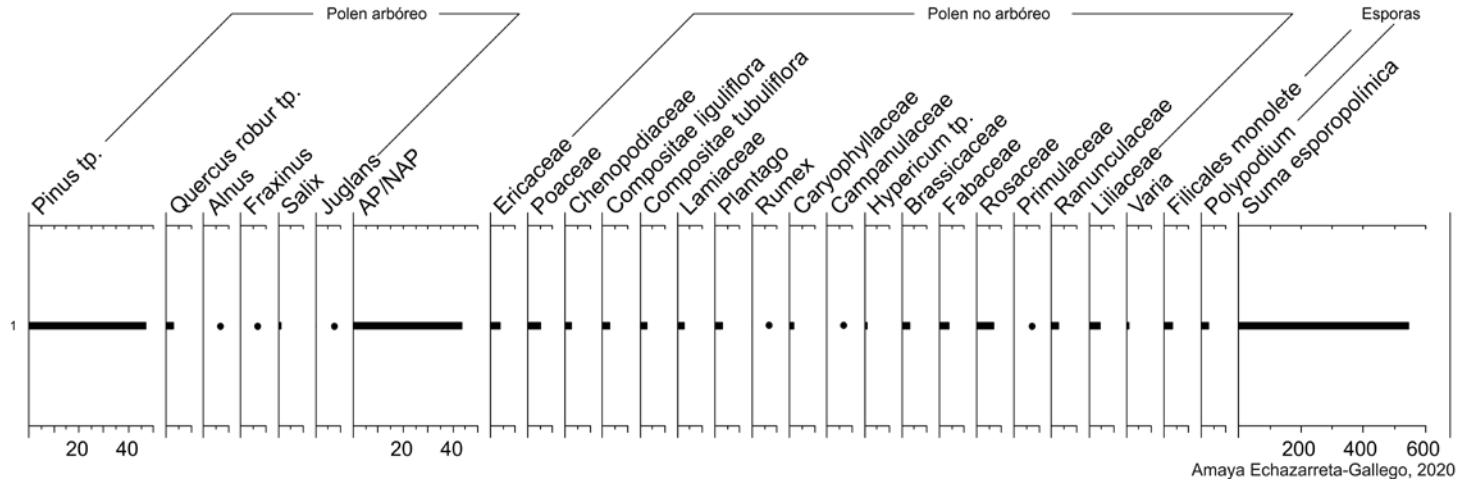


Figura IV.2.2. 6. Diagramas de resultados de Sarobe 3 (Gipuzkoa)

SAROBÉ 4

La última muestra corresponde al terreno donde el ganado vacuno pasa las noches. Este se encuentra cercano al establo en caso de que los animales necesiten refugio. Este sitio alcanza el mayor tipo de presión de ganado (3) y carece de vegetación.

No va a ser posible disponer de información de este registro porque sólo se han recuperado 16 microrrestos. Debido a este escaso número de restos no consideramos válida esta muestra.

Tipo de NPP	Número
Acari	1
Mandíbula	2
<i>Sporormiella</i>	1
<i>Podospora</i>	2
<i>Sordaria</i>	2
<i>Glomus</i>	2
<i>Coniochaeta</i>	1
HdV-3	1
Estoma	1
TM-382	1
TM-506	1
TM-326A	1

Tabla IV.2.2. 1. Resultados de NPP en Sarobé 4 (Gipuzkoa)

El taxón claramente dominante del registro polínico son las gramíneas (51,5%). Destaca la ausencia de las compuestas (Asteraceae y Cichoriaceae), que contrastan con los valores más elevados de *Plantago* (9,7%) del estudio de Sarobé. Chenopodiaceae (3,8%) y *Urtica* (1,3%) también están presentes (Fig. IV.2.2.7).

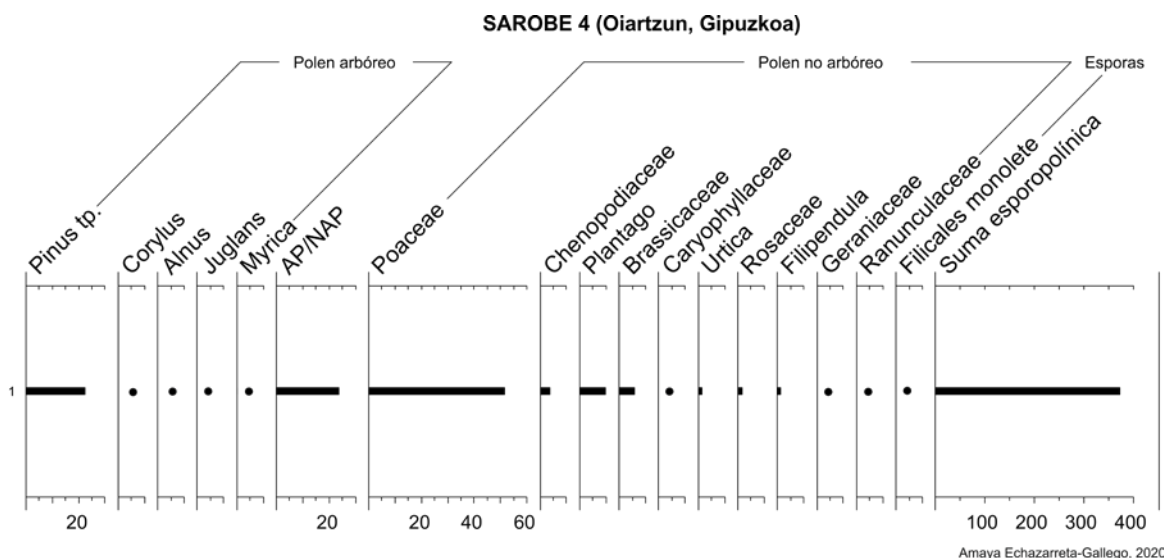


Figura IV.2.2. 7. Diagramas de resultados de Sarobe 4 (Gipuzkoa)

VISIÓN DE CONJUNTO:

En el caso de Sarobe, lo que más llama la atención es la disparidad de los resultados respecto a los porcentajes de los hongos coprófilos estrictos. Por una parte, en el pasto, con una presión dos de pastoreo, tan sólo alcanza el 5,2% de la muestra. Por otra, las huertas, especialmente la de tomates, que no contaban con ninguna presión de pastoreo pero que habían sido abonadas con los excrementos de los mismos animales del baserri, los porcentajes son del 22,8% para la de habas y del 51,6% la de tomates (la más alta de toda la experimentación de análogos modernos), suponiendo que la mitad de la señal de este tipo de microrrestos está compuesta por esos organismos. Tampoco han coincidido con nuestra hipótesis de partida los porcentajes de Sarobe 3 (31,3%), si bien elevados, no destacables al ponerlos en relación con los demás puntos de muestreo. Como ya hemos comentado, no vamos a contar con Sarobe 4 para la visión de conjunto, debido a que su escasez de microfósiles no esporopolínicos podría llevarnos a una mala interpretación de los resultados. Una pista sobre la presencia de ganado, o al menos de animales, viene dada por la presencia del parásito intestinal *Trichuris*, que suponemos que proviene de las vacas que allí pastaban y de las que se tomaron los excrementos para abonar la huerta de Sarobe. En relación a las esporas de hongos descomponedores de madera, son especialmente reseñables en el caso de las huertas, pudiendo asociarse a la presencia de ramitas en descomposición. Ni los NPP relacionados con condiciones de humedad ni el número de esporas son demasiado abundantes en esta zona, algo que nos ha llamado la atención, dadas las características propias del área biogeográfica oceánica. En el espectro polínico, llaman la atención los valores porcentuales de las gramíneas de

las muestras 1, 2 y 4, superiores a las de la muestra recogida en el pasto. Una posible explicación vendría dada por la presencia de estos pólenes en los excrementos de las vacas, que se habrían alimentado de las poáceas de la zona. Sin embargo, la presencia de *Byssotecium circinans* en Sarobe 3 podría dar pistas sobre la presencia de gramíneas de la zona, ya que este hongo puede ser saprobio/parásito débil de estas o de ciertas especies leñosas. Los marcadores de contextos ruderales/actividades pastoriles son superiores en las zonas de mayor presión de pastoreo.

IV.2.2.4.2 Bezkitta

El caserío de Bezkitta se localiza en el valle de Goiburu (Hernani), en las proximidades del Urumea (Fig. IV.2.2.8). El municipio de Hernani presenta una forma alargada y por él transcurren los ríos Urumea y Oria. El corredor de Hernani-Urnieta está formado fundamentalmente por calizas y margas areniscosas alternantes. En cuanto a la vegetación, podemos distinguir plantaciones de coníferas (*Pinus insignis*) en las zonas montañosas, escasos bosques de frondosas dispersos por el territorio y sobre todo, formaciones degradadas de vegetación, pastizales, cultivos y terrenos improductivos o urbanizados (Sáez, 1998a).

A pesar de que ya aparece documentada desde el siglo X, Hernani no consiguió el estatus de villa hasta 1380. En las ordenanzas de la Provincia de Gipuzkoa de 1457, se recoge que la villa de Hernani es una de las 18 que asisten a las Juntas Generales y registrada en el Libro de los Bollones. Su posición estratégica, a caballo entre Francia y España, quedó reflejada en numerosos ataques durante la Guerra de Convención y la Guerra de Independencia, a lo que hay que sumar las consecuencias de las guerras carlistas y la Guerra Civil.

La población del municipio de Hernani ha aumentado considerablemente desde la década de los 60 debido, sobre todo, a la llegada de inmigrantes españoles atraídos por el auge de la industria. Este crecimiento se ha ralentizado, sin embargo, con el cambio de siglo, fijándose en unos 20000 habitantes. Hoy en día, los principales motores económicos de la zona son la industria y las sidrerías (Sáez, 1998a).

En la ribera del río Urumea, se asientan pequeños barrios, entre los que se encuentra Ereñotzu y el caserío de Bezkitta. El paisaje de la zona se caracteriza por la

presencia de falsos plataneros, robles, castaños, fresnos, abetos, abedules, nogales, falsas acacias, gramíneas, tréboles, leguminosas, cultivos de maíz, pimientos y alubias.



Figura IV.2.2. 8. Muestreo en Bezkitta (Ereñotzu, Gipuzkoa)

BEZKITTA 1

A unos 300 metros de distancia del caserío, existe una antigua ferrería, en cuyas inmediaciones no ha habido nunca pastoreo. Por este motivo, recogimos la muestra Bezkitta 1 (presión de pastoreo 0) (Fig. IV.2.2.9).

El total de NPP es de 168. El grupo de los hongos coprófilos es el más numeroso (47%) aunque los coprófilos estrictos son muy escasos (3,6%: *Sordaria* y *Podospora*). Entre los ocasionales (43,5%), destaca la abundancia de *Delitschia* (38,1%). Otros representantes del grupo de coprófilos ocasionales son HdV-205 (1,8%) y TM-4131B (1,8%). Asimismo, los otros dos grupos más relevantes son los indicadores de nutrientes (15,5%, sobre todo HdV-140) y los desconocidos/generalistas (14,3%), entre los que destacan HdV-77A (4,2%), TM-389 (4,2%) y HdV-18 (2,4%). Los valores de *Glomus*, del grupo indicador de erosión, alcanzan el 6,5%. Los valores porcentuales de los taxones asociados a la humedad y a condiciones ambientales más secas son similares

(4,8%). Entre los parásitos, destaca la presencia de *Kretzschmaria deusta* (2,4%) y de *Trichuris* (0,6%).

La importante cubierta arbórea (84,6%) refleja la distribución actual de los principales componentes arbóreos. Los valores de *Juglans* (24%) responden a los árboles existentes en las cercanías de la ferrería. El pino es el elemento mayoritario (41,7%), seguido en importancia por el aliso (9,6%). Robles, avellano, tilo, enebros tienen una presencia más reducida. El estrato herbáceo-arbustivo es bastante homogéneo y siempre inferior al 4%. Los taxones relacionados con actividades pastoriles sólo aparecen a nivel de presencia.

BEZKITTA 2

La segunda muestra se recogió en la huerta del caserío, próxima al arroyo. Esta había sido abonada con el excremento de las propias ovejas. La presión de pastoreo es de grado 0 (Fig. IV.2.2.10).

El número total de restos es de 171. El grupo de hongos coprófilos es el mayoritario, con una representación del 12,3% de los coprófilos estrictos (*Podospora*: 9,9% y *Sordaria*: 2,3%) y 32,7% de los ocasionales (destacando HdV-205 con 25,7%, TM-398 con 4,1% y *Cercophora* con un 3,5%). Destaca la subida porcentual de los indicadores de humedad (25,7%), sobre todo debido a TM-4091 (17,5%) y TM-334 (7,6%). A diferencia de Bezkitta 1, el grupo de hongos descomponedores de madera aumenta considerablemente (18,1%) gracias sobre todo a los valores de la Xylariaceae TM-X2B (9,4%), *Coniochaeta* (2,9%) y *C.xylariispora* (1,2%). En este caso, llama la atención que vuelva a aparecer un resto de *Trichuris*, así como el parásito de plantas *Anthostomella fuegiana*. Los grupos de Animalia y de NPP de ecología generalista/desconocida presentan porcentajes en torno al 4%.

La cercanía al arroyo se manifiesta en los elevados valores del aliso 46,2% y las esporas de helechos (18%), reflejo de la vegetación de ribera. El pino le acompaña en importancia (25%), y ocasionalmente, nogal, abedul y avellano. Asimismo, la cercanía de un maizal se refleja en el estrato herbáceo-arbustivo en el que las gramíneas (7,5%), cariofiláceas (3,8%) y brezos (2,4%) son los taxones más relevantes. Los indicadores ruderales o de actividades pastoriles (Cichoriaceae, Urticaceae, *Plantago*) rondan el 3%.

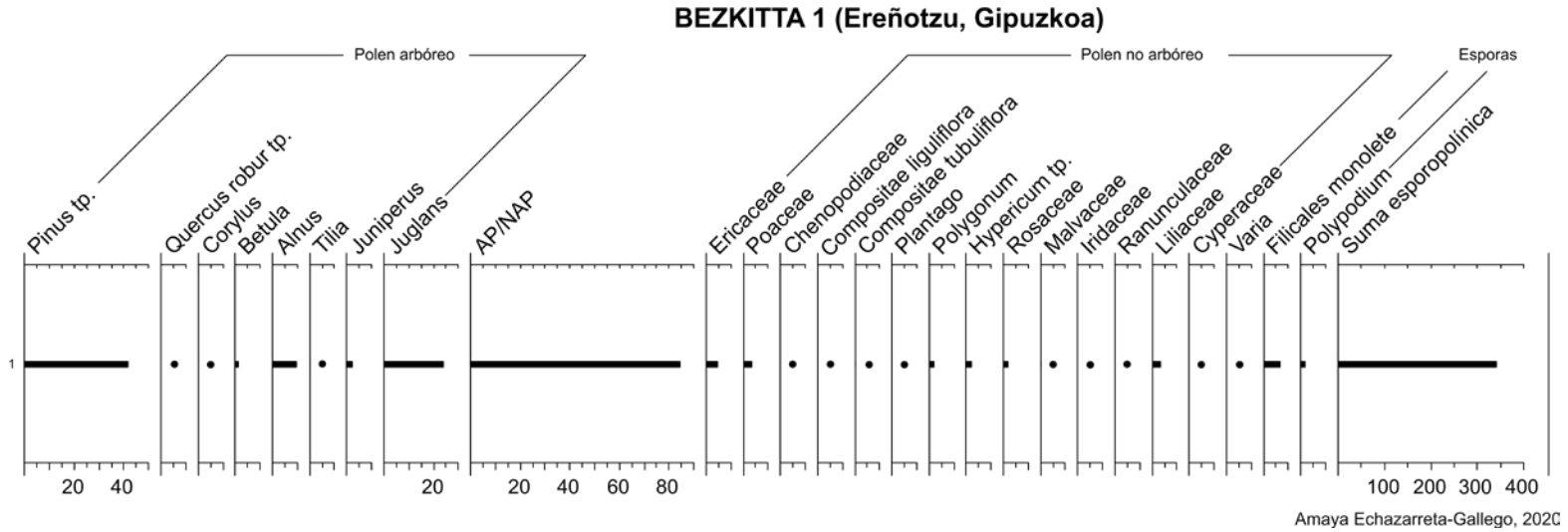
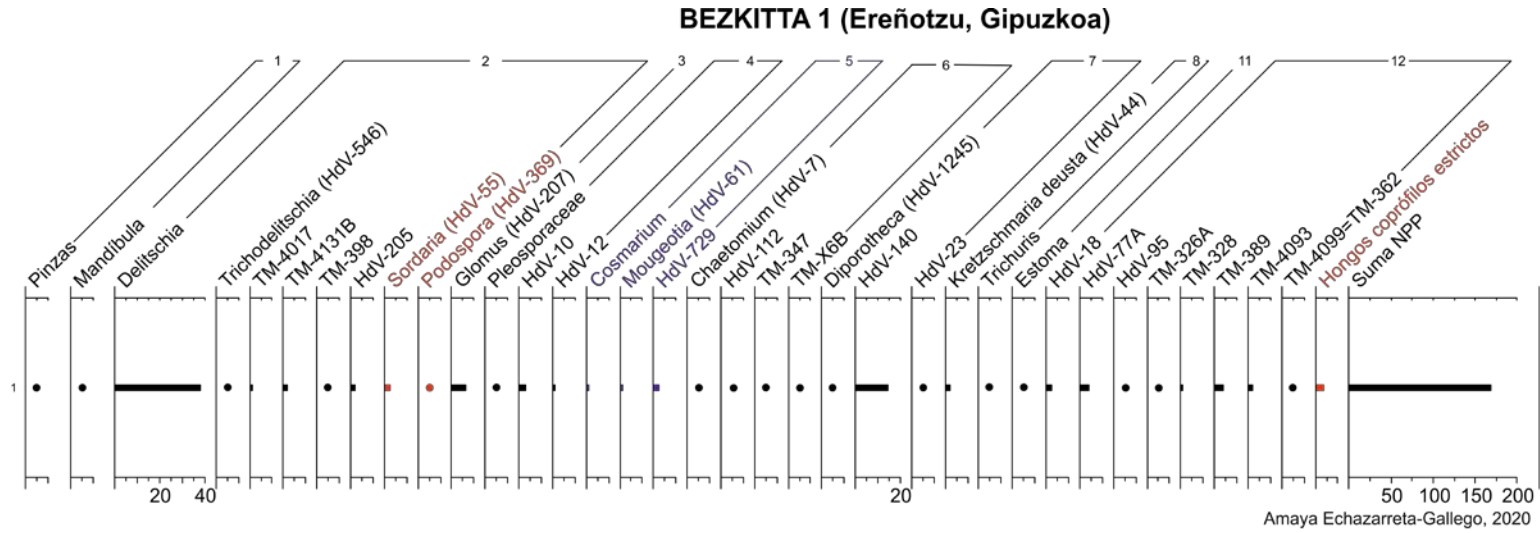


Figura IV.2.2. 9. Diagramas de resultados de Bezkitta 1 (Gipuzkoa)

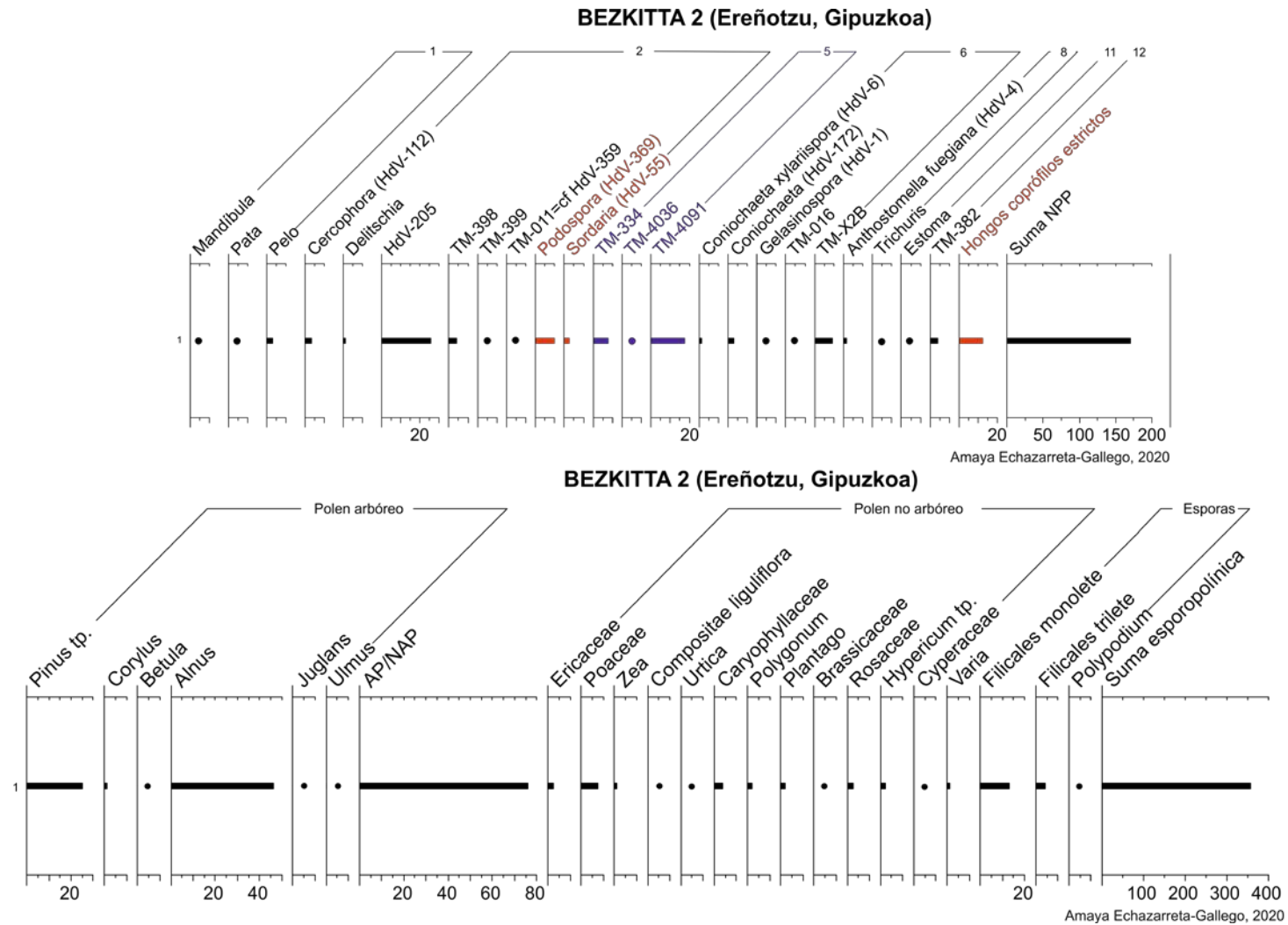


Figura IV.2.2. 10. Diagramas de resultados de Bezkitta 2 (Gipuzkoa)

BEZKITTA 3

La muestra la tomamos en un prado en el que habitan durante todo el año 20 ovejas, alternándose con otro pasto a mayor altura. La presión de pastoreo asignada es de grado 2 (Fig. IV.2.2.11).

Hemos contabilizado un total de 672 microfósiles no esporopolínicos. El grupo de hongos coprófilos no es el mayoritario de este registro. En él, los coprófilos estrictos superan el 11,6% (*Sordaria* -4,9%- , *Podospora* -5,7%- y *Sporormiella* -1%-), mientras que los ocasionales solo alcanzan el 4,2% (HdV-205, 2,4%). El NPP mayoritario de esta secuencia es TM-4036 (46,9%), que eleva los indicadores de humedad a casi la mitad de la muestra (48,1%). El porcentaje de NPP de ecología desconocida/generalista ronda el 18%, sobresaliendo los valores de TM-382 (12,4%). Por otra parte, los descomponedores de madera (8,8%) están principalmente representados por *Coniochaeta* (6,1%) y *Chaetomium* (2,2%). Además, es de destacar la abundancia relativa del parásito de caducifolios *Kretzschmaria deusta* (3,6%) y la presencia de *Trichuris* (0,7%). Asimismo, la presencia de *Glomus* (2,8%) y *Pseudoschizaea* (0,1%) conllevan unos porcentajes del 3% en relación a la erosión. Los representantes del grupo de Animalia suman un total del 2,1%.

En esta ocasión el pino es el taxón arbóreo a destacar (46,4%), seguido del aliso (14,6%). Robles, avellanos, abedules, hayas y nogales tienen una reducida presencia o puntual. El reducido estrato herbáceo-arbustivo es bastante homogéneo, siendo *Plantago* (1,6%) y las chicoriáceas (2,2%) los mejor representados de los indicadores de actividad pastoril y ruderales.

BEZKITTA 4

Esta muestra la recogimos en el mismo prado que Bezkitta 3, en el sitio que sirve de refugio para las ovejas. Presenta un suelo muy pisoteado por el ganado y no tiene vegetación, por lo que el grado de presión de pastoreo es 3 (Fig. IV.2.2.12).

El total de NPP contabilizados es de 125. Es el espectro de Bezkitta con menor diversidad de taxones de NPP. Claramente sobresa el coprófilo ocasional HdV-205 (38,4%) frente al 9,6% perteneciente a *Sordaria* (coprófilo estricto), y en general, sobre todos los microfósiles de la muestra. Los indicadores de humedad se han reducido a la mitad (TM-334 -8,8%- y HdV-729 -2,4%-). Los indicadores de madera en descomposición (6,4%) se encuentran principalmente representados por *Coniochaeta*

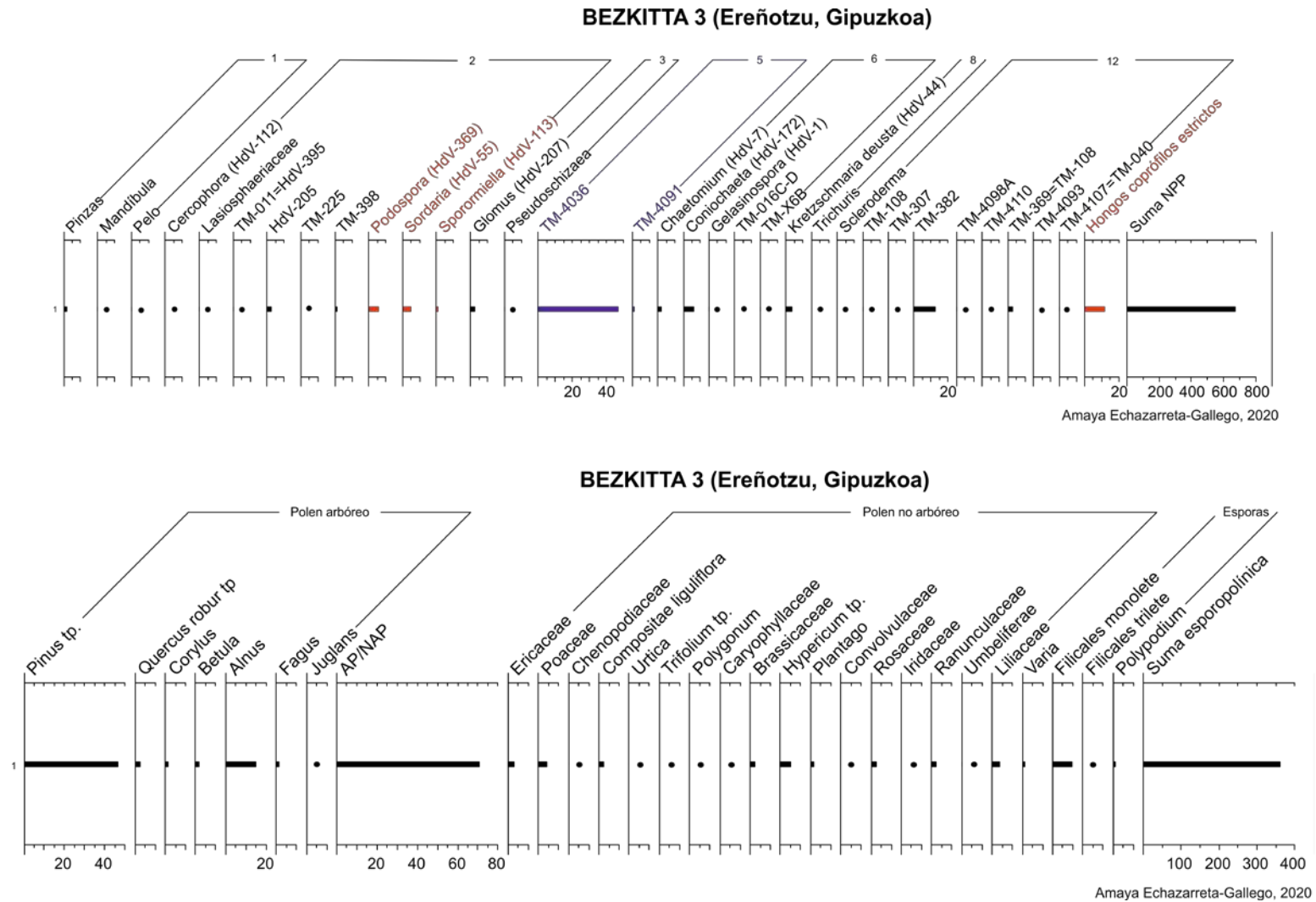


Figura IV.2.2. 11. Diagramas de resultados de Bezkitta 3 (Gipuzkoa)

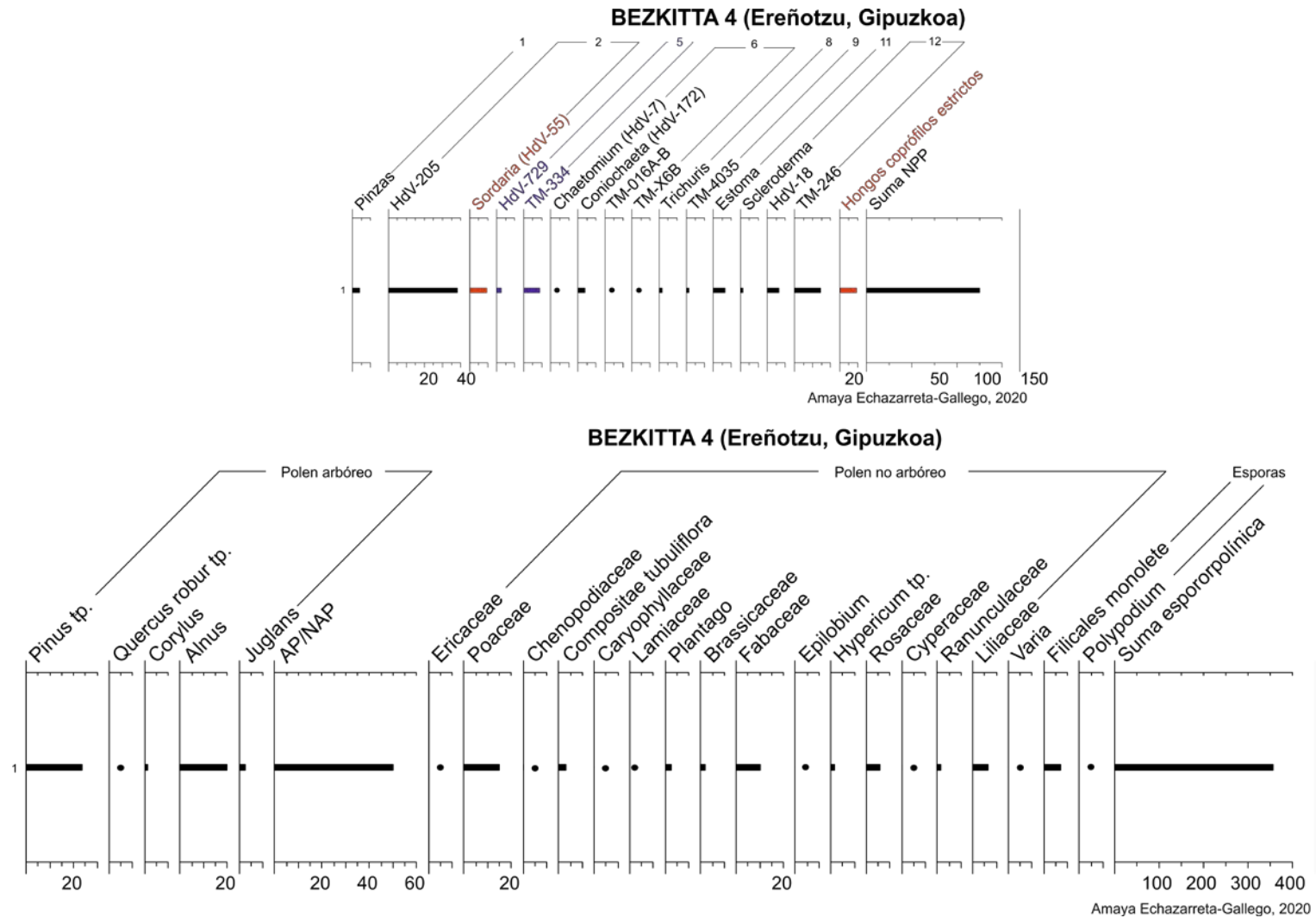


Figura IV.2.2. 12. Diagramas de resultados de Bezkitta 4 (Gipuzkoa)

(4%). Los valores de Animalia vienen determinados por un único tipo, que comprende los restos de pinzas de invertebrados (4%). A diferencia de las muestras anteriores, tenemos 6,4% de estomas. El grupo de NPP desconocidos/generalistas asciende a unos valores del 20,8%, marcados, principalmente por TM-246 (14,4%). Se mantiene la presencia del parásito *Trichuris* (1,6%).

La cubierta arbórea desciende al 50,2%, presentando los pinos (23,7%) un valor ligeramente superior al del aliso. Gramíneas (14,9%), fabáceas (10,3%), rosáceas (5,8%) y liliáceas (6,4%) caracterizan el estrato herbáceo-arbustivo. Asteraceae (3%) y *Plantago* (2,4%) son los mejor representados de los indicadores de pastoreo/ruderal, con porcentajes en torno al 3%, a lo que se le suma el registro de Chenopodiaceae (0,3%).

VISIÓN DE CONJUNTO:

En Bezkitta vuelve a darse un paralelismo con lo ocurrido en Sarobe. Por una parte, la huerta abonada con excrementos de animales, en este caso de ganado ovino, cuenta con un porcentaje relativamente elevado, del 12,3%, sobre todo si lo comparamos con la muestra tomada en el pasto, con unos valores similares (11,6%) y especialmente con la del corral (9,6%), que vuelve a romper nuestra hipótesis inicial de que esta última contaría con los porcentajes más elevados. Por otra parte, la ferrería va más en concordancia con los resultados esperados, con tan sólo el 3,6% de la muestra perteneciente al grupo de coprófilos estrictos. Los indicadores de humedad tanto polínicos (esporas de helechos, umbelíferas, ranunculáceas, liliáceas y ciperáceas, así como la vegetación de ribera) como no esporopolínicos están en concordancia entre ellas, mostrando unas condiciones de humedad destacables. Esto coincide con el paisaje observado en el entorno de Bezkitta. Llama la atención el registro en todas las muestras del parásito intestinal *Trichuris*, especialmente en la primera, puesto que en el entorno de la ferrería, no ha habido pastoreo en las últimas décadas. Su registro podría explicarse por la presencia de animales salvajes o bien de perros. La aparición de *Kretzschmaria deusta* en dos de las muestras se relaciona con la presencia de caducifolios en la zona, especialmente de haya, de la que suele ser huésped. *A.fuegiana*, por su parte, suele hospedarse en ciperáceas, registradas en el análisis polínico de Bezkitta. El registro de descomponedores de madera es lógico en el terreno muestreado, especialmente en la zona de la ferrería, en la que se documentaron ramas y tallos que podrían haber sido el hábitat de estos hongos, ayudados por las condiciones de humedad de la zona. Existen dos paralelismos con el caso de Sarobe a nivel polínico. Por una

parte, los valores más altos de gramíneas pertenecen al establo del ganado, pudiendo explicarse, tal vez, por la presencia de dichos pólenes en las heces de las ovejas o bien, que los mismos animales actuaran como vectores de los mismos.

IV.2.2.4.3 Pagoeta

Pagoeta (Gipuzkoa) es un Parque Natural de una extensión de 1335 ha que ocupa los términos municipales de Aia, Zarautz y Zestoa (Fig. IV.2.2.13). Su nombre deriva del euskera *pago* (haya) y *eta* (abundancia), lo que coincide con el predominio de este tipo de bosque. Estos se acompañan de diversas especies caducifolias, como los robles, y especies herbáceas-arbustivas propias de la región bioclimática. Las plantaciones forestales de pino también tienen bastante relevancia en la zona, especialmente en la margen del río Alzoraras. La zona cuenta con una destacable riqueza faunística: alimoche, lirón gris, halcón peregrino, aberejo europeo, culebrera europea, etc. La litología se basa en la alternancia de calizas arenosas o areniscas calcáreas y margas o lutitas carbonatadas. Dentro de nuestro objetivo de disponer de registros en diferentes contextos del área oceánica, recogimos al pie de la carretera de Pagoeta una muestra de terreno no pastado (presión 0) (Fig. IV.2.2.14).

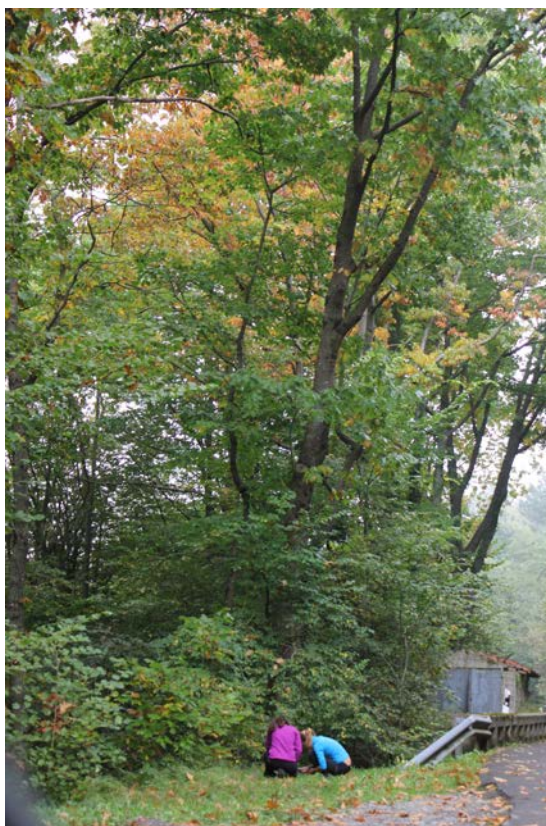


Figura IV.2.2. 13. Muestreo en Pagoeta (Aia, Gipuzkoa)

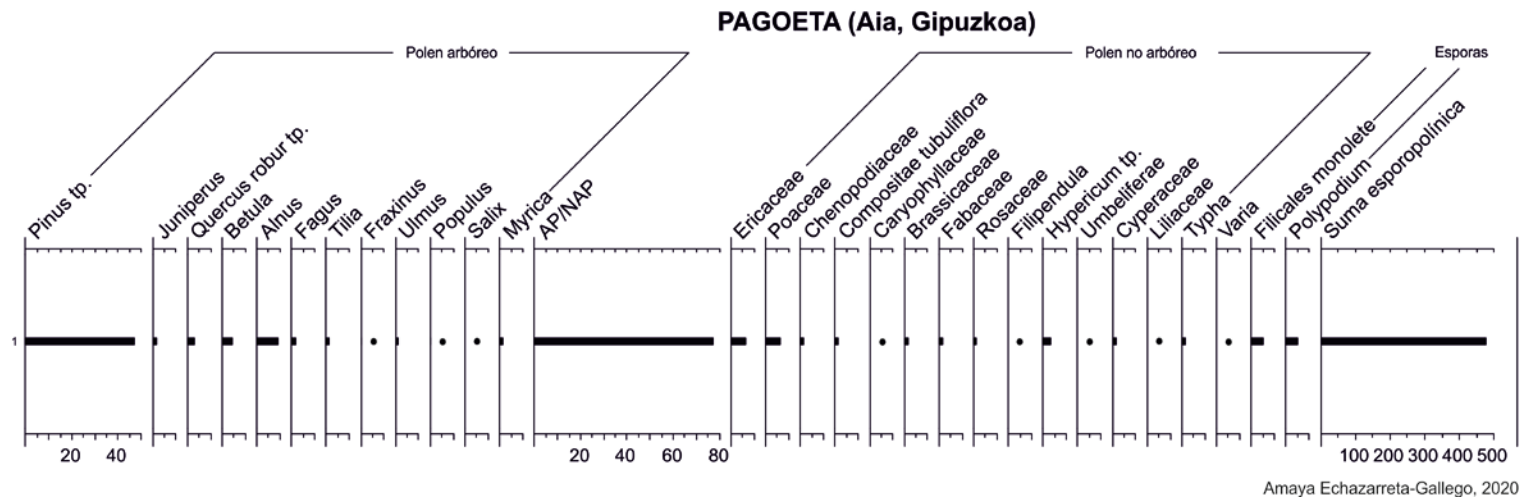
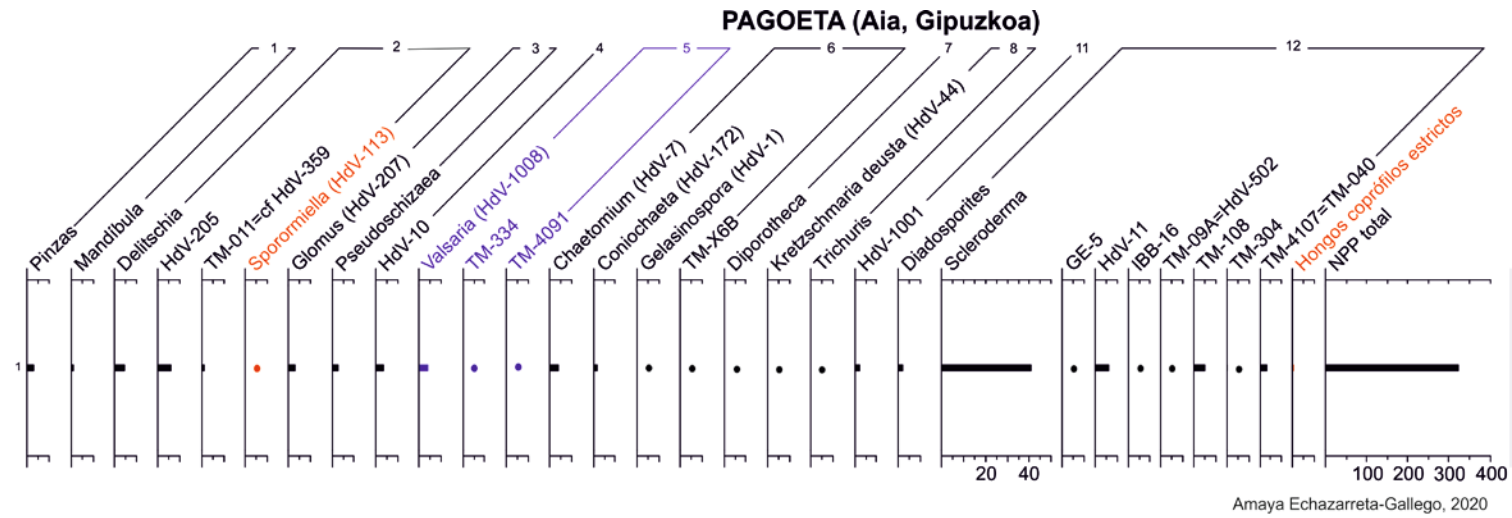


Figura IV.2.2. 14. Diagramas de resultados de Pagoeta (Gipuzkoa)

El número total de microfósiles no esporopolínicos es de 324. Llama la atención que sólo contamos el grupo de los coprófilos estrictos sólo esté representado por, *Sporormiella* con unos reducidos valores porcentuales (0,3%). Los hongos coprófilos ocasionales tienen una representación mayor (11,7%), pertenecientes a HdV-205 (5,9%), *Delitschia* (4,6%) y TM-011=cf. HdV-359 (1,2%). En esta muestra lo que más destaca son los valores del grupo de NPP de ecología desconocida o generalista (59,3%), marcados sobre todo por los valores de *Scleroderma* (40,7%), HdV-11 (5,9%), TM-108 (5,2%) y TM-4107=TM-040 (3,4%). Por otra parte, los descomponedores de madera alcanzan el 6,5%, estando representados entre otros, por *Chaetomium* (3,7%) y *Coniochaeta* (1,5%). Los tipos asociados a humedad alcanzan el 5,6%, fundamentalmente debido al comportamiento de *Valsaria* (4%). HdV-10, englobado en el grupo representante de condiciones secas en el paisaje, muestra unos porcentajes del 3,7%. Los restos de pinzas (2,8%) y de mandíbulas de invertebrados (1,2%) son los representantes del grupo de Animalia. Asimismo, entre los parásitos, ha aparecido un ejemplar *Trichuris* y otro de *Kretzschmaria deusta*.

En Pagoeta el estrato arbóreo es el dominante (77,5%) y se caracteriza por la diversidad de especies registradas, de las cuales el protagonismo indiscutible pertenece al pino (46,8%). Además, son de reseñar otras especies tales como el aliso, abedul, roble, tilo, olmo y enebro. El estrato herbáceo arbustivo se encuentra principalmente representado por poáceas y ericáceas con valores en torno al 6%. Entre los indicadores polínicos relacionados con actividades pastoriles y contextos ruderales, hemos registrado Chenopodiaceae y Asteraceae con valores cercanos al 1%. El porcentaje total de esporas de helechos alcanza el 10,5%.

En comparación con las otras zonas muestreadas, Pagoeta presenta unos valores muy bajos de coprófilos estrictos, lo cual estaría en consonancia con la presión de pastoreo asignada. En relación a la humedad, está ha quedado registrada tanto por las esporas de helechos, umbelíferas, ciperáceas y thypha, a nivel polínico, como por *Valsaria*, TM-334 y TM-4091 por los NPP. La presencia del parásito *Kretzschmaria deusta* la relacionamos con los caducifolios de la zona, mientras que *Trichuris*, al igual que en el caso de la ferrería de Sarobe, debe de estar relacionado con la presencia de animales salvajes en el entorno. Los indicadores de madera presentan unos valores más reducidos que en buena parte de las muestras anteriormente comentadas, lo cual nos ha llamado la atención porque Pagoeta es un contexto favorable para el desarrollo de este

tipo de organismos, puesto que nos encontramos abundantes restos de tallos, ramas y troncos bajo unas condiciones de humedad.

IV.2.2.4.4 Belate

El Valle de Ultzama se extiende por las cuencas prepirenaicas a lo largo de un suave piedemonte. Las cimas más altas apenas superan los 1000 m y el territorio se caracteriza por formas suaves, amplios llanos ondulados, pendientes no muy pronunciadas y acumulaciones de depósitos cuaternarios aluviales. El río principal es el Ultzama, afluente del Arga. El clima es oceánico, con un régimen térmico moderado y abundantes precipitaciones anuales, en torno a los 1500 mm.

Dólmenes como el de Loiketa son muestra de la presencia de humanos en el territorio ya en tiempos prehistóricos. Ultzama aparece registrada en documentos del siglo XI, fijándose sus cargas señoriales en 1211 durante el reinado de Sancho VII el Fuerte. Belate ha sido un importante nudo de comunicación desde tiempos inmemoriales, ya que era el eje de unión entre Pamplona y Baiona y una de las vías del Camino de Santiago.



Figura IV.2.2. 15. Muestreo en Belate (Ultzama, Navarra)

Los habitantes de Ultzama giran en torno a los 1650 y cuentan con una tendencia descendente desde principios del siglo XX. La principal actividad económica de la zona es la ganadería y muestra de ello es la abundancia de prados y bordas para las ovejas

latxas, las vacas frisonas y los caballos. Aún podemos encontrarnos pastos y montes comunales, de extrema utilidad para el mantenimiento del entorno (Sáez, 1999).

La turbera de Belate (Fig. IV.2.2.15), situada en la región de Ultzama (Navarra) es un hábitat que aúna zonas turbosas, prados y suelos secos, de gran valor naturalístico. La importancia medioambiental de este sitio ha llevado a desarrollar diversos proyectos con el fin de hacer frente a las sucesivas alteraciones a las que se ha visto sometida la turbera, especialmente su uso para el pasto del ganado (Life Tremedal Project, 2011). En esta turbera, tomamos un total de cinco muestras:

BELATE 1

Recogimos la muestra en un prado con ausencia de pastoreo (presión 0), en la que la vegetación se componía de gramíneas, llantén, juncales, musgos de turbera, espinos, compuestas y tréboles.

Lamentablemente, la presencia de microfósiles no esporopolínicos en esta muestra ha sido muy escasa, con tan sólo 33 restos. Pese al reducido número, la proporción de coprófilos, tanto estrictos como ocasionales es muy elevada (30,3% y 36,4%, respectivamente). Pero ante esta situación, no nos aventuramos a desarrollar conclusiones sobre este registro. Junto a los coprófilos, aparecen los indicadores de madera en descomposición, *Coniochaeta* y *Chaetomium*.

Tipo de NPP	Número
Mandíbula	4
<i>Apiosordaria</i>	4
TM-4114=HdV-205	7
<i>Cercophora</i>	1
<i>Podospora</i>	8
<i>Sordaria</i>	2
<i>Glomus</i>	1
<i>Coniochaeta</i>	5
<i>Chaetomium</i>	1

Tabla IV.2.2. 2. Tabla de resultados de NPP en Belate 1 (Navarra)

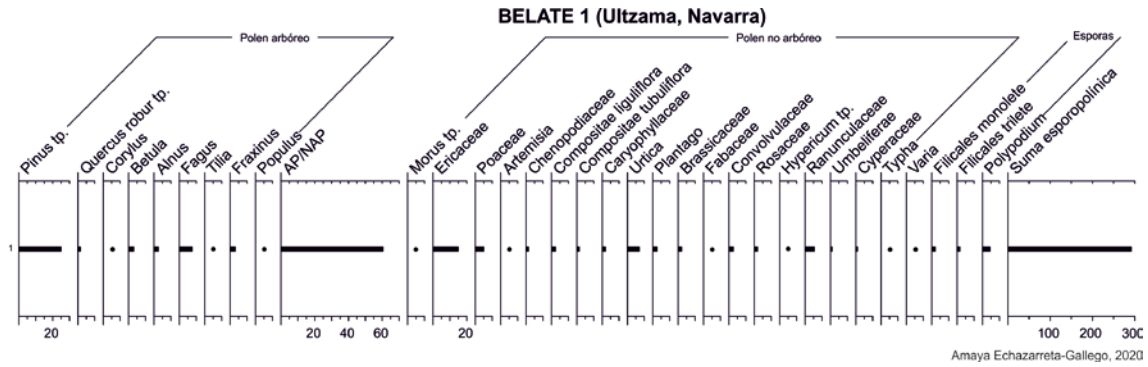


Figura IV.2.2. 16. Diagramas de resultados de Belate 1 (Navarra)

Al contrario que en el caso de los NPP, esta muestra sí que es válida estadísticamente en el recuento esporopolínico (Fig. IV.2.2.16). El espectro dominante es el arbóreo (60,4%), donde el pino es la especie mejor representada (25%), seguida de haya, fresno y abedul. El estrato herbáceo-arbustivo se compone principalmente de ericáceas (15,3%) y poáceas (4,9%). Entre los taxones relacionados con la presencia de pastoreo y contextos ruderales, *Urtica* (7,1%) y compuestas (4,1%), superan a *Plantago* (2,6%) y los quenopodios (1,5%).

BELATE 2

La presión de pastoreo 1 corresponde a esta muestra, recogida en un bosque con una baja presencia de pastoreo. Este bosque, compuesto de fresnedas, hayedos y arbustos de bajo porte, presenta un elevado nivel de humedad (Fig. IV.2.2.17).

El total de NPP recuperados es de 286. El porcentaje de hongos coprófilos es del 39,5% en el caso de los estrictos y del 12,2% los ocasionales. Entre los primeros, hemos registrado los tres taxones propios de este grupo: *Sordaria* (18,9%), *Podospora* (17,5%) y *Sporormiella* (3,1%). En relación a los coprófilos ocasionales, destacan los valores de *Delitschia* (5,2%) y HdV-205 (4,9%). Son de subrayar los porcentajes del grupo de NPP de ecología desconocida/generalista (23,1%), compuestos principalmente por TM-036B (6,3%), TM-009A (5,9%) y TM-506 (4,2%). Asimismo, son reseñables los valores del parásito de especies caducifolias *Kretzschmaria deusta*, principal representante del grupo de parásitos (14,3%). Los valores de los indicadores de humedad (3,8% de TM-334 y 0,3% de *Zygnema*) y de descomponedores de madera (*Coniochaeta*) ascienden al 4,2%.

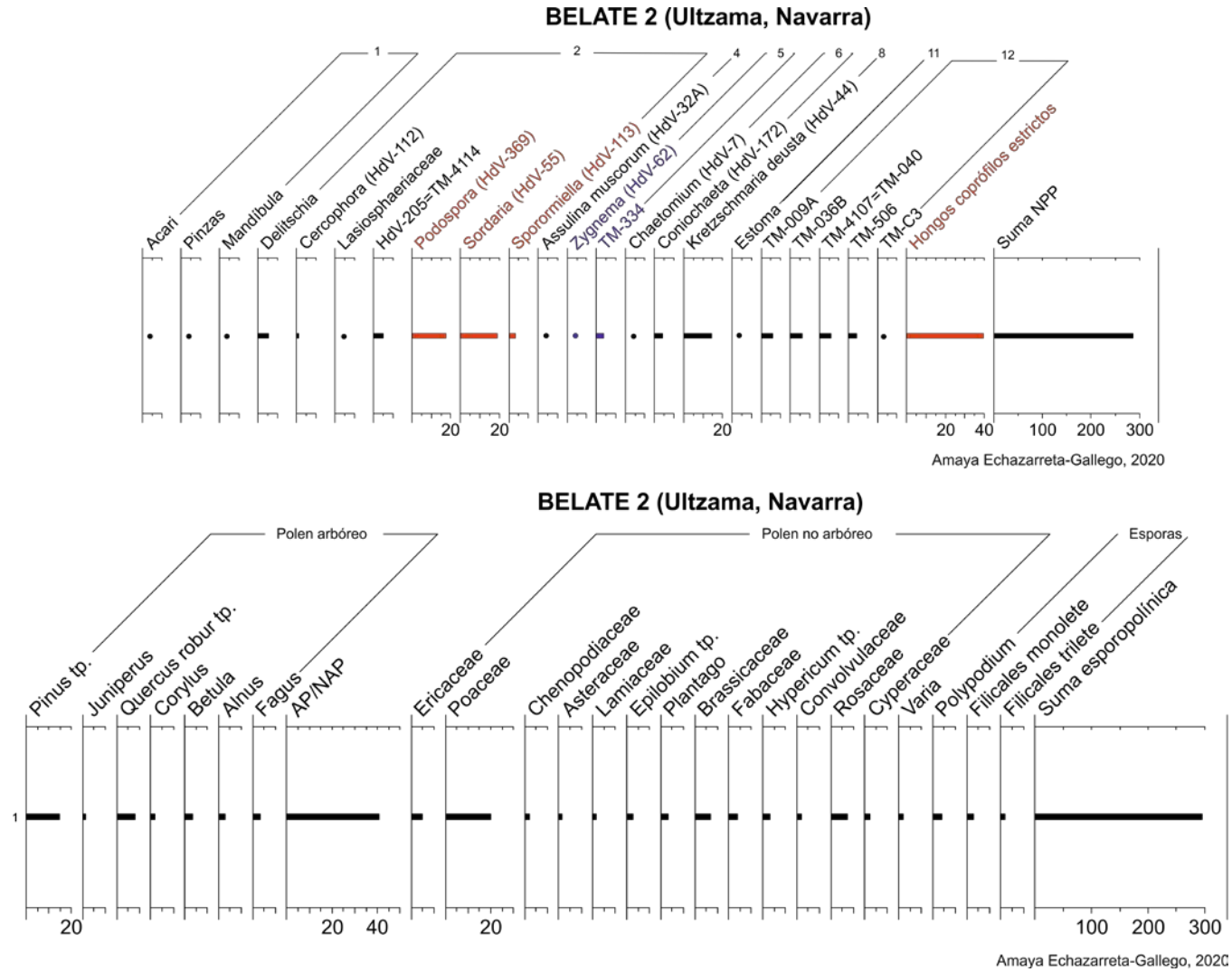


Figura IV.2.2. 17. Diagramas de resultados de Belate 2 (Navarra)

En relación al registro polínico, el estrato arbóreo es menor (40,9%), así como su diversidad. El pino sigue siendo un taxón destacable (14,9%), aunque, a diferencia de la muestra anterior, varía la representación de algunos taxones, como sucede en el caso de *Quercus robur* tp. que asciende al 8,2%. En el estrato herbáceo-arbustivo, también hay cambios en las proporciones de los taxones, como el claro ascenso de las gramíneas (20,1%), crucíferas y rosáceas o el descenso de ericáceas. Entre los taxones relacionados con el pasto y los contextos ruderales, podríamos reseñar el ligero incremento de *Plantago* (3,3%) y quenopodios (2,2%), junto al descenso de compuestas (1,5%). El porcentaje de esporas ronda el 9% de la suma esporopolínica total.

BELATE 3

En Belate 3, la presión ganadera corresponde a un grado 2, como lo atestigua la intensidad de pisoteo del terreno, el elevado número de excrementos y la existencia de abrevaderos en zonas cercanas. Entre las especies herbáceas-arbustivas de esta zona, destacan las juncáceas, esfagnos y gramíneas (Fig. IV.2.2.18).

El número total de microfósiles no esporopolínicos es de 179. El porcentaje de hongos coprófilos estrictos es del 39,1%, de los cuales el 16,8% pertenece a *Sordaria* y *Podospora* y el 5,6% a *Sporormiella*. Por su parte, los hongos coprófilos ocasionales rondan el 17,9%, destacando HdV-205 (11,7%) y *Apiosordaria* (3,4%). Le siguen en importancia, las esporas de hongos asociadas a la descomposición de la madera (18%), (*Coniochaeta* -13,4%- y a *Neurospora crassa* -4,5%-). El grupo de NPP desconocidos/generalistas se reduce considerablemente respecto a las muestras anteriores (6,1%). El registro se complementa con el registro de indicadores de condiciones secas, marcados por el registro de HdV-201 (5,6%), la presencia del parásito *Kretzschmaria deusta* (3,9%) y *Glomus* como indicador de erosión (3,4%). Los indicadores de humedad sólo cuentan con un tipo, TM-4024.

En relación al espectro polínico, no existe un gran cambio con respecto a las muestras anteriores en su composición, aunque, evidentemente hay pequeñas diferencias en sus valores porcentuales. El espectro arbóreo (51,1%) está conformado principalmente por pino (19,3%), haya (6%), olmo (4,7%), roble (3,9%), aliso (3%), avellano (3%), fresno (2,6%) y abedul (2,1%). El estrato herbáceo-arbustivo se caracteriza por una notable diversidad de especies, destacando las ericáceas (6,4%), poáceas (4,3%) y convolvuláceas (6%). Entre los IPA, hemos de reseñar las compuestas

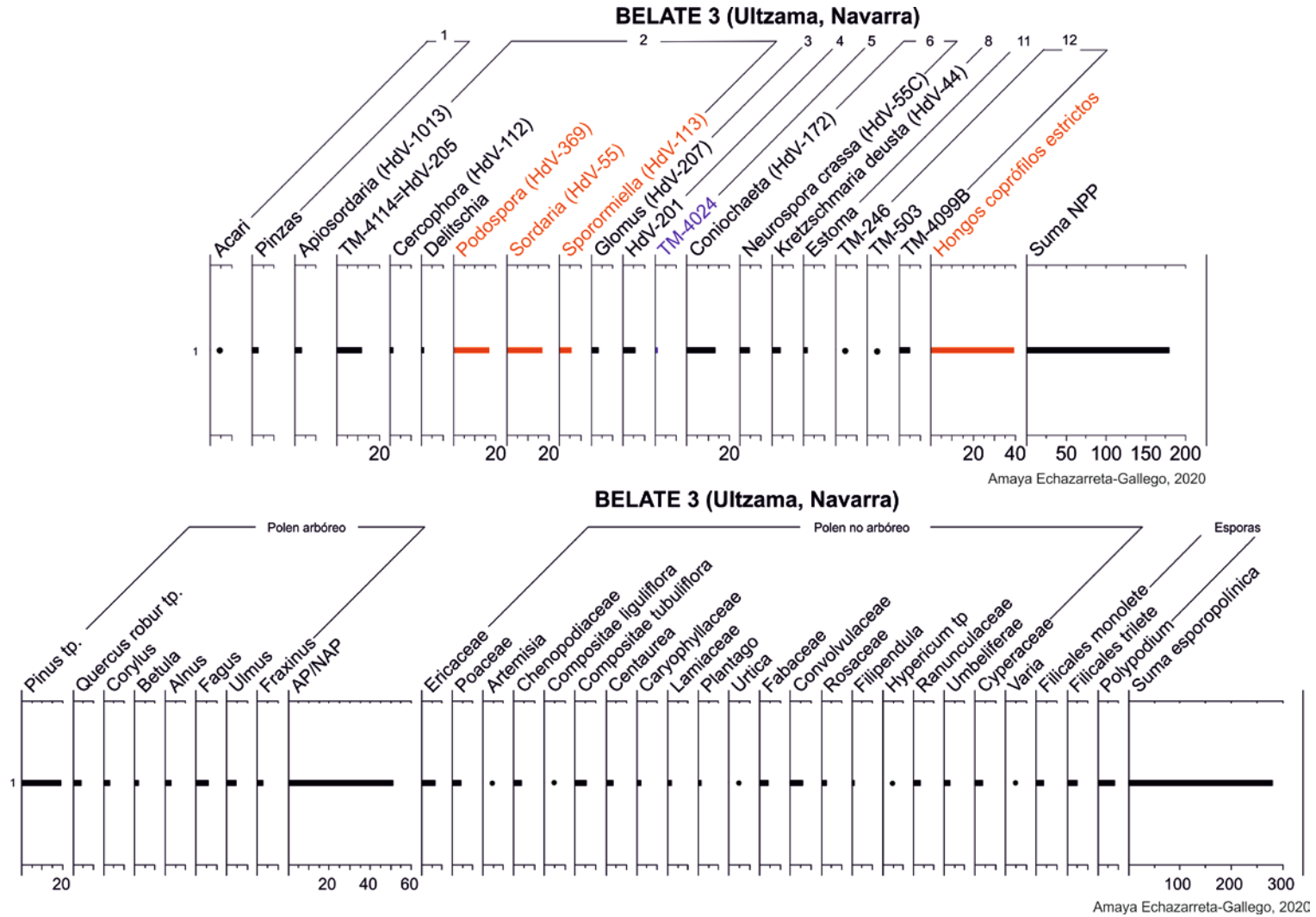


Figura IV.2.2. 18. Diagramas de resultados de Belate 3 (Navarra)

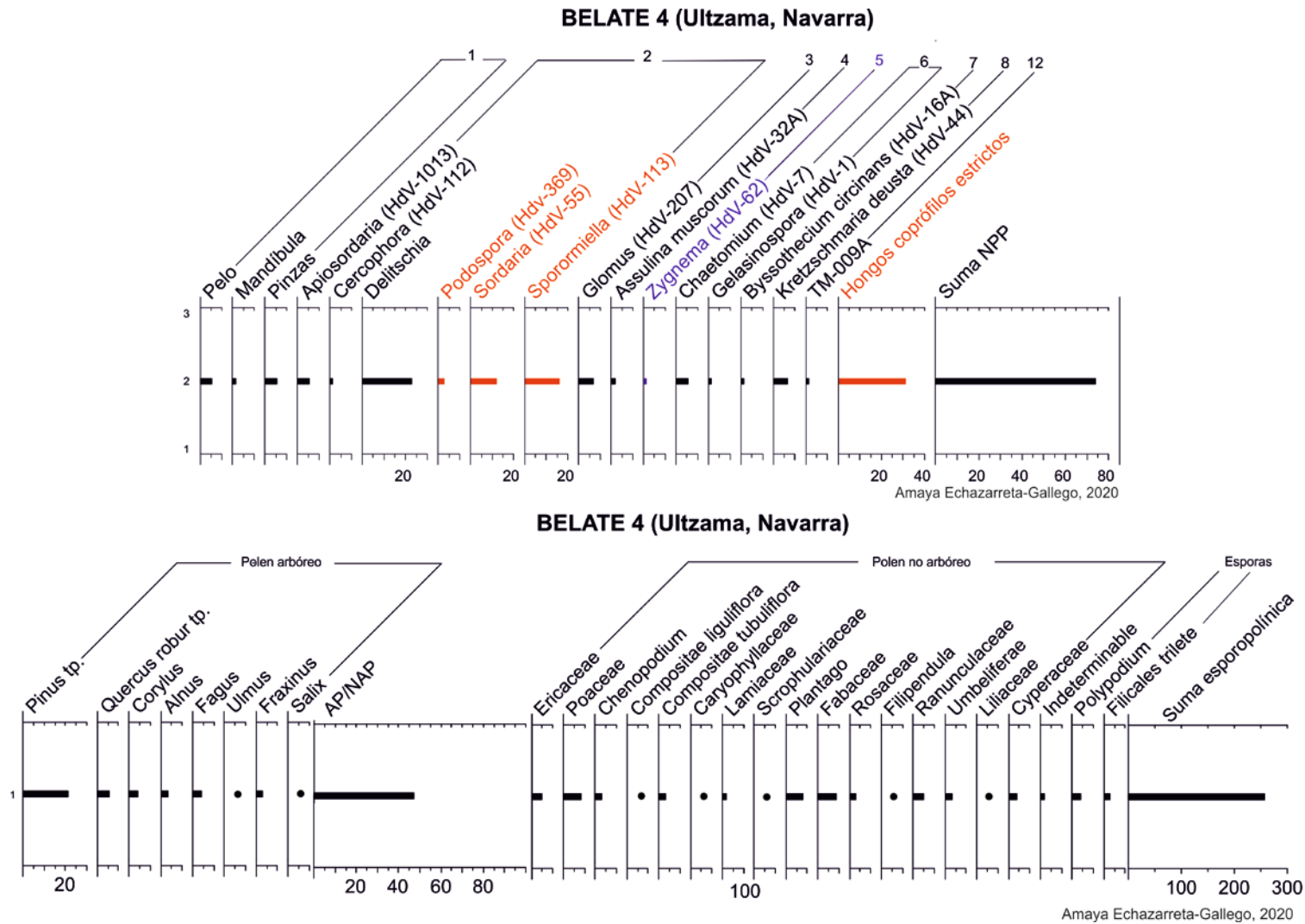


Figura IV.2.2. 19. Diagramas de resultados de Belate 4 (Navarra)

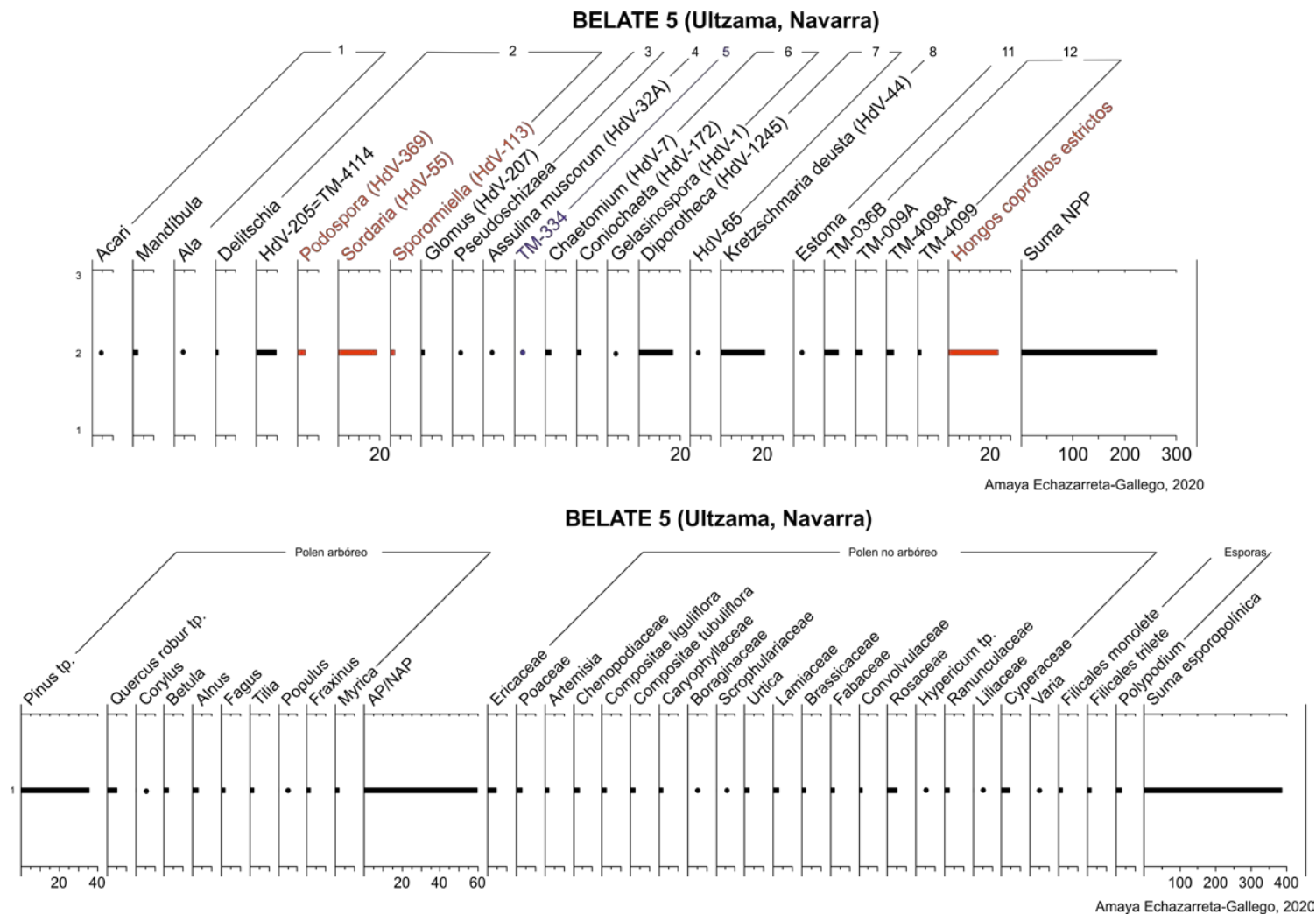


Figura IV.2.2. 20. Diagramas de resultados de Belate 5 (Navarra)

(6,5%), los quenopodios (3,9%), el *Plantago* (1,3%), y la presencia puntual de *Urtica* y *Artemisia*.

BELATE 4

Al igual que la muestra precedente, la presión de pastoreo (vacuno, principalmente) es de grado 2. Ortigas, gramíneas silvestres y leguminosas destacan en este prado, en el que en su entorno podemos encontrarnos fresnos, arces, alerces (Fig. IV.2.2.19).

En total, identificamos 74 NPP, por lo que no la consideramos estadísticamente válida aunque puede servir de referencia. El principal grupo son los hongos coprófilos (31%), tanto estrictos (*Sporormiella* - 16,2%- , *Sordaria* -12,2%- y *Podospora* -2,7%-) como ocasionales (fundamentalmente *Delitschia* -23%- y *Apiosordaria* -5,4%-). Resulta curiosa la representación de restos de Animalia en esta muestra (12,2%), pelos (5,4%), mandíbulas (1,4%) y pinzas (5,4%). Los porcentajes de *Glomus*, indicador de erosión, rondan el 7%. *Kretzschmaria deusta* es el único parásito registrado en esta muestra (6,8%). Al contrario de la tendencia habitual, el grupo de NPP desconocidos/generalistas es considerablemente reducido (1,4%) con un único taxón como representante, TM-009A.

No hay variaciones en relación a la composición del estrato arbóreo (47,3%), que sigue estando dominado por el pino (21,3%), acompañado de taxones caducifolios. En relación al estrato herbáceo-arbustivo, gramíneas (8,4%) y fabáceas (8,8%) comparten protagonismo con las ericáceas (5%) y el *Plantago* (7,9%), este último asociado a contextos ruderales. El resto de taxones asociados a taxones ruderales se reduce a compuestas (3,5%) y quenopodios (2,9%).

BELATE 5

La diferencia de esta muestra con respecto a las anteriores se encuentra en su ubicación, dentro de una zona boscosa, atravesada por uno de los caminos principales (presión de grado 2) (Fig. IV.2.2.20).

El número total de NPP es de 262. Dentro de las muestras pertenecientes a zonas con presión de pastoreo de grado 2, obtenemos el menor valor de los hongos coprófilos estrictos (24%), mientras que los ocasionales rondan un 11,8%. Entre los primeros, se encuentran representados *Sordaria* (18,3%), *Podospora* (3,8%) y *Sporormiella* (1,9%). Entre los segundos, destacan los valores de HdV-205 (9,5%). En este espectro resultan

mucho más llamativos los porcentajes del parásito *Kretzschmaria deusta* (21%), los mayores de todo este estudio. El indicador de nutrientes *Diporothea* cuenta con unos valores del 16,4%. El grupo de NPP de ecología generalista/desconocida alcanza un 14,9%, destacando TM-036B (6,5%). En cuanto a los restos de invertebrados, suponen el 3% del registro. A pesar de que tanto los indicadores de humedad (0,8%) como de condiciones secas (0,4%) apenas están representados en esta muestra, nos gustaría destacar el registro de un ejemplar de *Assulina muscolum*, considerado indicador de condiciones relativamente secas en contextos de musgos (Barthelmes et al., 2006; van Geel et al., 1989).

El estrato arbóreo (59,2%) vuelve a estar dominado por el pino (35,5%), que presenta los valores más elevados de todas las muestras de Belate. Al igual que en las muestras anteriores, se acompaña de los mismos taxones caducifolios (roble (5,1%), aliso (3,1%), haya (2%) y fresno (2%), así como de abedules (2,5%). En el estrato herbáceo-arbustivo, hemos de señalar las rosáceas (4,8%), ericáceas (4,2%), ciperáceas (4,2%), gramíneas (3,4%) y lamiáceas (2,8%). No hay variaciones respecto a los taxones asociados a contextos pastoriles y/o ruderales, hemos identificado quenopodios, compuestas, ortigas, llantén y artemisia. Las esporas alcanzan un 7,6%.

VISIÓN DE CONJUNTO:

Como podemos observar el porcentaje de hongos coprófilos estrictos de cada una de las muestras se mantiene bastante estable, con porcentajes superiores al 30%, independientemente de la presión de pastoreo asignada a cada uno de los puntos de muestreo (1 y 2). Curiosamente, en la muestra 5 (presión de pastoreo 2), los porcentajes son los más bajos del conjunto (24%). La dinámica de los taxones polínicos relacionados con estas actividades ganaderas presenta una diversidad interesante pero no alcanza valores porcentuales reseñables. La importancia de *Kretzschmaria deusta*, se relaciona con la abundancia de árboles caducifolios, susceptibles de ser atacados por este parásito. Este hecho se hace más evidente en la última muestra, en la que son más frecuentes y coinciden con la presencia de un bosque. En esta, destacan los valores de *Diporothea rizhopilia*, conocido por ser un hongo patógeno que se localiza en la superficie de las raíces de las plantas y se ha solido relacionar con condiciones ricas en nutrientes/antropizadas. Otros autores ponen en relación este taxón con fenómenos de erosión o incluso con zonas húmedas muy pisoteadas por el ganado (Cugny, 2010; Hillbrand et al., 2012). La espora de hongo de *Neurospora crassa* (Belate 3) suele

relacionarse con incendios o la presencia de fuegos (Chambers et al., 2010; Cook et al., 2011; van Geel, 2001). Los valores de los indicadores no esporopolínicos de condiciones húmedas son bastante escasos, algo que choca con el registro polínico, en el que contamos con esporas de helechos, ciperáceas, liliáceas, ranunculáceas y umbelíferas.

IV.2.2.4.5 Ongi etorri

Etxarri-Larraun es un municipio situado en la Merindad de Pamplona, en la comarca de Norte de Aralar (Fig. IV.2.2.21). El medio físico es realmente diverso y en él se distinguen los montes de la divisoria cantábrico-mediterránea, la depresión de Lekunberri y la Sierra de Aralar. Climáticamente, nos encontramos en una comarca de clima oceánico, con un régimen térmico moderado y abundantes precipitaciones. Las principales extensiones boscosas son los hayedos calcícolas de Aralar y los montes del norte. El sustrato rocoso y lo intrincado del relieve ha dado lugar a una gran diversidad en la flora: majuelos, rosales, tejos, arces, argomales y espinares. En zonas mucho más reducidas, es posible encontrarnos con robledales atlánticos y bosques mixtos de frondosas.



Figura IV.2.2. 21. Muestreo en Ongi Etorri (Navarra)

En el amplio territorio, podemos encontrarnos numerosos monumentos megalíticos de la Prehistoria. Además, el valle de Larráun se cita en varios textos del

siglo XI procedentes de la catedral de Pamplona. A lo largo de la Historia, destaca el papel que tuvo Lekunberri como zona de paso del Camino Real y cobro de mercancías y peaje desde el siglo XVIII.

Demográficamente, la población cuenta con una tendencia descendente, fruto del éxodo rural y el envejecimiento de la población. La población activa se encuentra bastante bien repartida en los tres sectores y hemos de reseñar la importancia que han cobrado las actividades pecuarias, especialmente el vacuno, en los últimos años (Sáez, 1999).

En esta área tomamos tres muestras:

ONGI ETORRI 1

Con la finalidad de disponer de un registro correspondiente a un contexto ruderal, recogimos esta muestra en un lado del camino que discurre entre hayas y robles. En este sitio, no ha habido pastoreo en los últimos años (presión 0). El lugar seleccionado se encuentra a 7 km del caserío Ongi Etorri (Fig. IV.2.2.22).

El número total de NPP identificados es de 129. Esta es la muestra de Ongi Etorri en la que los restos de coprófilos (ocasionales -TM-247, 1,6% - y estrictos - *Sordaria*, 0,8%-) presentan sus valores más reducidos. El dato que más llama la atención de este diagrama son los elevados valores de *Diporotheca rizophilia* (41,1%), que casi alcanzan la mitad de la muestra. Entre los indicadores de humedad, destaca TM-4036 (10,1%). Una representación similar tienen los restos de Animalia: pelos (1,6%), mandíbulas (0,8%) y pinzas (7,8%). A diferencia de las otras dos muestras de Ongi Etorri, en este registro tenemos un 17,8% de estomas (único tipo del grupo de restos de vegetación). El grupo de NPP de ecología generalista/desconocida supone el 9,3% de la muestra, destacando TM-09A (3,1%) y TM-304 (2,3%). *Glomus*, único indicador relacionado con la erosión, alcanza unos valores del 7,8%.

El estrato arbóreo es claramente predominante (77,2%), marcado fundamentalmente por los valores de pino (40,1%), seguido del haya (10,6%), robles (7%), alisos y avellanos. El estrato herbáceo-arbustivo se conforma fundamentalmente por ericáceas (11,6%) y poáceas (4,6%). El resto de taxones presentan unos valores en torno al 1%. En relación a los indicadores de contextos ruderales/pastoriles, sólo hemos hallado la presencia puntual de quenopodios y compuestas. Las esporas de helechos tan sólo alcanzan el 1,7% del total.

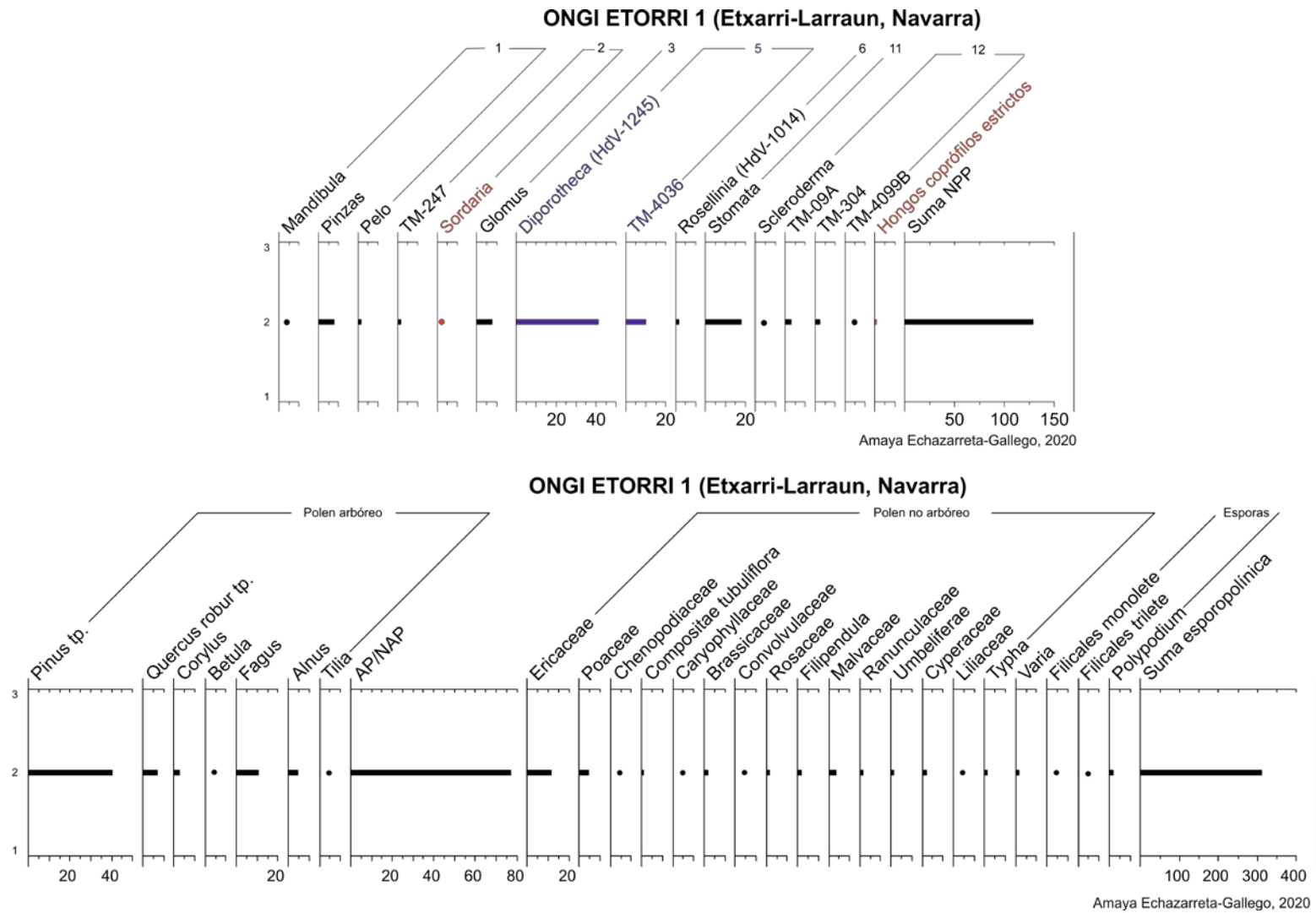


Figura IV.2.2. 22. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 1 (Navarra)

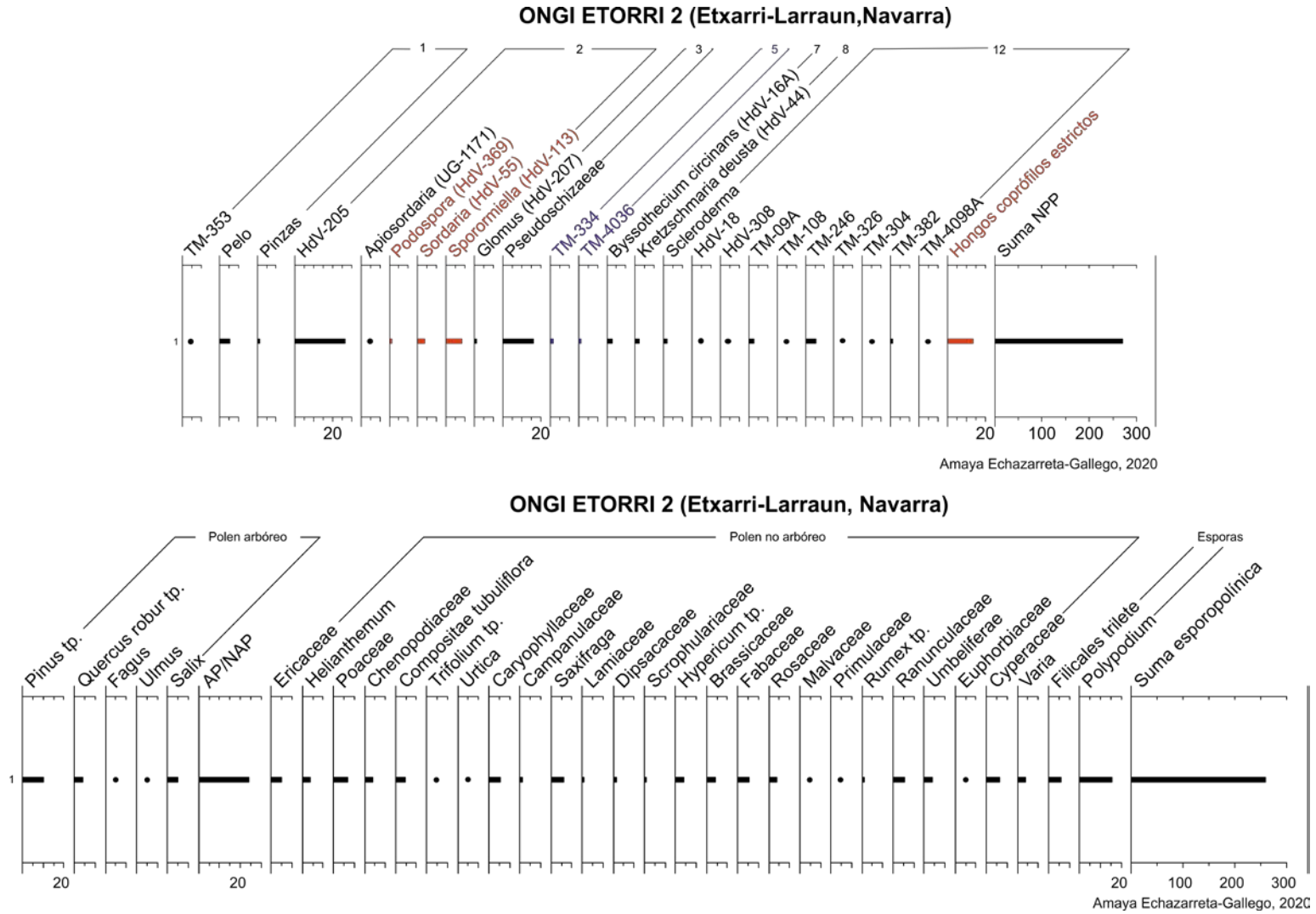


Figura IV.2.2. 23. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 2 (Navarra)

ONGI ETORRI 2

Ongi Etorri 2 fue tomada en el prado de Ibisti, (a unos 700 m de altitud) donde pastan unas 150 ovejas, pendientes de parir o desvezar en las épocas de invierno (en la borda guardan la paja y alimentan a las ovejas con ella) o en verano, cuando hace mucho calor o hay sequía (aprovechan la presencia de un río cercano). Teniendo en cuenta el carácter discontinuo de su uso, establecimos un nivel 1 de presión de pastoreo (Fig. IV.2.2.23).

En total, hemos identificado 271 NPP. Los hongos coprófilos estrictos suponen un 15,7% (*Sporormiella* supone el 8,5%, *Sordaria* el 3,7% y *Podospora* el 1,5%). Los hongos coprófilos ocasionales (31,4%) están representados fundamentalmente por las abundancias de HdV-205 (26,6%). Es característico de este espectro la aparición del alga *Pseudoschizaea* (18,6%), que junto a *Glomus* (1,1%), supone casi un 20% de indicadores de erosión. En el grupo de NPP desconocidos/generalistas (26,9%) sobresale el tipo TM-246 (5,5%). Los restos de Animalia representan el 7% de la muestra, destacando los restos de pelo (5,2%). Por otra parte, en porcentajes más modestos señalaremos la presencia del indicador de nutrientes *Byssothecium circinans* (3%), el parásito *Kretzschmaria deusta* (2,2%) y los indicadores de humedad (2,6%).

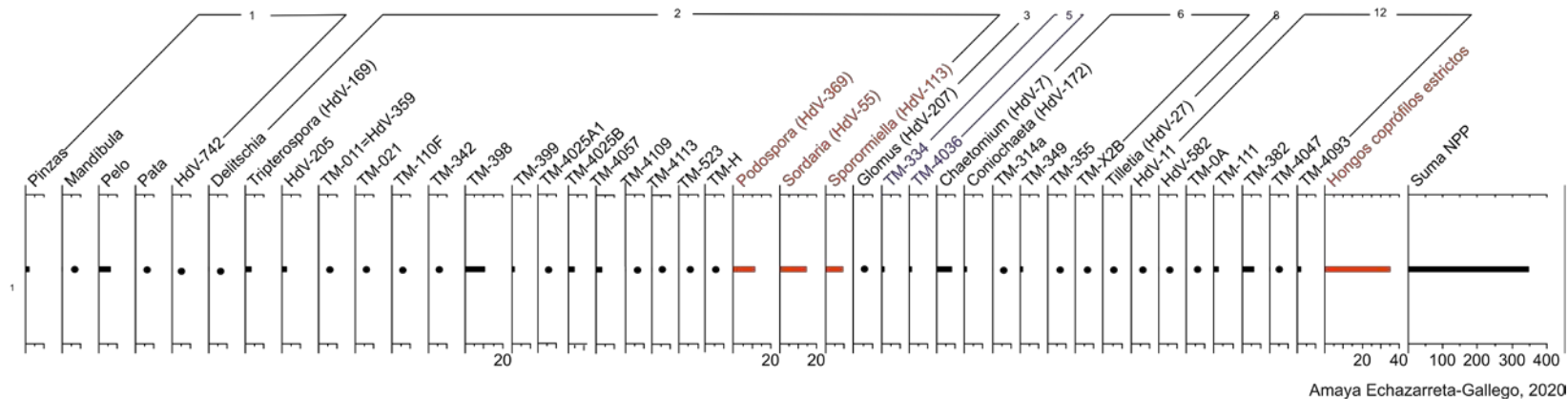
A diferencia del punto de muestreo anterior, el estrato arbóreo (24%) no es el dominante, aunque continúa la preponderancia del pino, seguido del roble y sauce. En el estrato herbáceo-arbustivo, de notable diversidad, son de señalar las gramíneas (6,9%), saxifraga (5,9%), cariofiláceas (5,4%), fabáceas (5,4%), ranunculáceas (5,4%), ericáceas (4,9%), crucíferas (4,4%) y rosáceas (3,9%). Como taxones ligados a las actividades pastoriles y/o contextos ruderales hemos identificado compuestas (4,9%), quenopodios (3,9%) y *Rumex* (1%). En contraste con Ongi Etorri 1, aquí las esporas de helechos alcanzan el 21,1% de la suma esporopolínica.

ONGI ETORRI 3

El lugar de muestreo es un prado donde pastan 300 ovejas diariamente, alcanzando, por tanto, el grado 3 de presión de pastoreo. La vegetación herbácea se caracteriza por la presencia de gramíneas, ortigas y cardos (Fig. IV.2.2.24).

Esta es la muestra más rica de Etxarri-Larraún, habiendo contabilizado 348 restos de NPP. Los hongos coprófilos tanto estrictos (35,1%) como ocasionales (26,7%)

ONGI ETORRI 3 (Etxarri-Larraun, Navarra)



ONGI ETORRI 3 (Etxarri-Larraun, Navarra)

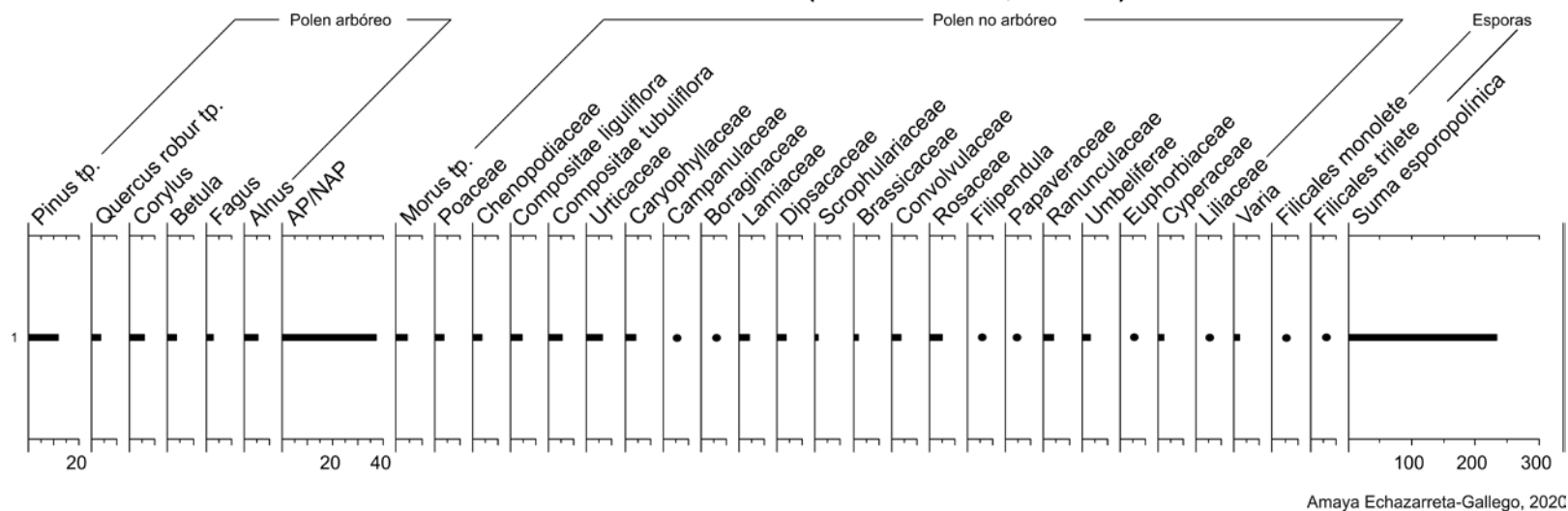


Figura IV.2.2. 24. Diagramas de resultados de Ongi Etorri 3 (Navarra)

son claramente predominantes. Entre los primeros, tenemos a los tres representantes del grupo (*Sordaria* -14,4%-, *Podospora* -11,5%- y *Sporormiella* -9,2%-). Lo más reseñable de los hongos coprófilos ocasionales en esta muestra es su elevada diversidad, siendo los mejor representados TM-398 (10,1%), TM-4057 y HdV-169 (3,2%, respectivamente). Por otra parte, también destacan los descomponedores de madera (11,8%), en especial *Chaetomium* (7,8%). En el grupo de NPP de ecología generalista/desconocida (12,9%), sobresale TM-382 (6,6%). El grupo de Animalia, conformado principalmente por restos de pelos (6,6%), supone el 9,8% de la muestra.

El estrato arbóreo es algo superior al de Ongi Etorri 2 (37,2%) estando dominado por el pino (11,7%), seguido de los alisos y avellanos. En relación al estrato herbáceo-arbustivo, hay dos aspectos a mencionar. El primero de ellos es la notable diversidad de especies identificadas y en segundo lugar, el dominio de Urticaceae (6,1%) rompiendo con la tendencia anterior. Aparte, hemos de destacar las compuestas (9,5%) y los quenopodios (3,9%) como otros taxones de contextos ruderales/pastoriles. Otros elementos preponderantes en el estrato herbáceo-arbustivo son las poáceas (3,9%), cariofiláceas (4,3%) y rosáceas (5,2%). Llama la atención el reducido porcentaje de las esporas de helechos, estando ubicado en las cercanías de un río (1,7%).

VISIÓN DE CONJUNTO

En los registros de Etxarri-Larraún coinciden las dinámicas de los hongos coprófilos con las presiones de pastoreo, es decir, hay un incremento de los hongos coprófilos en función de la presión de pastoreo. Los valores de estomas en Ongi Etorri 1 pueden relacionarse con la hojarasca en descomposición que había en la superficie del sitio en el que tomamos la muestra. La abundancia de *Glomus*, en la segunda de las muestras, no va en concordancia con el grado de erosión del terreno, prácticamente inexistente. Es por ello que nos gustaría volver a nuestra hipótesis expuesta en la experimentación de análogos modernos de dicha micorriza, en la que poníamos en relación *Glomus* con la presencia de raíces del estrato herbáceo-arbustivo y no con procesos de erosión del sedimento. Los valores superiores de restos de Animalia en Ongi Etorri 3 podría deberse a la presencia de ganado en la zona. Al igual que en Sarobe 3, *Byssoshtecium circinans* vuelve a registrarse en una zona de pasto, lo que nos lleva a pensar que podría estar hospedándose en las gramíneas de la zona. En este caso, el registro de *Diporotheca rizhophilia* no podemos relacionarlo con zonas sometidas a

importantes presiones de pastoreo (Cugny, 2010), puesto que lo hallamos en el bosque, así que lo relacionamos más bien con la presencia de humedad de la zona o el ataque a la superficie de las raíces de la vegetación local (Hillbrand et al., 2012).

IV.2.2.4.6 Salinas de Añana



Figura IV.2.2. 25. Muestreo en Salinas de Añana (Araba)

Las muestras recogidas en este territorio corresponden a dos términos municipales relativamente próximos: Vitoria y Salinas de Añana (Fig. IV.2.2.25). Ambos pertenecen a la comarca natural de los Valles submediterráneos. El clima es subhúmedo con tendencia a seco (600-800 mm anuales), aunque carece de sequía estival. La vegetación potencial de Añana es el bosque de frondosas: carrascal, quejigal y marojal. El relieve es accidentado, alternando cerros y terrenos de poca pendiente. De hecho, la pendiente media es de 18,6% y la altitud media de 531 metros, siendo las cotas mínima y máxima 520 y 1009 metros, respectivamente. Esta morfología es claramente desfavorable al desarrollo de la agricultura, lo que propició la importancia de la industria de la sal. El municipio de Añana se localiza en un diapiro, que da lugar a la surgencia de aguas salinas y que ha marcado la Historia de la localidad, puesto que la sal es un alimento, condimento y conservante fundamental. Se han registrado ocupaciones humanas de la Edad de Hierro y la presencia romana (yacimiento de La Miel), aunque se desconoce su grado de explotación de las salinas. Tenemos constancia documental de ella a partir del siglo IX, gracias a los cronistas árabes. En el año 1140, Alfonso VII de Castilla otorgó a Salinas el primer fuero local alavés, que recogía

privilegios relacionados con el valor económico de la producción de la sal (eximición del pago del portazgo y establecimiento de un mercado semanal). A lo largo de la Edad Media y Moderna, Salinas de Añana gozó de ciertas competencias judiciales y administrativas, inherentes a su condición de villa de realengo. Sin embargo, desde comienzos del siglo XX, el despoblamiento rural y el envejecimiento de la población han conducido a un descenso considerable de su número de habitantes, a pesar de la recuperación del valor económico de las salinas (tanto en el plano de producción como reclamo turístico) que se está viviendo en los últimos años (Sáez, 1998b).

VILORIA

El lugar seleccionado fue una zona de sotobosque bajo con una vegetación de enebros, coscojas, lastonar (*Brachypodium pinnatum*) con tomillo y aulaga, rodeada de campos de cultivo de cereal. El suelo es bastante pedregoso, compuesto por arcillas abigarradas y yesos. Es un área no pastada y por tanto, un grado de (presión 0) (Fig. IV.2.2.26).

En total, hemos contabilizado 119 microrrestos no esporopolínicos. Los hongos coprófilos estrictos suponen el 16% del espectro, gracias a la presencia de *Sordaria* (5,9%) y *Sporormiella* (10,1%), mientras que los ocasionales rondan el 6,7% (correspondiente a *Delitschia* - 5%- y a *Cercophora* -1,7%-). Uno de los aspectos que más llama la atención son los valores de los indicadores de humedad (26,1%), fundamentalmente de *Valsaria* (19%) y *Cosmarium* (3,4%), y de los de condiciones ambientales más secas (14,3%), destacando HdV-20. Asimismo, debemos reseñar los valores de la micorriza *Glomus* (17%), indicador de erosión. El grupo de NPP de ecología generalista/desconocida supone el 16,8% de la muestra, reflejo, principalmente de los valores de HdV-1027 (12,6%).

Hay dos elementos a destacar en el registro polínico de Vitoria: el obvio predominio del estrato arbóreo (78,2%), en el que el claro protagonismo pertenece al pino (62,6%), seguido del roble (11,5%) y la escasa diversidad de taxones en comparación con otras muestras de esta experimentación de análogos modernos. En el estrato herbáceo-arbustivo destacan las gramíneas (8,4%) y las rosáceas (4,2%). En cuanto a los taxones propios de contextos ruderales, contamos con los reducidos porcentajes de las dipsacáceas (2,2%) y asteráceas (1,7%). El resto de taxones ronda el 2% o es inferior. Es de destacar que apenas hemos hallado esporas de helechos (0,6%).

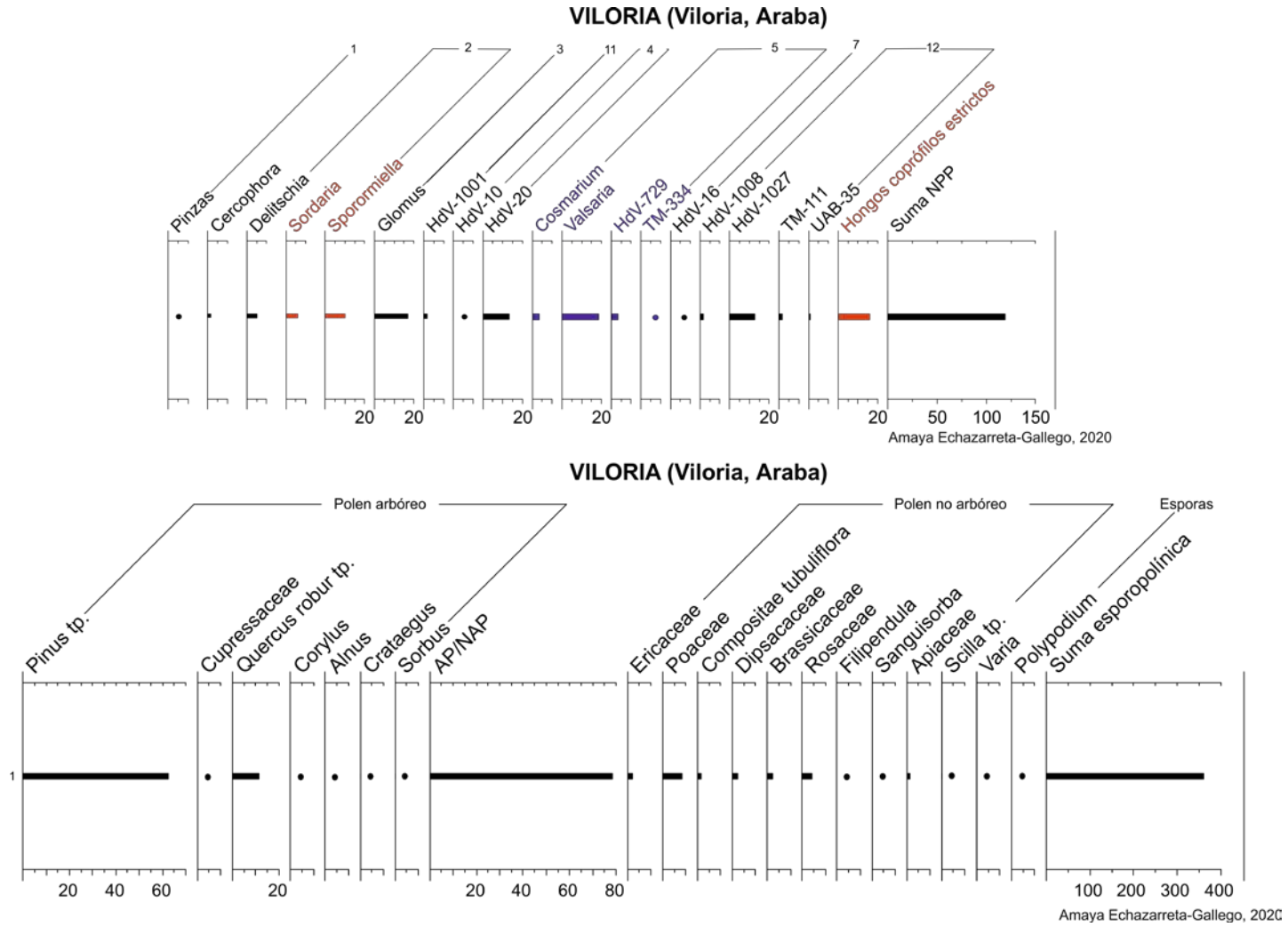


Figura IV.2.2. 26. Diagramas de resultados de Viloria (Araba)

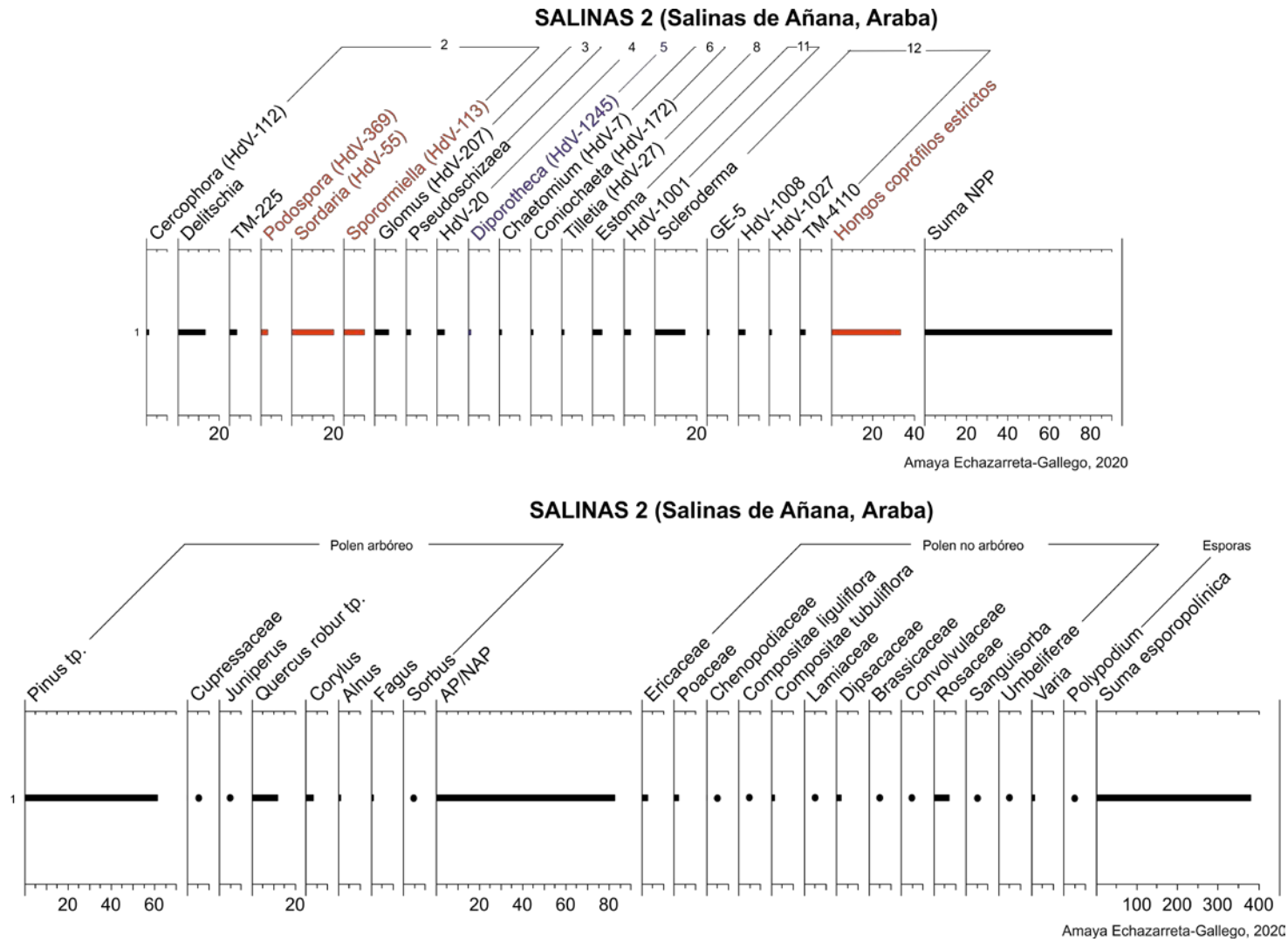


Figura IV.2.2. 27. Diagramas de resultados de Salinas 2 (Araba)

SALINAS 1

Es un pequeño terreno que recibe la visita discontinua del ganado vacuno que no se halla en condiciones óptimas de salud. La presión de pastoreo asignada es de 2 puntos. La vegetación en el terreno era realmente escasa, estando este bastante pisoteado y cubierto por excrementos aún frescos. En el entorno se localizan espinares y zarzales, tomillo, aulaga y *Brachypodium retusum/pinnatum*. Lamentablemente, la conservación de palinomorfos y NPP de esta muestra es deficiente, con tan sólo siete restos de microfósiles no esporopolínicos. Esta muestra no es estadísticamente válida.

Tipo de NPP	Número
<i>Sordaria</i>	1
<i>Delitschia</i>	2
<i>Valsaria</i>	3
HdV-1027	1

Tabla IV.2.2. 3. Resultados de NPP en Salinas 1 (Araba)

SALINAS 2

Se muestreó en Salinas 2, la zona adyacente a la granja de ganado vacuno (50 vacas), continuamente utilizada por estas y por tanto, con un grado de presión de pastoreo (3 puntos). El intenso pisoteo del ganado ha esquilado la vegetación del suelo, dando lugar a un barrizal con gran cantidad de excrementos. Campos de cultivos de cereal y plantaciones de pino albar rodean este sitio. La litología de la zona está compuesta por margas, limolitas y niveles de calizas, areniscas o yesos (Fig. IV.2.2.27).

El número total de NPP es de 90 microrrestos. En este caso, los hongos coprófilos estrictos (33,3%) superan a los ocasionales (17,8%). Entre los primeros, el protagonismo absoluto corresponde a *Sordaria* (20%), seguida de *Sporormiella* (10%) y *Podospora* (3,3%), mientras que entre los ocasionales, el principal representante es *Delitschia* (13,3%). Las cifras relacionadas con los indicadores de erosión (8,9%) provienen del registro de *Glomus* (6,7%) y *Pseudoschizaea* (2,2%). El segundo grupo en importancia de NPP son los desconocidos/generalistas (24,4%), representados fundamentalmente por *Scleroderma* (14,4%) y HdV-1008 (3,3%). Por último, en esta muestra vuelven a hacer su aparición los estomas suponen un 4,4%.

Las plantaciones de pino se reflejan en el diagrama polínico y dominan el estrato arbóreo (82,6%). Aparte, podríamos señalar los robles (11,6%) y avellanos (3,2%). En el estrato herbáceo-arbustivo, las rosáceas son el principal componente (7,1%), seguidas de ericáceas (2,6%), gramíneas y dipsacáceas (2,1%, respectivamente). Entre los IPA, sólo hemos registrado quenopodios y compuestas en valores en torno al 1% o inferiores.

VISIÓN DE CONJUNTO:

La información de estos registros está condicionada por la deficiente conservación esporopolínica. Pese a ello, se constata que la presión de pastoreo es coincidente con la dinámica de los hongos coprófilos. En los registros polínicos, los taxones ligados a contextos ruderales o pastoriles no son significativos y, por tanto, no reflejan unos valores reseñables que nos pudieran ayudar a obtener pistas sobre el uso económico de la zona. En el caso de Vitoria, debemos destacar los elevados porcentajes de indicadores de humedad no esporopolínicos, que contrastan notablemente con el registro polínico y las características propias del paisaje que observamos. El porcentaje de *Glomus* en el caso de Vitoria lo podríamos poner en relación con la notable presencia de gramíneas en la zona, mientras que en el terreno de Salinas 2 también podríamos ligarlo, tal y como proponen algunos autores, a las mayores condiciones de estrés de la vegetación en contextos ganaderos, razón por la cual las plantas se ven ayudadas por una fórmula de simbiosis. La presencia de estomas en el caso de Salinas 2 puede relacionarse con los restos de hojas presentes en el terreno dedicado a la granja de vacas.

IV.2.2.4.7 Rioja Alavesa

Hemos seleccionado este terreno por ser una de las zonas de gran tradición ganadera. Esta comarca se asienta entre la Sierra de Toloño-Cantabria y el río Ebro (Fig. IV.2.2.28). La Sierra de Cantabria es la barrera orográfica situada más al sur del País Vasco, que se prolonga hacia el este en la Sierra de Codés y al oeste en la de Toloño. Se trata de una estrecha pero compacta alineación, con altitudes máximas de 1.446 m.s.n.m (Monte Palomares). Las sierras meridionales de Álava ejercen un destacado papel de frontera bioclimática entre un ambiente de mayor influencia atlántica y otro mediterráneo. Estas frenan y desecan la humedad de las masas de aire oceánicas, creando nubosidad de estancamiento en las vertientes septentrionales y propiciando el Efecto Foehn en las de mediodía.

La morfología típica del terreno son los relieves abarrancados con desniveles irregulares y numerosos, consecuencia de la erosión diferencial. Alternados con estos, también destacan las planicies aluviales que conforman las terrazas del Ebro. La Rioja Alavesa se caracteriza por una litología compuesta por limos y arenas rojizo-amarillentas; areniscas y limolitas o margas. También cuenta con niveles conglomeráticos y/o arenosos.



Figura IV.2.2. 28. Muestreo en Rioja Alavesa (Araba)

La ocupación de estas tierras data, al menos, desde el Neolítico, como atestiguan yacimientos tales como Los Husos I y II o los múltiples dólmenes, que caracterizan el paisaje de la Rioja Alavesa. Asimismo, también nos encontramos el poblado de La Hoya (Laguardia), ejemplo de urbanismo protohistórico de la Edad del Bronce a finales de la Edad de Hierro, y restos de la intensa ocupación romana (puente romano de Mantible). Durante la Edad Media, el territorio pasó de manos castellanas a navarras en sucesivas ocasiones, hasta incorporarse definitivamente en la corona de Castilla en el siglo XV. Es en estos momentos cuando tiene lugar el proceso de fundación de villas y emplazamientos de tipo defensivo, destacando la de Laguardia en el año 1164. A pesar de la tendencia descendente que ha experimentado la demografía de la zona en el último siglo, podemos decir que en la última década ha contado con un repunte moderado, tal vez derivado de la importancia que están ganando las explotaciones agrícolas,

concretamente el viñedo, en expansión desde 1970 y producto típico de la zona (Sáez, 1998b).

En esta zona hemos recogido un total de nueve muestras. Cada una de ellas la hemos caracterizado con una presión ganadera de un grado distinto, pero hay que tener en cuenta que en esta zona es frecuente el pastoreo salvaje de jabalíes, corzos y conejos:

RIOJA ALAVESA 1

En este caso, lo más característico es la ausencia de pastoreo, por lo que la presión establecida es de grado 0. Es una zona de hayedos submesófilos, quejigales y robledales en las faldas de la Sierra de Cantabria, en la que sí podemos encontrarnos herbívoros salvajes (Fig. IV.2.2.29).

En total, hemos contabilizado 289 NPP. Los coprófilos estrictos suman un porcentaje del 27,7% (*Podospora*, 7,3%; *Sporormiella*, 4,8% y *Sordaria*, 15,6%). El porcentaje de los ocasionales es menor (10,7%), sobresaliendo *Delitschia* (6,2%). Por otra parte, llaman la atención los valores de indicadores de madera en descomposición (19%). De hecho, *Chaetomium* cuenta con un 12,1%. Asimismo, son de destacar los microfósiles relacionados con la humedad (9,3%), especialmente *Valsaria* (5,9%). Por otra parte, *Glomus*, indicador de erosión, alcanza el 8% en esta zona. En el grupo de tipos generalistas y desconocidos (16,6%), siendo el mejor representado TM-315 (4,5%).

El estrato arbóreo (65,9%) está claramente dominado por el pino (32,9%) y la encina-coscoja (26,6%). En el estrato herbáceo-arbustivo, la mayor parte de los taxones no superan el 1%, a excepción de las lamiáceas (6,1%), poáceas (1,6%), ranunculáceas (2,4%), *Helianthemum* (1,4%) y compuestas ligulifloras (2,6), estas últimas ligadas a contextos ruderales/pastoriles.

RIOJA ALAVESA 2

Es una zona de recreo con un prado, fuentes y barbacoas; rodeada de hayedos, boj y roble. Clasificamos este lugar como presión de pastoreo 0, aunque sí que hemos registrado la presencia de herbívoros salvajes (corzos y jabalíes, principalmente) (Fig. IV.2.2.30).

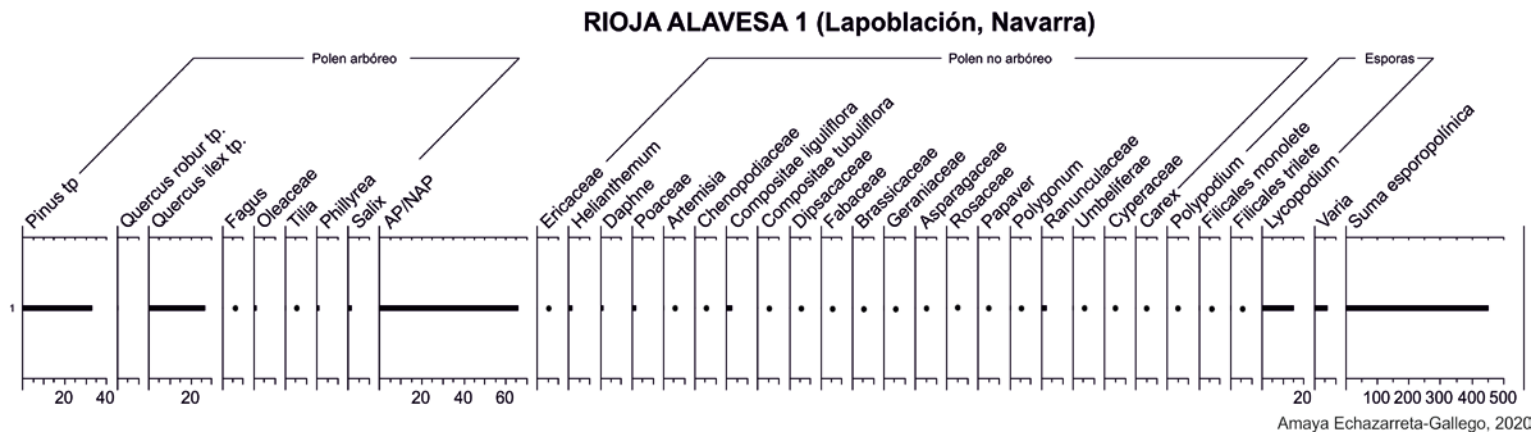
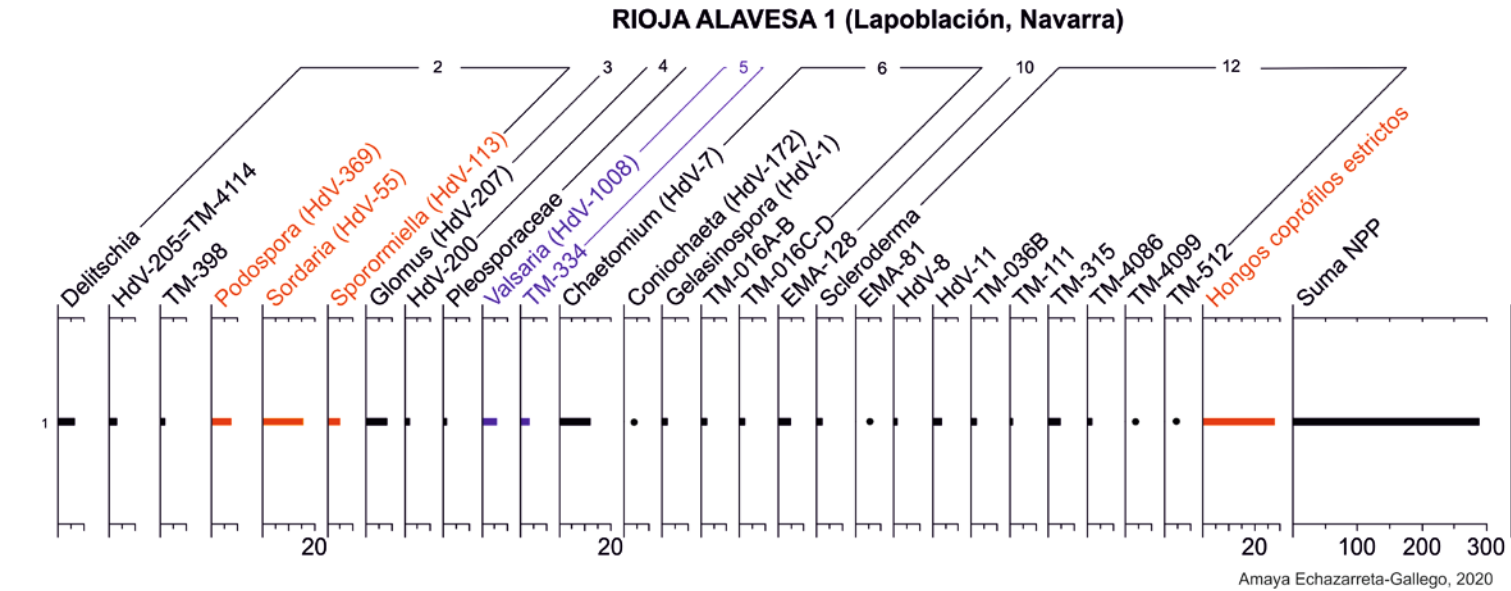


Figura IV.2.2. 29. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 1 (Araba)

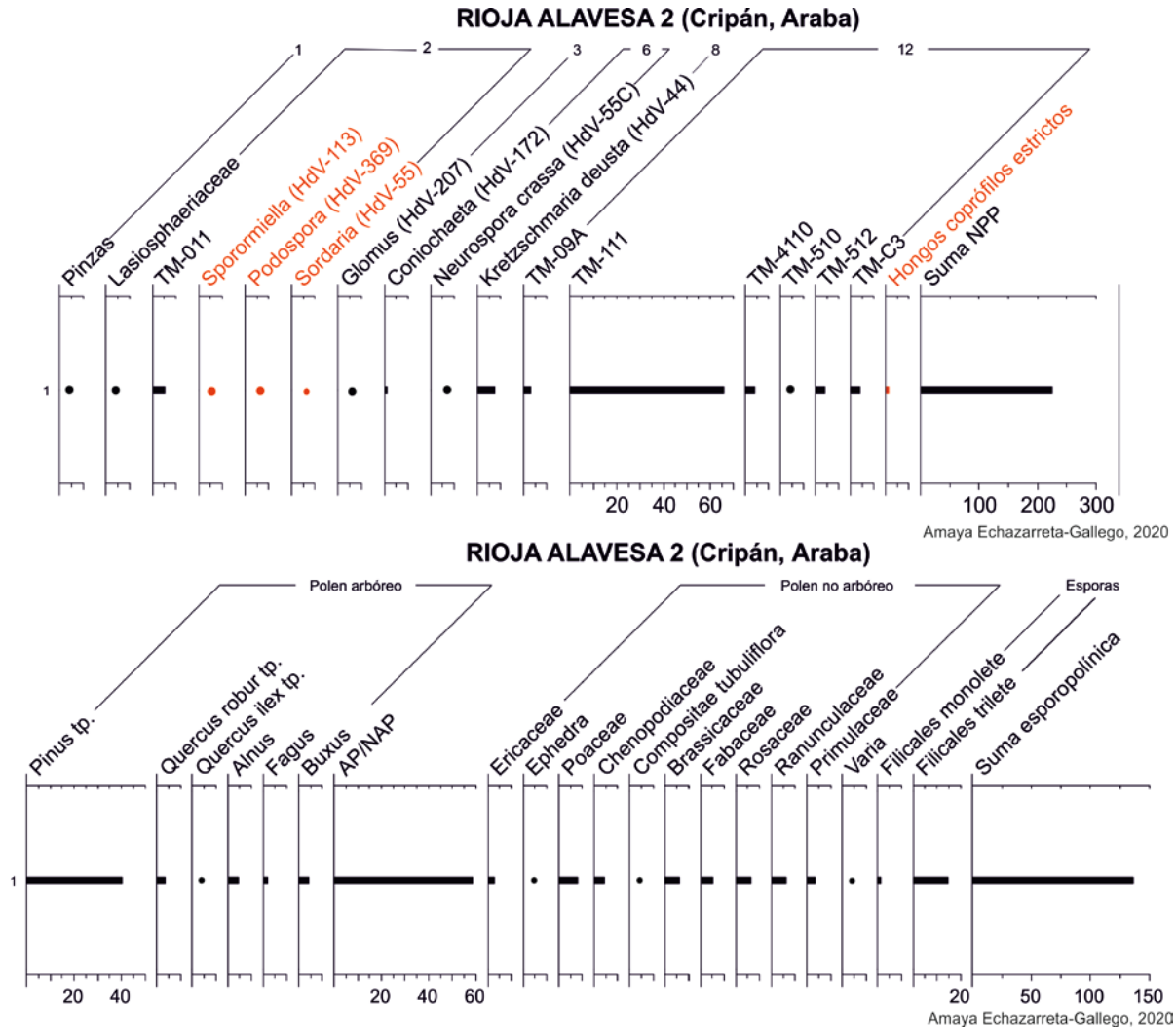


Figura IV.2.2. 30. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 2 (Araba)

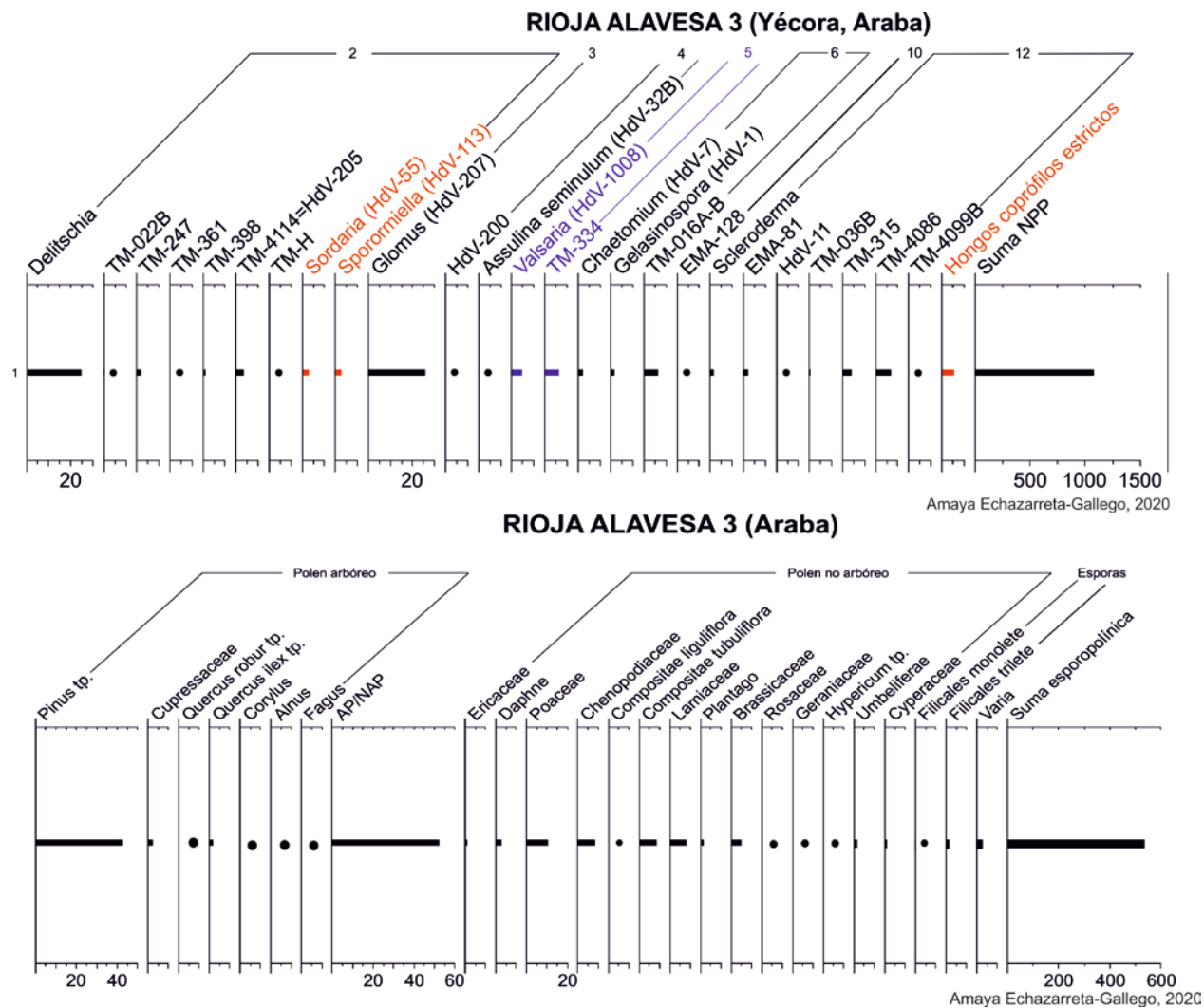


Figura IV.2.2. 31. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 3 (Araba)

En total, hemos contabilizado 225 NPP. El porcentaje de hongos coprófilos estrictos es de 1,3%, encontrándose representados los tres tipos con valores del 0,4%. Los ocasionales, suponen el 5,8% de la muestra, siendo TM-011 el principal representante. Lamentablemente, el grueso de la muestra viene dado por microfósiles de ecología desconocida/generalista (81,8%), siendo el claro protagonista TM-111, cf. *Melanographium citri* (65,8%), que suele ser bastante frecuente, especialmente en los referenciales pero que no muestra una clara preferencia por un tipo de ambiente en particular (Cugny, 2012). Aparte, del mismo grupo podemos señalar TM-512, TM-C3 y TM-4110, con unos valores del 4%. Por otra parte, en esta zona de hayedo, robledal y boj, hemos registrado el parásito *Kretzschmaria deusta* (7,6%). Llama la atención el registro de *Neurospora crassa*, asociada a la presencia de fuego.

El dominante estrato arbóreo (58,8%) se encuentra principalmente representado por el pino (40,4%), seguido de aliso y boj (4,4%, respectivamente). Es de destacar la baja diversidad de taxones polínicos, en comparación con otras muestras de este estudio. En el estrato herbáceo-arbustivo destacan las gramíneas (7,9%), las crucíferas, rosáceas, ranunculáceas y fabáceas (en torno al 6%). Como indicadores de contextos ruderales, tan sólo hemos registrado compuestas a nivel de presencia. En relación a las esporas de helecho, presentan unos valores en torno al 16%.

RIOJA ALAVESA 3

En esta zona de romerales y encinas, pastan unas 150 ovejas durante la temporada de primavera-verano (presión de grado 1). Este terreno se encuentra rodeado de cultivos de cereal (Fig. IV.2.2.31).

Hemos identificado un total de 1073 microfósiles no esporopolínicos. En este caso, los hongos coprófilos ocasionales cuentan con un porcentaje del 31,2%, frente a los coprófilos estrictos (5,3%, de los cuales 2,6% corresponden a *Sporormiella* y 2,7% a *Sordaria*). Entre los ocasionales, el claro protagonismo pertenece a *Delitschia* (24,5%), seguida de HdV-205 (3,2%). Llamamos la atención los valores de *Glomus* (25,5%), así como los de indicadores de humedad (10,9%), que reflejan la importancia de TM-334 (6,3%) y *Valsaria* (4,6%). Los descomponedores de madera alcanzan el 9,6%, gracias sobre todo a los valores de TM-016A-B (6,1%). Entre el grupo de microfósiles de ecología desconocida o generalista (15,2%), son de reseñar TM-4086 (6,6%) y TM-315 (3,9%).

El espectro arbóreo (52,1%) vuelve a estar dominado por el pino (42, 5%), seguido de cupresáceas y encinas-coscojas. En el estrato herbáceo-arbustivo, las protagonistas son las gramíneas. Sin duda alguna, los principales taxones polínicos ligados a las condiciones ruderales y actividades de pastoreo son las compuestas (9,2%), quenopodios (8,4%) y *Plantago* (1,4%). La suma de las esporas de helechos no alcanza el 5%.

RIOJA ALAVESA 4

La muestra la recogimos en pasto arbustivo con vegetación propia de terreno margo-arcillosos. Es un terreno por el que pastan en torno a 400 ovejas durante cuatro meses al año (presión de grado 1), y que está caracterizado por una vegetación de tomillo, aulaga y poáceas. En la ladera habían plantado pino de repoblación. Esta muestra ha resultado estéril tanto en el caso de palinomorfos como de microfósiles no esporopolínicos.

RIOJA ALAVESA 5

Es un terreno en pendiente en el que pastan unas 150 ovejas durante los meses de primavera-verano (presión de pastoreo 2). El porte arbóreo se encuentra bastante degradado en las inmediaciones, destacando el romeral, tomillo, aulaga; y un poco más alejados, las fresnedas/olmedas, replantaciones de pino y cultivos de vid y cereal (Fig. IV.2.2.32).

En total, hemos contabilizado 420 NPP. En este caso, el porcentaje de hongos coprófilos estrictos es del 17,9%, siendo los coprófilos ocasionales tan sólo el 5% de la muestra. Es de reseñar que ese porcentaje de hongos coprófilos refleja básicamente los valores de la spora *Sporormiella* (17,1%). Lo que más llama la atención de este diagrama son los valores de *Bysothecium circinans* (28,8%), relacionado con condiciones mesotróficas, pero también conocido parásito de gramíneas. Los indicadores de humedad alcanzan el 14%, destacando entre ellos *Valsaria* (8,1%). En cuanto a los descomponedores de madera (11,4%), sobresalen *Chaetomium* (5,2%) y TM-314 (3,6%). En el grupo de microfósiles de ecología generalista/desconocida (18,8%) el claro protagonismo pertenece a TM-4099 (11,7%).

El estrato arbóreo (68,9%) se encuentra dominado por pino (60,4%), seguido, con una representación mucho más reducida, por la encina-coscoja (3,1%). En este espectro, llama la atención la diversidad de especies identificada. En relación al estrato herbáceo-arbustivo, el claro protagonismo pertenece a las dipsacáceas (10,8%), seguidas

de las lamiáceas (3,6%) y de las gramíneas (3,2%). Como indicadores de contextos ruderales/pastoriles hemos hallado en valores próximos al 1%, compuestas, llantén y artemisias. Las esporas de helechos no superan el 3% de la muestra.

RIOJA ALAVESA 6

Es un pasto arbustivo en el que pacen en torno a 400 ovejas durante seis meses al año (primavera-verano). En las inmediaciones, hay una pieza de cereal. Lo más característico de la vegetación es la presencia de *Brachypodium resutum* con romero, tomillo, aulaga y otros arbustos espinosos (Fig. IV.2.2.33).

Son 328 los microfósiles no esporopolínicos contabilizados. La abundancia de hongos coprófilos estrictos es del 16,8%, sobre todo gracias a la spora *Sordaria* (15,9%). Entre los hongos coprófilos ocasionales (13,1%), destacan *Delitschia* y HdV-205 (2,7%). Lo más llamativo de esta muestra es el porcentaje de *Glomus* (25%) y de *Scleroderma* (21,6%), pertenecientes al grupo de indicadores de erosión (26,5%) y desconocidos/generalistas (27,7%), respectivamente. Asimismo, los restos de Animalia presentan una notable diversidad (ácaros, pinzas, mandíbulas, pelos y alas) respecto a las otras muestras de este estudio (4,6%).

En esta ocasión, el estrato arbóreo (38,7%) no es el dominante. Este se encuentra principalmente representado por pinos (26,3%), robles (4,5%) y encinas-coscojas (2,4%). En relación al espectro herbáceo-arbustivo, hemos de reseñar en primer lugar los valores de quenopodios, los mayores de toda la experimentación (28,4%). Otros representantes de contextos ruderales/pastoriles son los plantagos (2,4%) y compuestas, con valores que no alcanzan el 2%. No hemos hallado esporas de helechos.

RIOJA ALAVESA 7

Se trata de un pequeño terreno en el que pastan 20 ovejas durante todo el año (presión de pastoreo de grado 3). En él la vegetación básicamente está compuesta de gramíneas. En los alrededores cuenta con cultivos de cereal, viñedos, pastos mesófilos y zonas de romeral (Fig. IV.2.2.34).

Hemos contabilizado 470 microfósiles no esporopolínicos. El porcentaje de coprófilos estrictos es del 26,8%, los cuales 26% corresponden prácticamente en su totalidad a *Sporormiella*, mientras que los ocasionales suponen el 5,1% del total de la muestra. Lo más destacable de esta muestra es el porcentaje de *Byssothecium circinanns* (47,7%).

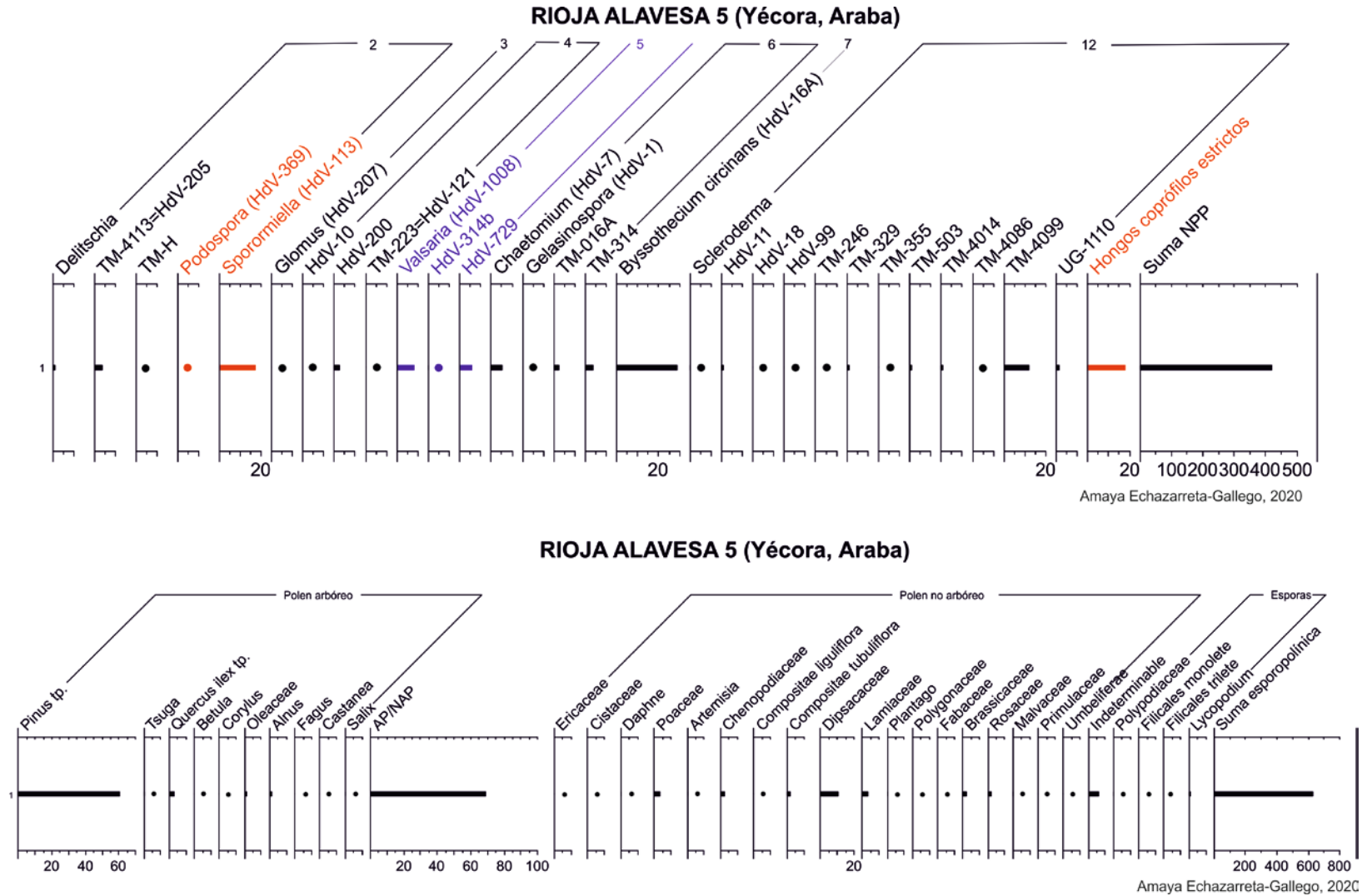


Figura IV.2.2. 32. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 5 (Araba)

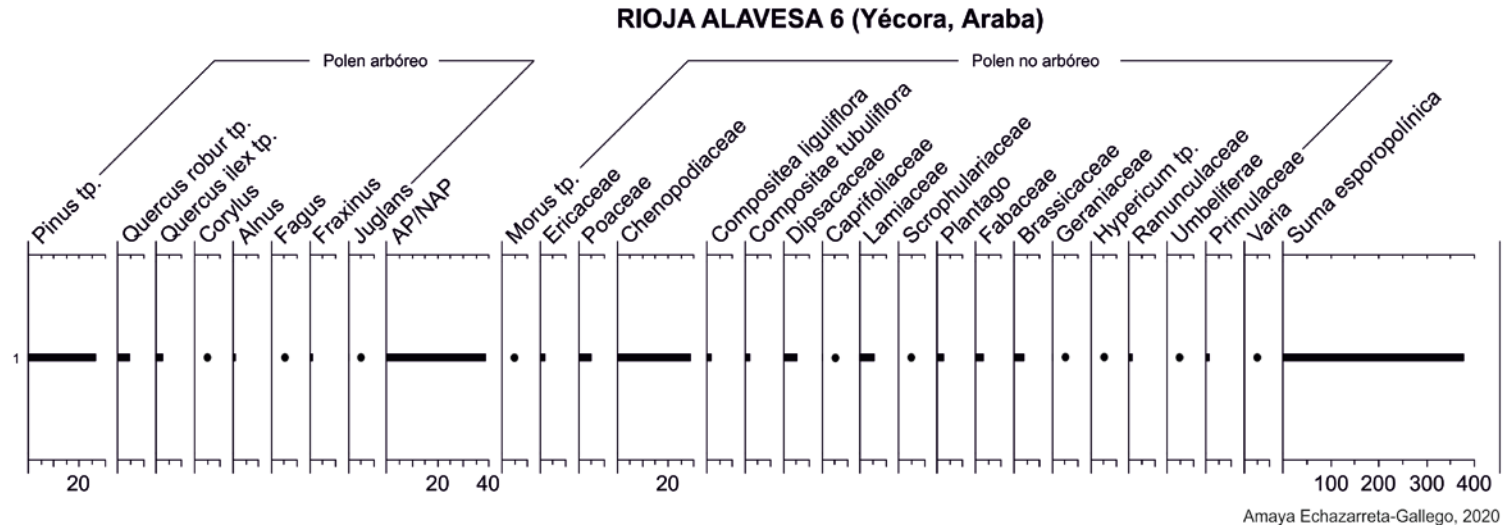
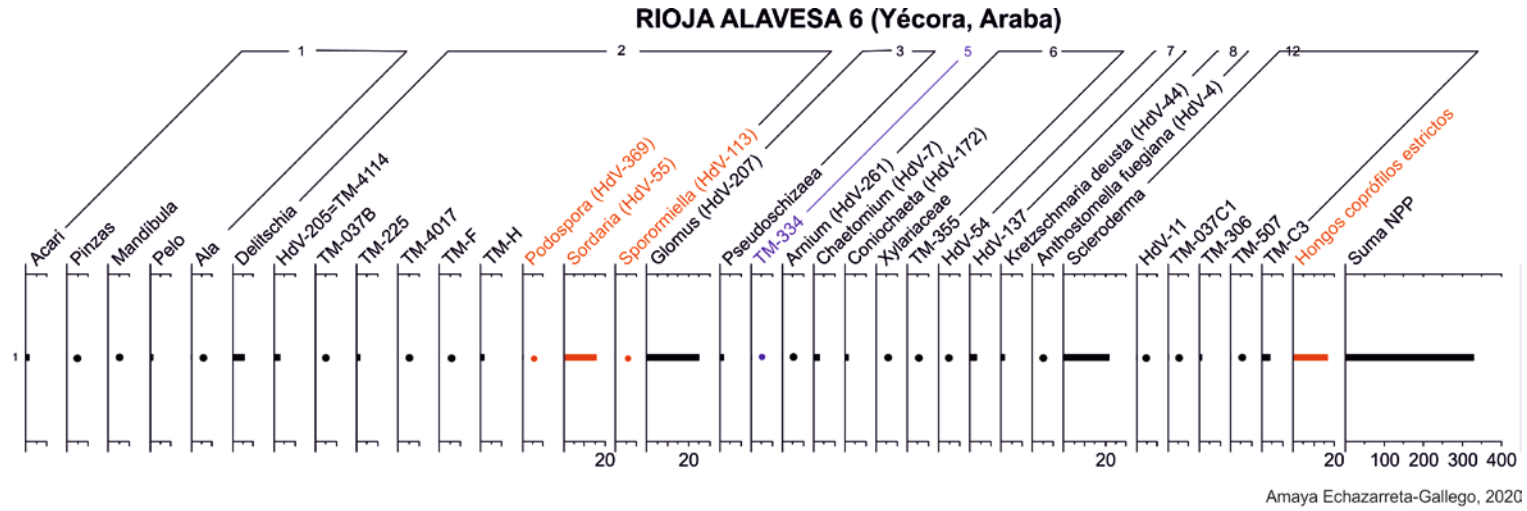


Figura IV.2.2. 33. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 6 (Araba)

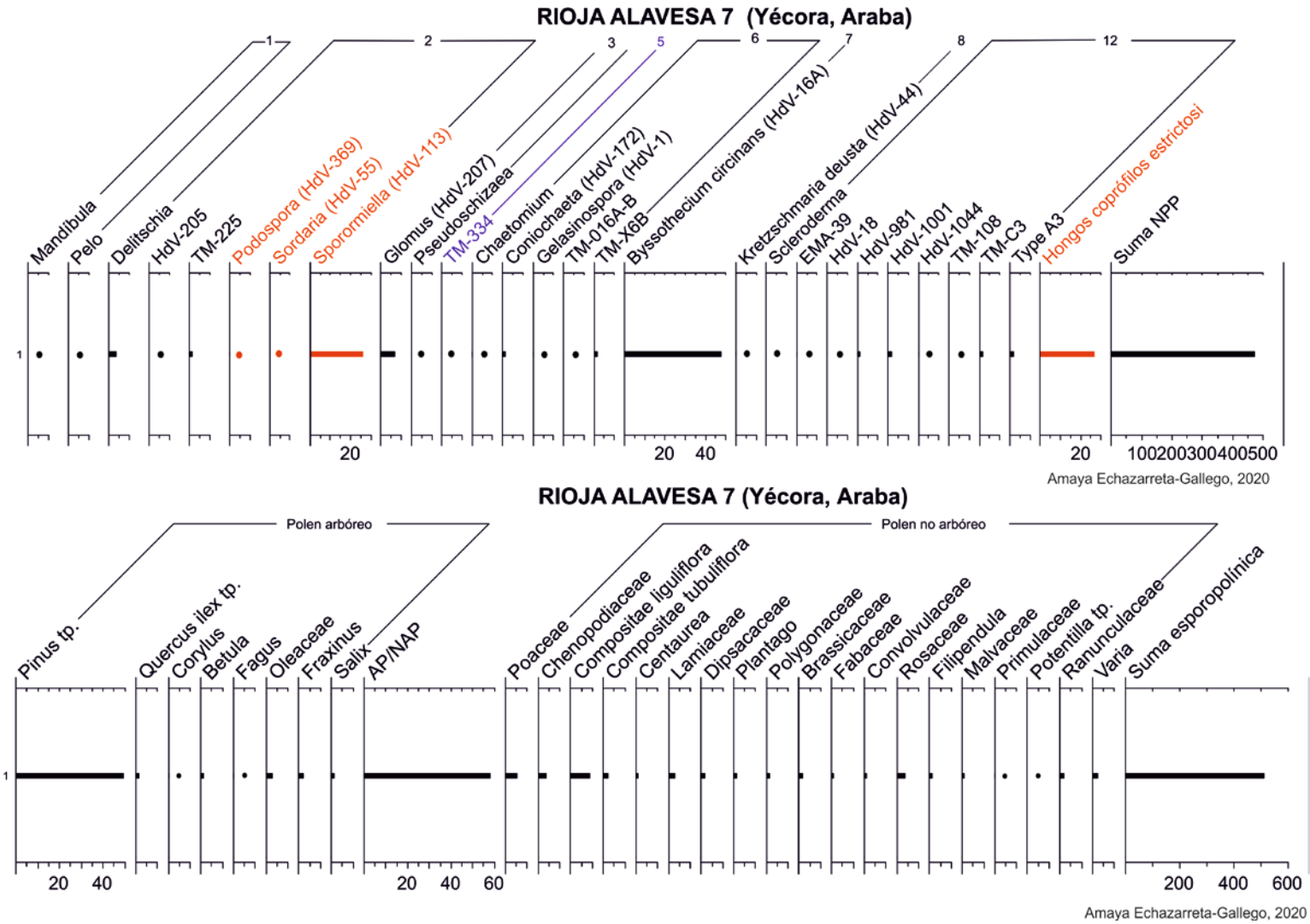


Figura IV.2.2. 34. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 7 (Araba)

El estrato arbóreo (58,1%) vuelve a estar dominado por el pino (49,1%). En esta muestra tenemos una mayor variedad de representantes de contextos ruderales y pastoriles: compuestas (10,8%), quenopodios (3,7%), plantagos (1,4%). Otros elementos a destacar de este espectro son las gramíneas, las rosáceas y las dipsacáceas. No hemos hallado esporas de helechos.

RIOJA ALAVESA 8

El punto de muestreo cuenta con características similares al anterior, al ser colindante, existiendo unos 50 metros de distancia entre uno y otro. Es un pequeño terreno en el que pastan dos caballos. La tierra se encontraba pisoteada y con excrementos de dichos animales, y, como en el caso anterior, el tipo de vegetación que más destaca son las gramíneas. Le hemos asignado una presión de pastoreo de grado 2 (Fig. IV.2.2.35).

El número total de NPP contabilizados ha sido de 108. El porcentaje de hongos coprófilos estrictos es del 12% (11,1% correspondientes a *Sordaria*), mientras que el de coprófilos ocasionales es del 19,4% (15,7% derivados de HdV-205). El porcentaje más elevado es el de microfósiles de ecología generalista/desconocida (38,9%), debido principalmente al tipo TM-506 (23,1%), seguido de *Diadorisporites* (6,5%) y *Scleroderma* (3,7%). *Glomus* es el único representante de los indicadores de erosión (16,7%). Entre los restos de Animalia (5,6%), destacan los fragmentos de pelos.

El espectro arbóreo (56,2%) y el herbáceo arbustivo están bastante equiparados en esta muestra, al contrario de lo que ocurría en las anteriores. En el primero, vuelve a dominar el pino (44,2%) y lo más reseñable es que esta vez está seguido por Oleaceae (4,5%). Entre los indicadores de contextos ruderales/pastoriles destacan los quenopodios (5,6%), las compuestas (9%) y plantago (1%). Otros elementos de ese estrato a reseñar serían las gramíneas (4,5%), crucíferas (3,6%), las fabáceas (2,4%) y *Centaurea* (2,1%). En esta muestra tampoco hemos contabilizado esporas de helechos.

RIOJA ALAVESA 9

Es una zona destinada al pasto de ganado, concretamente de un rebaño de ovejas de 300 a 400 cabezas, que podemos encontrar allí con relativa frecuencia. La presión de pastoreo asignada es de grado 3. La vegetación se encuentra dominada por encinas y arbustos, a la par que rodeada por zonas de cultivo (Fig. IV.2.2.36).

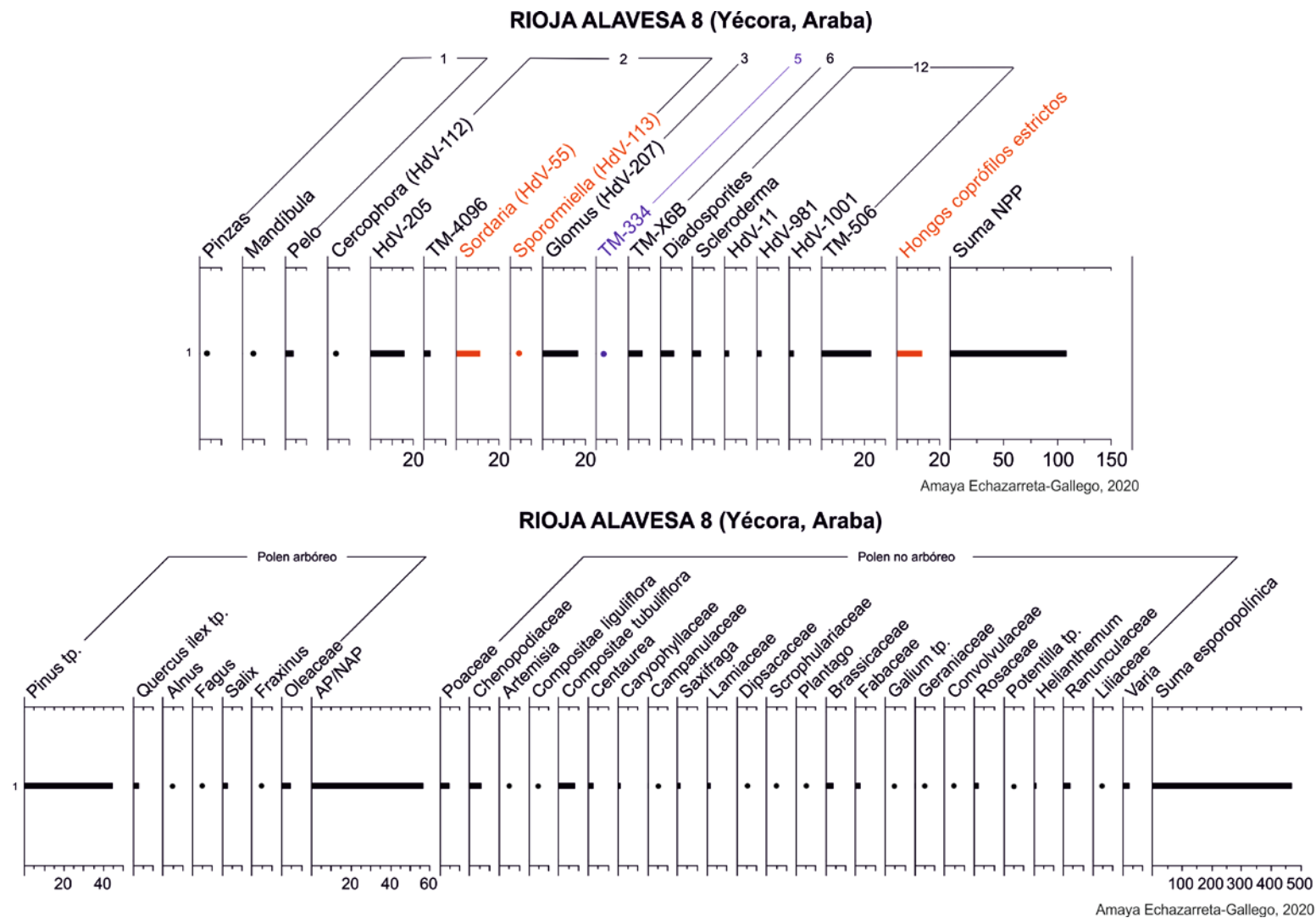


Figura IV.2.2. 35. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 8 (Araba)

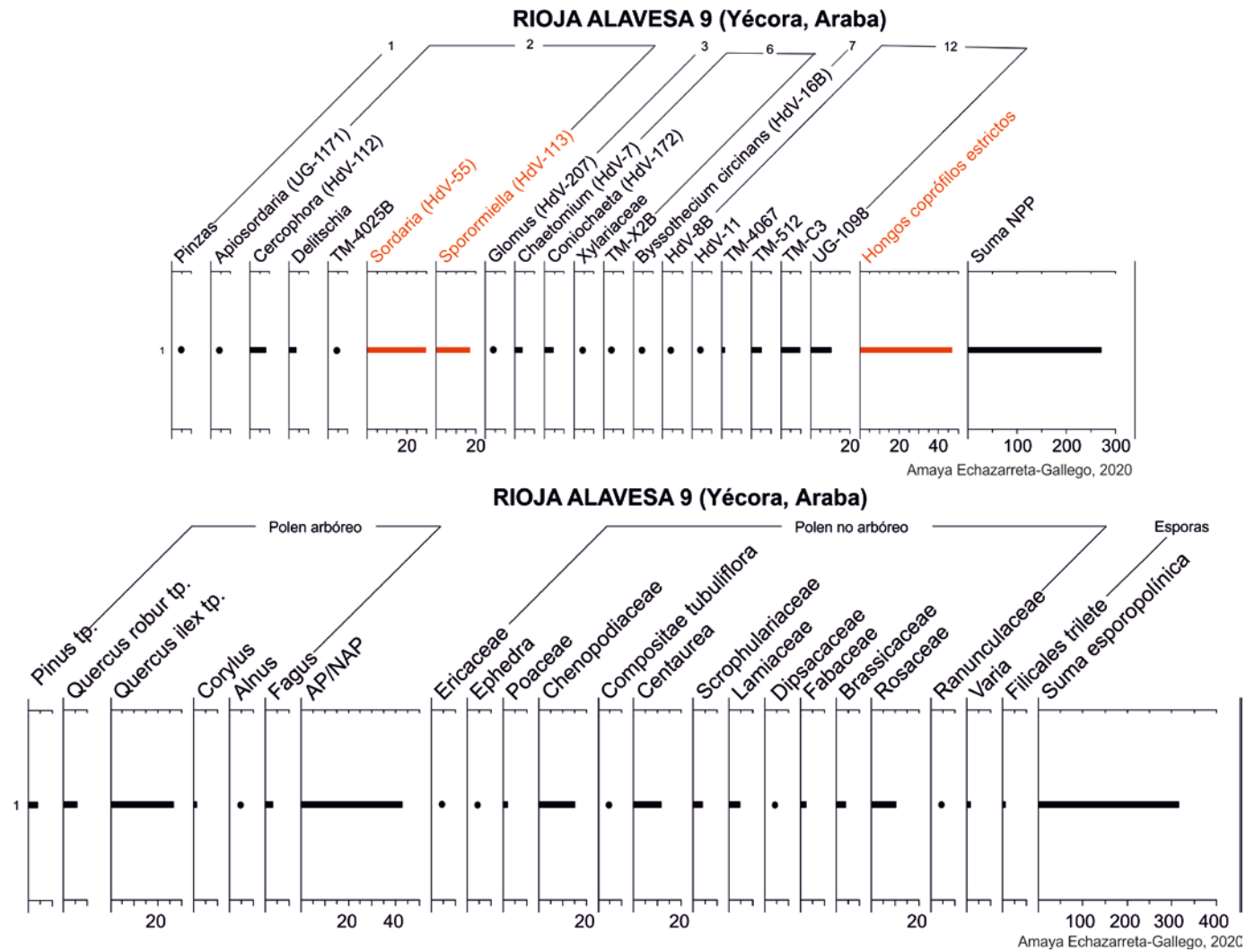


Figura IV.2.2. 36. Diagramas de resultados de Rioja Alavesa 9 (Araba)

Hemos contabilizado un total de 270 microfósiles no esporopolínicos en esta muestra. El porcentaje de hongos coprófilos estrictos es el más elevado de todas las muestras recogidas en la Rioja Alavesa (46,7%), debido a los tipos *Sordaria* (29,6%) y *Sporormiella* (17%). Entre los ocasionales (13,3%), señalaremos *Cercophora* (8,1%) y *Delitschia* (3,7%). El grupo de microfósiles de ecología desconocida/generalista alcanza un 28,1%, destacando UG-1098 (10,4%), TM-C3 (9,6%) y TM-512 (5,2%). Los indicadores de madera en descomposición suponen el 9,6% de la muestra, sobresaliendo entre ellos *Coniochaeta* (4,4%) y *Chaetomium* (3,7%).

Al igual que en la muestra anterior, el estrato arbóreo (42,6%) y herbáceo-arbustivo se encuentran bastante equiparados, aunque predomina el segundo. El primero, a diferencia de lo que ha sido la tendencia habitual en esta experimentación de análogos modernos, se encuentra dominado por la encina-coscoja (26,6%), seguida del roble y el pino. En el estrato herbáceo-arbustivo, destacan los quenopodios (15,1%), *Centaurea* (11,5%) y las rosáceas (10,3%). Junto a los primeros, tan sólo las compuestas serían representantes de los taxones indicadores de contextos pastoriles y ruderales. Las esporas no alcanzan el 2% de la suma esporopolínica.

VISIÓN DE CONJUNTO:

Hemos analizado 9 puntos, de los cuales uno ha sido estéril (m.4). Como podemos observar, no existe una concordancia clara entre la presión de pastoreo que habíamos marcado en cada uno de los puntos de muestreo con la abundancia de hongos coprófilos estrictos. De esta manera, en Rioja Alavesa 1, una zona al pie de la Sierra de Cantabria en la que no existe pastoreo de animales domésticos, cuenta con el segundo porcentaje más alto de hongos coprófilos (27,7%), tan sólo superado por Rioja Alavesa 9, que se corresponde a una zona de pasto (46,7%). Esto nos lleva a pensar en ciertas problemáticas derivadas de la falta de investigación respecto a la tafonomía, taxonomía, sistemas de cuantificación y capacidad de dispersión de los hongos coprófilos, que se desarrollarán con más detalles en la discusión. En relación a los taxones polínicos relacionados con contextos ruderales/pastoriles, sí que suelen ser más elevados en los casos asociados a un uso ganadero. Esta circunstancia no siempre es coincidente como puede observarse en las muestras 3 y 9. Esta última presenta uno de los porcentajes más elevados de hongos coprófilos y la mayor presión de pastoreo de todas las muestras recogidas en la región mediterránea, y sin embargo, estos indicadores polínicos de contextos pastoriles o ruderales no son significativos. En Rioja Alavesa 2, el registro de *Neurospora crassa*, asociado a la presencia de fuego, podría explicarse porque en esta zona se repite con relativa frecuencia el uso de fuego relacionado con la condición de área de recreo. Los indicadores de humedad, tanto polínicos como no esporopolínicos no presentan unos

valores tan elevados como en otros puntos de muestreo, lo cual coincide con las características propias de esta zona biogeográfica de carácter mediterráneo. *Byssotecium circinans* vuelve a registrarse, repitiendo el patrón de Ongi Etorri 2, en zonas de pasto compuestas por gramíneas y/o vegetación leñosa.

IV.2.2.5. Síntesis

Una vez analizados los puntos de muestreo de manera individual, tanto a nivel de resultados como de la posible interpretación del registro esporopolínico y de NPP realizados, consideramos necesario llevar a cabo un análisis sistémico que nos permita obtener una mirada holística acerca de la representación, interpretación y utilidad de los hongos coprófilos en la disciplina de la Paleobotánica. Para ello, pondremos en común la totalidad de la información extraída de todos los puntos de muestreo: localización biogeográfica, tipo de ganado, presión de pastoreo asignada, registro polínico (en especial los taxones indicadores de contextos ruderales o pastoriles) y NPP. En relación a estos últimos, por no exceder el propósito inicial de esta experimentación de análogos modernos, centraremos la discusión en los hongos coprófilos. Concretamente, tan sólo consideraremos la información derivada de los hongos coprófilos estrictos (*Sordaria*, *Sporormiella*, *Podospora*) puesto que, como se cita en la Metodología, tras un análisis sistemático de la bibliografía existente, los ocasionales son susceptibles de crecer en sustratos distintos a los excrementos.

En total hemos analizado 29 muestras, cada una de ellas diferente en función a las variables anteriormente relacionadas. Expondremos el desarrollo de la discusión tomando como eje principal la presión de pastoreo asignada, para reflexionar sobre nuestra hipótesis de partida, es decir, ¿son los hongos coprófilos buenos indicadores de la presencia e intensidad de actividades pastoriles?

IV.2.2.5.1 Presión de pastoreo de grado 0

El grupo de muestras asignadas a una presión de pastoreo de grado 0 está formada por 9 muestras en total.

Los registros obtenidos en las tres huertas (Bezkitta 2, Sarobe 1 y 2) presentan unos interesantes resultados. Todas ellas, pese a ser zonas carentes de ningún tipo de actividad pastoril, presentan valores superiores al 12% e incluso en la muestra de Sarobe 2 se obtiene el mayor porcentaje de toda la experimentación (51,6%). Todas estas huertas son abonadas con excrementos de ganado (vacuno en Sarobe y ovino en Bezkitta), por lo que estos valores de hongos coprófilos son reflejo de la presencia de excrementos por aporte humano (abono) y no son resultado de actividades ganaderas. En estos registros no se observan diferencias

significativas en la distribución porcentual de los tres taxones (*Sordaria*, *Podospora*, *Sporormiella*). Por lo tanto, parece ser que el tipo de excremento no afecta a los valores de los coprófilos. De hecho, hay una mayor diferencia entre la muestra de Sarobe 1 y 2, que entre Sarobe 1 y Bezkitta 2. En relación a los taxones relacionados con contextos ruderales o pastoriles, podemos afirmar que no destacan sobremanera, tal vez consecuencia de los cuidados y limpiezas propias de las explotaciones hortícolas.

En el sotobosque de Vitoria (zona de transición) y en el bosque de Rioja Alavesa 1 (mediterráneo), al igual que en los registros precedentes, los valores de hongos coprófilos son elevados (16 y 27,7%, respectivamente). Consideramos que los animales salvajes (ciervos, corzos, jabalíes, mamíferos de pequeño tamaño, micromamíferos, reptiles y aves) han contribuido a los porcentajes de *Sordaria*, *Sporormiella* y *Podospora*, en el caso de Vitoria y Rioja Alavesa 1. A diferencia de la muestra de Pagoeta, Vitoria y Rioja Alavesa 1 pertenecen a contextos de paraje natural con escasa perturbación antrópica actual. El registro de Pagoeta, (atlántica) pese a corresponderse a un contexto boscoso, se sitúa en la linde del camino y, por tanto, cabe la posibilidad que la presencia humana sea mayor que en los casos anteriores. En esta ocasión, los valores de hongos coprófilos son los más reducidos de todo el estudio (0,3%), lo que indica la baja frecuencia de animales en esta zona.

Las tres últimas muestras de este grupo están directamente relacionadas con actividades humanas: la ferrería de Bezkitta 1 (Atlántica), el camino de Ongi Etorri 1 (Atlántica) y la zona de recreo de la Rioja Alavesa 2 (mediterránea). Todas ellas se caracterizan por unos porcentajes bajos de hongos coprófilos (3,6%, 0,8%, 1,3%, respectivamente).

Los resultados obtenidos en este grupo, en los cuales las actividades ganaderas son nulas, ponen de manifiesto dos realidades. En primer lugar, en aquellos sitios que no han sido abonados la escasa representación de coprófilos estrictos es la esperada. Sin embargo, aquellos lugares que han sido abonados con excremento animal presentan un contenido de estos hongos similar e incluso mayor que el obtenido en otros contextos de mayor presión de pastoreo.

IV.2.2.5.2 Presión de pastoreo grado 1

La mayor dificultad existente a la hora de establecer los grupos medios de presión de pastoreo (1 y 2) ha incidido en el número de muestras. Hemos preferido disponer de menos muestras pero tener una mayor seguridad del grado de presión.

Las muestras correspondientes a la presión de pastoreo 1 son la zona de paso de ganado de Rioja Alavesa 3 (mediterránea), el prado con presencia ocasional de ganado de Ongi Etorri 2 (atlántica) y el bosque abierto de Belate 2 (atlántica).

Los valores más elevados de coprófilos estrictos se sitúan en la vertiente atlántica (Belate 2, 39,5%; Ongi Etorri 2, 15,7%). El carácter de paso de la muestra Rioja Alavesa 3 puede explicar que los valores sean del 5%. En Belate 2 y Ongi Etorri 2 la presencia del ganado, aunque no es continua, es más estable. Los resultados de Belate 2 son superiores a los que cabría esperar en un contexto de presión de pastoreo de grado 1.

IV.2.2.5.3 Presión de pastoreo grado 2

Contamos con 6 muestras en este grupo, pertenecientes a prados atlánticos (Belate 3, Belate 4, Bezkitta 3 y Sarobe 3), pasto mediterráneo (Rioja Alavesa 5) y bosque (Belate 5).

Los mayores porcentajes de hongos coprófilos en este grupo proceden de las muestras de Belate, donde la presencia del ganado vacuno en los diferentes sitios muestreados es bastante continua. En los otros dos registros en los que el ganado mantiene una presencia relativamente constante, como puede ser Rioja Alavesa 5 y Bezkitta 3, los porcentajes son del 17,9% y 11,6%. Únicamente los valores de coprófilos estrictos son bajos en Sarobe 3, que corresponde a una frecuencia de dos veces a la semana del ganado en este prado.

IV.2.2.5.4 Presión de pastoreo grado 3

En este grupo contamos con 9 muestras, un prado atlántico (Ongi Etorri 3), tres pastos mediterráneos (Rioja Alavesa 6, 7, 8), una zona mediterránea de tránsito de ganado (Rioja Alavesa 9) y corrales y granjas, en la zona atlántica (Sarobe 4, Bezkitta 4) y de transición (Salinas 2).

Los valores más bajos de hongos coprófilos de este grupo los encontramos en aquellos sitios donde el ganado permanece estabulado, como corrales cercados (Rioja Alavesa 8). La única muestra realizada con una estabulación de caballos (2 cabezas) en un cercado da unos resultados totalmente diferentes con una representación basada únicamente en *Sporormiella* (>25%). En el caso de las cuadras (Sarobe 4, Bezkitta 4, Salinas 2), que presentan generalmente un sedimento intensamente pisoteado y frecuentemente embarrado, la presencia o conservación de los NPP puede verse seriamente afectada. Ejemplo de ello es que en el caso de Sarobe 4, la muestra no es válida y en Salinas 2, sólo disponemos de 90 microrrestos.

En las zonas con pasto y/o de paso para el ganado, utilizados habitualmente y con un volumen de animales mayor (Ongi Etorri 3, Rioja Alavesa 9), los porcentajes son elevados

(35,1 y 46,7%, respectivamente). Estos valores descienden cuando disminuye el período de utilización, pese a que el volumen de animales sea elevado (Rioja Alavesa 6).

Un aspecto que ha captado nuestra atención es que, en términos generales, el tipo *Sordaria* es el más frecuente del registro de hongos coprófilos estrictos.

Con todos los datos sobre la mesa, debemos plantearnos si realmente son un elemento de utilidad si no somos capaces de discernir si proceden de herbívoros domésticos o salvajes o incluso del abonado de tierras. Ejemplo de ello son los elevados porcentajes de hongos coprófilos estrictos en las huertas de Sarobe 1 y 2 y Bezkitta 2, así como en Belate 1, mientras que Sarobe 3 (presión de pastoreo 2) cuenta con unos porcentajes muy reducidos.

Debemos reconocer que el número de muestras pertenecientes a la zona biogeográfica atlántica son más numerosas. Esta circunstancia se puede explicar por la situación actual del sector primario en la Comunidad Autónoma del País Vasco, en la que las explotaciones ganaderas son más frecuentes en la vertiente cantábrica. En la línea de la localización de las muestras, una circunstancia que merece ser mencionada es que en la Rioja Alavesa contamos con una menor variabilidad en cuanto a especies de coprófilos que en el resto de paisajes.

También hemos de tener en cuenta que la información proporcionada por los hongos coprófilos estrictos es de carácter supralocal por lo que realizar comparaciones porcentuales entre localizaciones tan alejadas entre sí siempre es peligroso, algo que desarrollaremos con más detalle en la discusión general de esta Tesis Doctoral.

En la presente experimentación de análogos modernos, partimos de la premisa de que los tipos realmente válidos para conocer si hubo presencia de herbívoros en el paisaje estudiado son *Sordaria*, *Sporormiella* y *Podospora*, conclusión derivada de un cribado bibliográfico. No obstante, consideramos de interés mencionar ciertas tendencias visualizadas entre los hongos coprófilos ocasionales. Salvo los tipos pertenecientes a la familia Sordariaceae, HdV-205 y HdV-205=TM-4114, y *Delitschia*, que presentan en ocasiones valores elevados (Bezkitta 1, Belate 4, Ongi Etorri 2, Rioja Alavesa 3 y 8), el resto de taxones englobados bajo este epígrafe suelen aparecer en el diagrama en porcentajes inferiores al 2% (Bezkitta 3, Sarobe 2 y 3, Rioja Alavesa 2 y 6). No podemos deducir la razón última de estas dinámicas ni hemos hallado en la bibliografía conclusiones similares. Aun y todo, consideramos interesante indagar por qué en muestras con valores altos de coprófilos estrictos no hay una correspondencia con el comportamiento de los ocasionales, con los que podrían compartir el mismo sustrato.

IV.3. REGISTRO FÓSIL

IV.3.1. AMETZAGAINA

El yacimiento de Ametzagaina forma parte de los depósitos arqueológicos analizados en el contexto de la presente Tesis Doctoral, siendo el único que nos aporta una visión paleoclimática del período pleistoceno.

IV.3.1.1. El depósito

El yacimiento gravetiense de Ametzagaina (Donostia, País Vasco)⁴ se localiza en la margen derecha del río Urumea, sobre un cerro compuesto por materiales carbonatados del Cretácico y caracterizado por una suave vaguada que separa dos lomas de unos 120 m.s.n.m (Fig. IV.3.1.1). Como se puede intuir en la actualidad, se trata de un enclave de alto valor estratégico al enlazar diversas áreas de elevado interés económico: el litoral cantábrico, la vega del río Urumea, la llanura del corredor Deba-Irún y los afloramientos de sílex cretácico marino de Gaintxurizketa, que supuso una importante fuente de aprovechamiento para los grupos que habitaban en el yacimiento que nos ocupa (Calvo et al., 2012).



Figura IV.3.1. 1. Yacimiento de Ametzagaina (Donosti, Gipuzkoa)

Si bien se conocía desde los años 80 la existencia de materiales líticos de época prehistórica en la zona, la delimitación del yacimiento al aire libre de Ametzagaina no se produjo hasta el año 2006. La primera campaña de excavación (2006-2007) tuvo lugar bajo la

⁴ Coordenadas UTM: X-585014; Y-4795830

dirección de J. Tapia, con motivo de la construcción de un parque urbano en la zona. La intervención arqueológica estuvo basada principalmente en diversas prospecciones, recogida superficial de material y quince catas arqueológicas (Tapia et al., 2009). Lamentablemente, el registro sedimentario se ha visto claramente alterado por las distintas actividades desarrolladas en la zona, que abarcan desde cultivos hasta escombreras, pasando por una función de trinchera en época de guerra carlista. De esta manera, es fácil entender por qué los restos arqueológicos en posición primaria en el cerro de Ametzagaina son increíblemente limitados. A esta situación debemos añadir la ausencia de materiales orgánicos (huesos, restos vegetales, fauna o microfauna) susceptibles de ser datados por radiocarbono, por lo que la adscripción cronológica/cultural viene derivada de los conjuntos líticos encontrados. El material lítico se localizó en dos áreas principales: el conjunto de la loma este (conjunto E) y el de la oeste (conjunto W), con una mayor densidad en ambas cimas. El conjunto E está conformado por 1500 piezas, de las cuales 370 se encuentran retocadas (modo abrupto, buril y écaillé, principalmente). La composición general de esta serie y la presencia de elementos tales como buriles de Noailles conducen a situarla en una cronología gravetiense. El conjunto W cuenta con 992 retos, de los cuales 159 presentan retoques (modo buril, simple, abrupto, écaillé y plano), encajando también en una cronología gravetiense. La información extraída del análisis de ambos conjuntos líticos apunta a una ocupación continua del área y un desarrollo de actividades económicas diversificadas (Tapia et al., 2009).

El hallazgo del yacimiento de Ametzagaina conllevó un cambio sustancial en el entendimiento que imperaba años atrás sobre los patrones de asentamiento durante el Gravetiense cantábrico y pirenaico occidental. En esta zona podemos encontrar otros asentamientos de similar tipología, por ejemplo Tercis (Normand, 1993), Prado (Sáenz de Buruaga et al., 2005), Pelbarte (Sáenz de Buruaga, 2004), Mugarduia Sur (Barandiarán-Maestu et al., 2007; 2013) o Irikaitz (Arrizabalaga et al., 2003), entre otros. Ametzagaina rompe con el tradicional imaginario que limitaba el hábitat humano a zonas de cueva. Esto, unido al hallazgo de yacimientos en territorios del interior de la Cuenca Vasco-Cantábrica, en altitudes superiores a los 500 m, llevó a reformular las teorías historiográficas tradicionales e impulsó el ejercicio de prospecciones en otros territorios (Arrizabalaga e Iriarte-Chiapusso, 2010).

La comarca de San Sebastián está situada en el nordeste del Territorio Histórico de Gipuzkoa. El clima de la zona es marcadamente oceánico, caracterizándose por unas precipitaciones que superan los 1500 mm anuales, consecuencia de la influencia marítima directa y unas temperaturas suaves (la media anual es de 13.2°C). Respecto a la morfología

del paisaje, podemos distinguir tres grandes unidades: la cadena terciaria costera, la ensenada de Zurriola y la bahía de la Concha. El relieve de la zona cuenta con fuertes pendientes y acantilados en la costa, fruto de litologías de areniscas cuarzosas, cemento calcáreo y delgados niveles arcillosos; depósitos fluviales recientes en lomas y colinas de escasa altura y una serie de “cortes” típicos del relieve por parte de los ríos Oiartzun, Urumea y Oria. La vegetación predominante en la actualidad son las praderas destinadas a la actividad agropecuaria y las repoblaciones forestales, fundamentalmente de pino insigne, que rara vez se intercalan con bosques de frondosas de robles y hayas (Sáez, 1998).

La razón fundamental por la cual decidimos incluir este yacimiento en la presente Tesis Doctoral fue contar con un registro del Pleistoceno, que, posteriormente, pudiéramos comparar con la información proporcionada por los depósitos de época holocena. En concreto, uno de los puntos en los que hemos puesto nuestro foco de atención es observar el comportamiento de las tendencias de hongos coprófilos y comprobar si es posible discernir abundancias derivadas de herbívoros salvajes y domésticos.

IV.3.1.2. Descripción de las muestras y adscripción estratigráfica

Las seis muestras para el estudio palinológico de este yacimiento fueron tomadas por María José Iriarte-Chiapusso en la Cata 7 del yacimiento, junto a la trinchera carlista, siguiendo un intervalo de muestreo de 5 cm. La razón de su elección fue la presencia de un testigo residual de hasta más de 50 cm de potencia intacta, formado por tres capas edáficas (superficial, media y base descompuesta). Contrariamente a lo que en un primer momento se pudiera pensar, el hecho de haber creado los terraplenes de las trincheras favoreció la conservación de dicho testigo. Todas las muestras están adscritas a una cronología gravetiense, siendo su correspondencia la siguiente:

- Nivel III: muestras 1 a 3.
- Nivel II: muestras 4 a 6.
- Nivel I: no se recogió por corresponder al terraplén de la trinchera carlista y estar, por lo tanto, removido.

IV.3.1.3. Resultados

Hemos elaborado dos diagramas con los resultados del análisis de NPP del yacimiento de Ametzagaina. El primero de ellos muestra el registro completo del depósito (Fig. IV.3.1.2) y el segundo es un diagrama resumen (Fig. IV.3.1.3).

MUESTRA 1

La secuencia, que se inicia en esta muestra, se caracteriza principalmente por el registro de HdV-305, un tipo de preferencias ecológicas desconocidas, y que, en esta muestra en concreto, cuenta con unos porcentajes del 30,4%. Por otra parte, destacan los porcentajes del hongo coprófilo ocasional HdV-205 (10,5%) y de *Sordaria* (6,3%). Aunque más reducidos, también son de reseñar las abundancias de HdV-20 (3,9%), tipo relacionado con las condiciones ambientales de menor humedad, así como de *Pseudoschizaea* (3,7%), microfósil asociado a procesos erosivos. Asimismo, llaman la atención los resultados de las esporas de hongos descomponedores de madera, como son *Coniochaeta* o UAB-38.

MUESTRA 2

Se mantienen las mismas tendencias que en la muestra anterior, al igual que el protagonismo del taxón HdV-305 (29,2%), a pesar de ser el valor porcentual más bajo de la secuencia de Ametzagaina. Aparte de ese tipo, entre los microfósiles de ecología desconocida/no-específica, es de reseñar el comportamiento ascendente de EMA-64 (10,5%) y TM-C3 (4,2%). Destaca la caída brusca de los indicadores de condiciones ambientales de menor humedad y de los descomponedores de madera, algo que queda bastante bien reflejado en determinados tipos como HdV-20 (0,8%) y *Coniochaeta* (2,4%), respectivamente.

MUESTRA 3

Los porcentajes más elevados siguen siendo los de HdV-350 (38,1%). Continúa el incremento sostenido de hongos coprófilos estrictos (10,9%). Es en esta muestra en la que se dan unos porcentajes más elevados de indicadores de erosión, gracias a la tendencia de *Pseudoschizaea* (4,4%) y una recuperación de los hongos descomponedores de madera (10,2%), derivado especialmente del aumento de UAB-38 (7%). Por primera vez en toda la secuencia registramos el parásito *Tilletia* (0,2%) a la par que se logra el máximo valor porcentual de *Kretzschmaria deusta*. (3,3%). Por otra parte, los estomas presentan el máximo de toda la secuencia (3%).

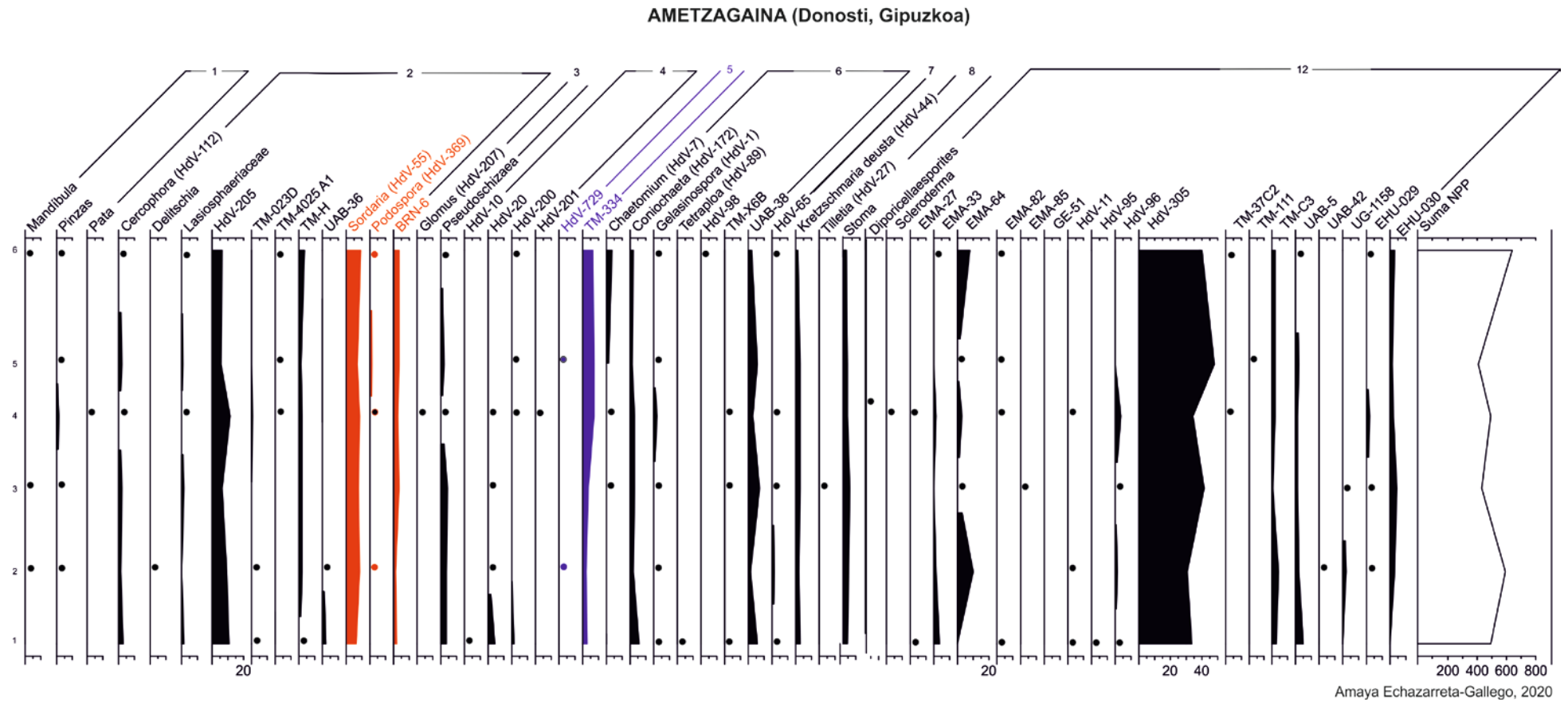


Figura IV.3.1. 2. Diagrama de resultados de Ametzagaina (Donosti, Gipuzkoa)

MUESTRA 4

La espora del hongo de naturaleza desconocida HdV-350 sigue siendo el taxón mayoritario de nuestra secuencia (31,4%). La Sordariaceae HdV-205 muestra su máximo en esta muestra (10,9%), siendo considerable el porcentaje de hongos coprófilos ocasionales (13,9%). Se dan los porcentajes más elevados de restos de Animalia de todo el registro (2%). Las tendencias descritas anteriormente se repiten, siendo la única diferencia reseñable la del incremento de indicadores de humedad (7,2%).

MUESTRA 5

Es la muestra con un menor número de microrrestos no polínicos, 407. La espora de naturaleza desconocida, HdV-305 supone casi la mitad porcentual de los microfósiles hallados en esta muestra (48,1%), algo a destacar a pesar de que no sea posible ir más allá en su interpretación ecológica. En esta muestra se da el máximo de humedad (7,4%) y se recuperan ligeramente las abundancias de esporas asociadas a la descomposición de la madera (8,8%).

MUESTRA 6

Esta ha sido la muestra con un mayor número de microrrestos (641). El taxón HdV-350 cuenta con unos valores del 38,5%. Aparte, destaca el máximo de hongos coprófilos estrictos (13,7%), el menor índice de indicadores de erosión (0,5%) y de condiciones de sequedad ambiental (0,2%).

El paisaje vegetal de Ametzagaina estaba dominado por un estrato herbáceo-arbustivo. La particularidad de este registro frente a la señal polínica habitual de los yacimientos gravetienses de la región cantábrica son los elevados porcentajes de polen arbóreo, y sobre todo, el predominio de los taxones caducifolios, especialmente *Corylus* y *Alnus*. Este hecho, sumado a la composición taxonómica y dinámica de especies del estrato herbáceo-arbustivo, refleja unas condiciones benignas que facilitaron el establecimiento de asentamientos al aire libre. En este estrato es de destacar la curva de las ericáceas, con una tendencia en dientes de sierra y la abundancia y relativa estabilidad de las poáceas. Las herbáceas relacionadas con un mayor índice de humedad son abundantes en toda la secuencia, especialmente en las muestras 1, 3 y 4. Las esporas, especialmente las triletes, son muy abundantes en el paisaje de la zona denotando un grado de humedad superior al de otros registros de la misma época cultural (Tapia et al., 2009; Calvo et al., 2012).

AMETZAGAINA (Donosti, Gipuzkoa)

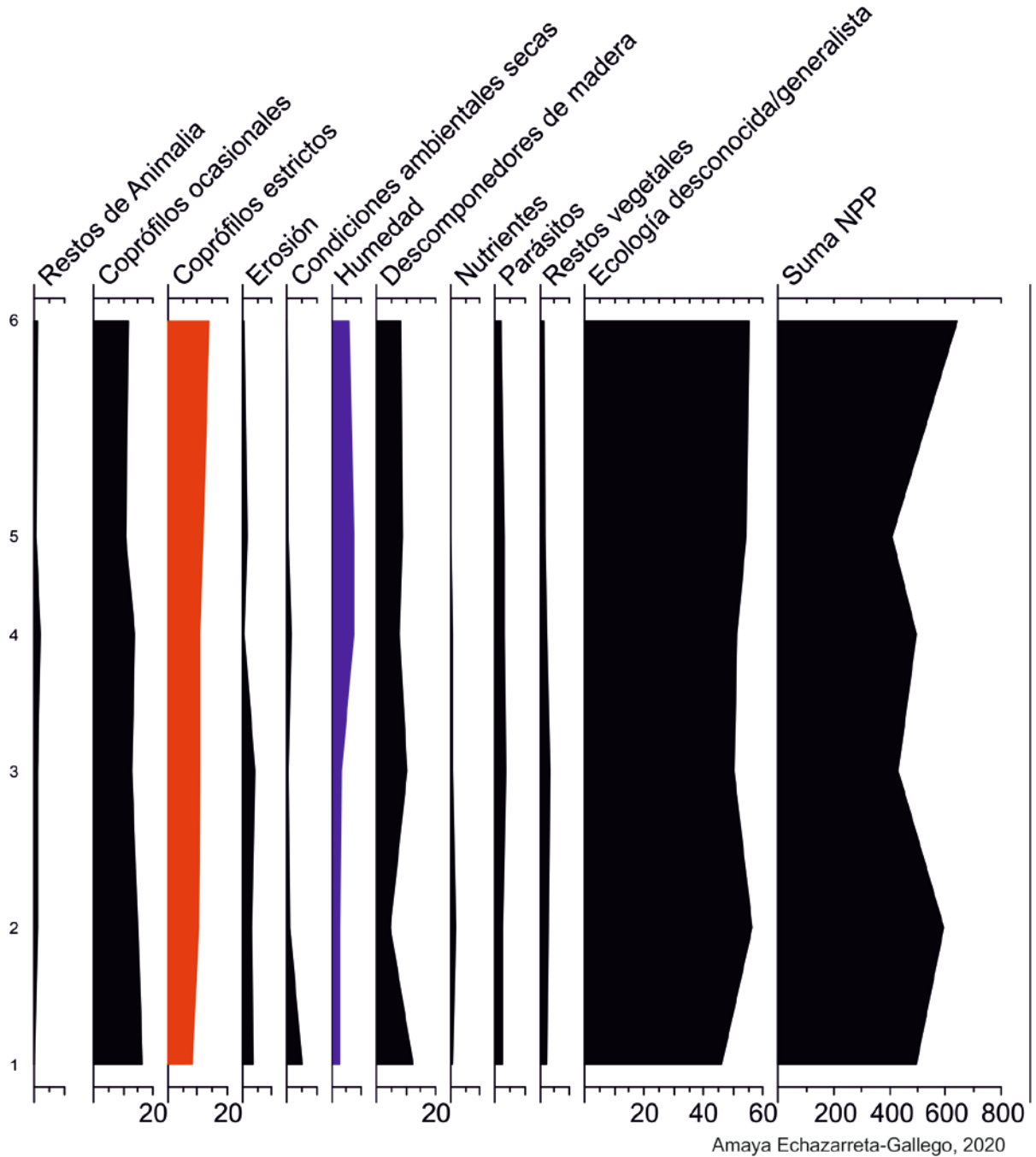


Figura IV.3.1. 3. Diagrama resumen del yacimiento de Ametzagaina

IV.3.1.4. Síntesis

En términos generales lo más destacable del análisis de microfósiles no esporopolínicos en Ametzagaina es la gran cantidad de restos registrados, alcanzando los 641 microorganismos en la sexta y última de las muestras. Sin duda alguna, el conjunto de condiciones ambientales, sedimentológicas y geoquímicas del yacimiento

de Ametzagaina favorecieron, tanto la conservación polínica, como de los restos no esporopolínicos, permitiéndonos ampliar la información disponible de la evolución climática durante el Gravetiense en el litoral cantábrico. Otra particularidad a destacar es la relativa homogeneidad de las curvas, en las que no se dan comportamientos en dientes de sierra, bruscos o radicales en las dinámicas de los taxones.

Los restos de Animalia, en los que los principales componentes suelen ser los Acari (mandíbulas, pinzas, patas), no llaman especialmente la atención en el registro de Ametzagaina. De hecho, su máximo se alcanza en la cuarta muestra con tan sólo un 2% de representación y en el resto de la secuencia ronda el 1%.

Sin duda alguna, ante el diagrama, uno de los aspectos que más nos ha llamado la atención ha sido el paulatino incremento de los hongos coprófilos estrictos a lo largo de la secuencia, indicando una mayor presencia de herbívoros en los alrededores en épocas más recientes. Lamentablemente, la naturaleza ácida del sedimento de Ametzagaina ha hecho imposible la conservación del registro faunístico (Calvo et al., 2012). Por lo tanto, ante la ausencia de fauna, no podemos saber qué tipo de especies predominaban en el entorno. Otra de las características de este yacimiento es que en él no registramos las tres especies propias de este grupo ecológico (*Podospora*, *Sporormiella*, *Sordaria*), a falta de *Sporormiella*. *Sordaria* es el taxón más representativo y que presenta el mismo comportamiento ligeramente ascendente que el propio conjunto.

A diferencia de los hongos coprófilos estrictos, los ocasionales presentan una tendencia descendente hasta la penúltima muestra (a pesar del ligero incremento porcentual en la cuarta) para luego protagonizar un aumento del 2% en la muestra 6. Hemos de destacar los tipos HdV-205, *Cercophora* y TM-H ya que son los únicos de este grupo ecológico que cuentan con una curva continua. A pesar de ello, tan sólo el primero, la Sordariaceae HdV-205 presenta en todas las muestras valores superiores al 1%.

En relación a los indicadores de erosión, llama la atención que los valores se deriven principalmente de *Pseudoschizaea*, siendo la aparición de *Glomus* puntual en la cuarta de las muestras cuando en el resto de análisis de la presente Tesis Doctoral, la tendencia suele ser justo la contraria. Asimismo, podemos intuir cierta coincidencia de

los momentos de mayor erosión (primera mitad del diagrama) con los de condiciones ambientales menos húmedas.

Resulta revelador el incremento de los indicadores de humedad a la par que se reducen los *proxies* relacionados con condiciones ambientales más secas. Dicha tendencia se puede apreciar tanto en el registro de NPP como en el de polen (Ranunculaceae, Apiaceae, Cyperaceae, Juncaceae, *Typha*, Liliaceae) y las esporas, abundantes y con una curva continua en el registro de Ametzagaina. Esto volvería a ser reflejo de las fases interstadiales que se suceden a lo largo del OIS 2 y que se detectan en mayor o menor medida en otros depósitos como Amalda (Dupré-Ollivier, 1989) o Mugarduia Sur (Iriarte-Chiapusso, 2013), aparte del que nos ocupa. En todos ellos se observa un aumento de la humedad y de la temperatura, alejándose de las condiciones frías y secas de la fase anterior.

La curva de hongos descomponedores de la madera es algo más irregular que la del resto de grupos, especialmente al comienzo de la secuencia. Su dinámica no la hemos podido correlacionar con la de otros grupos ecológicos, como podrían haber sido los indicadores de humedad. Sin duda alguna, los principales representantes de este grupo son *Coniochaeta* y UAB-38.

Por último, no podemos olvidar mencionar los valores porcentuales del parásito *Kretzschmaria deusta* en todas las muestras. Más allá de la conclusión de que ciertas especies arbóreas pudieran estar sufriendo el ataque de un hongo parásito, que suele derivar en podredumbre de la madera, debemos centrar nuestra atención en que dicha especie nos está indicando ciertas condiciones climáticas benignas, ya que sus huéspedes suelen ser especies caducifolias (*Acer*, *Alnus*, *Castanea*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia*, entre otros) (Innes et al., 2006). Estos resultados son coherentes con lo observado en el análisis polínico. Además, a diferencia de lo que puede ocurrir con el polen, que, en función de la capacidad de producción y dispersión de la planta puede llegar a ofrecernos una visión regional del paisaje, las ascosporas de *Kretzschmaria deusta* reflejan a una distancia relativamente corta (varios metros) de los árboles huésped (van Geel, 1978).

Lamentablemente y siguiendo la dinámica habitual, la mayor parte de los microfósiles no esporopolínicos conservados en Ametzagaina son de ecología

desconocida o generalista, rondando en todas las muestras el 50%. Entre ellos destaca HdV-305 por su abundancia y continuidad, seguido de EMA-64, TM-C3 y UAB-5.

Por lo tanto, gracias a los datos aportados por los microfósiles no esporopolínicos del registro de Ametzagaina, podemos observar cómo, a lo largo de la secuencia van aumentando simultáneamente las esporas de hongos coprófilos, y por ende, la presencia de herbívoros en la zona, así como las condiciones de mayor humedad.

En el análisis de microfósiles no esporopolínicos de Ametzagaina, hemos registrado una serie de tipos que no hemos podido asociar a los publicados en la literatura hasta el momento: EHU-029 y EHU-030. Su correspondiente ficha se halla en el apartado de Anexos “Descripción de nuevos microfósiles no esporopolínicos” (Anexo VIII.1).

IV.3.2. LOS HUSOS I

El yacimiento de Los Husos I forma parte del registro fósil de microfósiles no esporopolínicos de esta investigación. Este, a diferencia del anterior, pertenece a cronologías holocenas y se localiza en la Sierra de Cantabria.

IV.3.2.1. El depósito

Los Husos I es un abrigo bajo roca localizado en la Sierra de Cantabria, concretamente en el municipio de Elvillar (Araba) (Fig. IV.3.2.1). Este fue excavado por J. M. Apellániz entre 1965 y 1970, quien distinguió una secuencia cultural que abarcaba el Neolítico, el Eneolítico, Bronce, Edad del Hierro y Romanización. Posteriormente, desde 1999 hasta 2001, el equipo dirigido por J. Fernández Eraso reavivó la investigación de este abrigo, con el fin de obtener más dataciones radiocarbónicas así como llevar a cabo análisis de fauna, arqueobotánicos y sedimentológicos (Fernández-Eraso, 2000). En él se distinguen dieciséis niveles que abarcan desde el Neolítico Antiguo hasta época romana.



Figura IV.3.2. 1. Abrigo de Los Husos I (Elvillar, Araba)

- Nivel I (425-570 cal AD; 230-350 cal AD): contiene abundantes fragmentos de cerámica tipo *terra sigillata* tardía con decoraciones en círculos, otras hechas a mano, restos de vidrio y de fauna.
- Nivel II (410-625 cal AD; 390-550 cal AD): también contaba con cerámica hecha a mano, a fuego reductor y sin decoraciones, restos de fauna y un fragmento de hierro.
- Nivel III (1375-1020 cal BC): se vuelven a registrar restos de fauna, un núcleo de sílex y fragmentos de cerámica.
- Nivel IV (1750-1520 cal BC): un asa de orejeta acompaña a otros fragmentos cerámicos lisos o con ungulaciones.
- Nivel XII (2580-2430 cal BC): se encontraron restos humanos, cerámicas que continúan la tendencia descrita hasta ahora, una punta de punzón en hueso, fragmentos de sílex y una lámina de cuarcita.
- Nivel XIII (3800-3300 cal BC): conviene destacar el registro de un hogar.
- Nivel XIV: arqueológicamente, destacan restos de cerámicas, un segmento de círculo de retoque abrupto bipolar y una laminita de cristal de roca.
- Nivel XV (4790-4510 cal BC): se vuelve a repetir el conjunto de fragmentos cerámicos hechos a mano, algunos de ellos decorados mediante impresiones, y restos de sílex.
- Nivel XVI (5320-5040 cal BC): descansa directamente sobre la roca madre, cuenta con restos de cerámica, un asa en orejeta y restos líticos en sílex (punzón, láminas, lascas). La interpretación del uso de este yacimiento es que contó con un papel de refugio temporal y esporádico durante época romana, fue empleado como redil o establo en el Calcolítico (período en el que también se registran inhumaciones), Bronce y tal vez durante la Edad de Hierro, mientras que en el Neolítico las ocupaciones humanas fueron esporádicas (Fernández-Eraso 2000, 2001).

Podríamos afirmar que lo más característico son los niveles de establo, que abarcan del nivel XI (Calcolítico, 2210-1970 cal BC), hasta el III (Edad del Hierro, 1375-1020 cal. BC.). Se localizan en una zona que se vio permanentemente encharcada

debido al aporte hídrico de un manantial al fondo del abrigo. Esta circunstancia favoreció la formación de una capa negruzca cuya composición química se basa en ácidos húmicos procedentes de los residuos orgánicos del ganado (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008). De este modo, fue posible la conservación de cuatro agujeros de poste de cronología calcolítica. En dichos niveles se preservaban depósitos de barro y cuñas de piedra, así como acumulaciones de masas carbonatadas y una gran cantidad de marcas, probablemente derivadas del pisoteo de los animales. Estos resultaron determinantes para conducir su interpretación hacia un uso en términos pecuarios (Fernández-Eraso, 2007).

La Sierra de Cantabria es una alineación montañosa formada por calizas del Cretácico de unos 40 km de largo que separa el ambiente subatlántico o submediterráneo propio de las comarcas centrales de Álava del mediterráneo de la Rioja Alavesa. Su carácter estrecho y su escaso desarrollo transversal le confieren un aspecto de muralla entre ambas vertientes, a pesar de que existen varios pasos naturales que han sido utilizados desde la antigüedad. En ella podemos distinguir tres sierras yuxtapuestas que, de este a oeste, son la de Codés o Joar (1414 m), Cantabria propiamente dicha (Palomares 1436 m) y Toloño (1271 m), en las que la altitud nunca desciende de los 900 metros. La vegetación característica del entorno está formada por carrascales montanos subhúmedos, bujedos y quejigales. Sin embargo, en la otra cara de la Sierra, menos abrupta, la vegetación dominante sería el hayedo con boj, que se vería favorecido por la acumulación de humedad de procedencia norte (Aseginolaza-Iparraguirre et al., 1989). Desde el pie de la sierra de Cantabria hasta el cauce del río Ebro se extiende la Rioja Alavesa, que forma parte de la depresión del Ebro. La vegetación de esta zona está fuertemente alterada por la actividad antrópica, siendo mayoritarios los cultivos de vid y cereal, con algunos reductos de encinares y vegetación ruderal-nitrófila en aquellos lugares de imposible acceso para las labores agrícolas (Gómez Piñeiro et al., 1999).

En ella podemos encontrar altas concentraciones de espacios y materiales arqueológicos, tales como yacimientos al aire libre, abrigos, cuevas y arquitecturas funerarias. El caso que nos ocupa, el abrigo de Los Husos I (y Los Husos II, recogido en el próximo capítulo)⁵, se localiza en la propia sierra de Cantabria (Elvillar, Álava), a 829 m de altitud, acompañando a otros muchos yacimientos situados en ambas

⁵ Coordenadas U.T.M: X-537026; Y-4717033

vertientes: Peña Colorada (Meano-Navarra) (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008), Peña Larga (Fernández-Eraso, 1997), Burrubiel y Balanciego (Cripán, Álava) (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008), San Cristóbal (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008; Polo-Díaz et al., 2016), Peña Parda (Laguardia, Álava) (Fernández-Eraso, 2000, 2001, 2003a), el payo Carrascosa (Laguardia, Álava) y Las Yurdinas II (Peñacerrada, Álava) (Fernández-Eraso, 2000, 2001, 2003b) en la vertiente norte de la Sierra. Según J. Fernández-Eraso (2007), los tipos de uso detectados en todos los abrigos y en las cuevas y simas de la Sierra se pueden sintetizar de la siguiente manera:

- Refugios temporales relacionadas con la caza (Peña Larga -nivel VI-, Los Husos I -nivel XVI- o Los Husos II -niveles VI y IX -).
- Inhumaciones (Las Yurdinas II, Peña Larga -nivel III-, Los Husos I -capa XII-, Los Husos II -nivel III-, San Juan ante Portam Latinam).
- Rediles de animales domésticos (Los Husos II -niveles VI, V y IV-, Los Husos I -capa XI- o el abrigo de San Cristóbal). Resulta necesario comentar ciertas características de esta tipología de yacimientos: Parece ser que el proceso deposicional se define por una importante acumulación de residuos (excrementos, hierbas, tierra, piedras) en un breve período de tiempo. El número de cabezas de ganado, la duración del ciclo de estabulación y las características del sedimento son factores clave para su preservación e identificación. Cuando ese período de estabulación finaliza, tal y como reflejan las fuentes arqueológicas y etnográficas, los restos se suelen amontonar para proceder a su quema y, por ende, al saneamiento del yacimiento. Sobre estas capas, se desarrollan los procesos postdeposicionales (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008).

La adopción de prácticas económicas propias de sociedades productoras es relativamente temprana en la Rioja Alavesa, sin que Los Husos I (y II) sean una excepción (Peña Chocarro et al. 2005, Iriarte-Chiapusso 2009, Fernández-Eraso et al., 2015). Asimismo, las prácticas ganaderas, al menos en la zona de nuestro estudio, tienen lugar en las mismas fechas que la agricultura. La ocupación de los abrigos de la Sierra como rediles supone un aprovechamiento de los propios

recursos vegetales para alimentar al ganado. Este hecho propició que algunas de las especies vegetales fueran taladas y sufrieran un retroceso inevitable a lo largo del tiempo (Ruiz-Alonso y Zapata, 2003).

Las técnicas de micromorfología y microsedimentología han permitido confirmar el uso de Los Husos I a modo de redil, resultando imprescindibles a la hora de comprender los procesos de formación de las complejas estratigrafías (Fernández-Eraso y Polo-Díaz, 2008; Polo-Díaz et al., 2016; Polo-Díaz y Fernández-Eraso, 2008). Gracias a estas disciplinas, se ha llegado incluso a identificar los momentos en los que se interrumpe este tipo de uso en los abrigos, cómo se gestionaban los residuos acumulados mediante el amontonamiento y la quema periódica, así como la separación y distribución del espacio según las tareas allí realizadas (redil o actividades domésticas) (Fernández-Eraso et al., 2017).

Los sitios arqueológicos relacionados con las prácticas ganaderas son una importante fuente de información para el conocimiento de las sociedades prehistóricas. Un importante número de abrigos bajo roca datados entre el Neolítico y la Edad de Bronce han sido caracterizados por toda Europa, coincidiendo en la particularidad de las quemas periódicas del estiércol con el fin de reducir su volumen y eliminar parásitos (Vergès et al., 2016). El estudio de estos contextos arqueológicos ha sido abordado desde una perspectiva multidisciplinar en la que la Arqueobotánica puede contribuir a arrojar luz sobre la reconstrucción del paisaje vegetal de la época, la ocupación estacional, el tipo de recursos vegetales, el uso del espacio doméstico, los procesos tafonómicos acaecidos, la gestión del bosque y la presencia de taxones domésticos ligados a la agricultura o a las prácticas ganaderas (Shahack-Gross, 2011; Vergès et al., 2016).

La razón principal por la cual hemos seleccionado este yacimiento (y por extensión el de Los Husos II) es la oportunidad de investigar la señal de microfósiles no esporopolínicos, especialmente la de los hongos coprófilos, en un contexto de redil y actividad ganadera. De esta manera, el objetivo fundamental era conocer si es posible averiguar mediante los resultados la presencia de un número considerable de herbívoros domésticos.

IV.3.2.2. Descripción de las muestras y adscripción estratigráfica

En octubre de 2001, M.J. Iriarte-Chiapusso recogió 40 muestras sobre el cantil este de Los Husos I, en el cuadro G4, con el objetivo de completar el contexto del yacimiento mediante su análisis palinológico. Atendiendo a la secuencia arqueológica del yacimiento:

- Época romana:
 - Nivel I: muestra 40
 - Nivel II: 39 y 38.
- Edad de Hierro:
 - Nivel III: muestras 37 y 36
 - Nivel IV: 35 (IV)
 - Nivel VI: de la 34 a la 28
 - Nivel VII: 27 y 26.
- La Edad de Bronce:
 - Nivel VIII: 25 (VIII).
- Calcolítico:
 - Nivel IX: muestras 24 y 23
 - Nivel X: de la 22 a la 20
 - Nivel XI: de la 19 a la 17
 - Nivel XII: de la 16 a la 14
 - Nivel XIII: de la 13 a la 10
 - Nivel XIV: 9.
- Neolítico:
 - Nivel XV: muestras 8 a la 6.
 - Nivel XVI: 5.
 - Nivel XVII: de la 4 a la 1.

IV.3.2.3. Resultados

A continuación, exponemos los resultados del análisis de microfósiles no esporopolínicos del yacimiento de Los Husos I (Fig. IV.3.2.2; Anexo VIII.3). Al igual que otros de los depósitos analizados (cuando ha sido posible), presentamos los datos en función de la zonación de NPP registrada en el diagrama.

ZONA 1 (MUESTRAS 1-6, 457-406 CM)

Esta primera zona se caracteriza por una cierta estabilidad porcentual, sin grandes variaciones en las abundancias totales de microfósiles no esporopolínicos. Nos encontramos el mayor número de restos de Animalia de todo el registro de Los Husos, concretamente en la muestra 3. Respecto a la presencia de hongos coprófilos ocasionales, es de destacar la abundancia de TM-398 en la primera de las muestras (25%). BRN-6, correspondiente a *Podospora*, sería el único representante de los hongos coprófilos estrictos de este nivel con un porcentaje del 6,3% en la primera de las muestras. Llama la atención la abundancia del alga extinta *Pseudoschizaea*, especialmente en la base de esta secuencia (31,3%). En esta zona, los indicadores de condiciones ambientales más secas no destacan demasiado, siendo HdV-200 el único representante en la muestra 4 (7,1%). En cambio, los NPP relacionados con la humedad alcanzan porcentajes del 60%, gracias, principalmente, al registro de TM-334. Aunque en densidades menos notables que en las zonas posteriores, ya desde la base de la columna podemos apreciar la elevada presencia de estomas tan particular de este yacimiento (muestra 4: 35,7%). En relación a los NPP de ecología generalista o desconocida, lo más reseñable es la escasa diversidad tipológica de los microfósiles encontrados (GE5-1, TM-C3, UAB-5 y UG-1080) a pesar de que, porcentualmente, suponen un 20% del registro. En esta zona del diagrama no encontramos ningún representante de hongos descomponedores de la madera ni de parásitos. La última de las muestras, la 6, ha resultado del todo estéril.

ZONA 2 (MUESTRAS 7-21, 399-288 CM)

En esta zona el número total de NPP mantiene una tendencia ascendente hasta alcanzar el máximo de la zona en la muestra 17 y protagonizar un brusco descenso hasta la muestra 21, estéril. Los restos de Animalia presentan una dinámica continua en porcentajes bastante discretos (en torno al 4% de media). Entre ellos, el principal representante son las pinzas de ácaros, con el máximo al comienzo de la zona (6,7%). Los hongos coprófilos ocasionales cuentan con una tendencia descendente al comienzo de la zona (muestras 7 a 9) para, posteriormente (muestras 10 a 21), aumentar su representatividad (máximo en la muestra 11: 21,7%) y presentar una dinámica en dientes de sierra. En este grupo ecológico, no hay un taxón predominante, sino que los porcentajes totales se alcanzan de los picos puntuales de tipos como TM-4076C, TM-4026, TM-H y, especialmente, HdV-205. Al igual que en la zona anterior, los hongos

coprófilos estrictos apenas se encuentran representados, con la excepción de *Sordaria* en la muestra 14 (4,8%). Los indicadores de erosión presentan dos grandes cambios. Por una parte, aparece, aunque puntualmente, *Glomus* y por otra, *Pseudoschizaea* pierde su protagonismo y adopta una dinámica en dientes de sierra con el máximo en la muestra 16 (40%). Los indicadores de condiciones ambientales secas son aún más escasos que en la zona anterior (muestra 18: 2% de HdV-200). Respecto a los indicadores de humedad, presentan una tendencia descendente hasta la muestra 15, derivada fundamentalmente de los porcentajes de TM-334, para dar paso a un repunte gracias, tanto a ese taxón, como al pico de *Valsaria* (66,7%). Al contrario que en la zona anterior, en esta sí que vamos a encontrarnos representantes del grupo de hongos descomponedores de madera (máximo en la muestra 10: 12,5%) y parásitos. Entre los primeros, son de destacar *Gelasinospora*, TM-257 y TM-356. El único representante de restos de parásitos es *Tilletia*, que aparece una única vez (muestra 12: 33%). Los estomas presentan dos características principales: porcentajes muy elevados, en torno al 60%, y unas dinámicas muy irregulares. En cuanto a los NPP de ecología generalista o desconocida, el número (muestra 10: 56,3%) y la diversidad de tipos registrados aumenta considerablemente respecto a la muestra anterior. Al comienzo de la zona, continúa el protagonismo de TM-C3, acompañado de UAB-5 y EHU-019. En la zona central, destacan TM-382, TM-4003 y TM-503. Al final de la zona se reducen los porcentajes del grupo ecológico en su conjunto.

ZONA 3 (MUESTRAS 22-40, 288-180 CM)

El número total de NPP es claramente superior en esta zona, aunque mantiene su tendencia irregular. Los porcentajes de Animalia aumentan considerablemente, siendo ahora los restos de pelo el tipo principal (muestra 36: 25%). Los hongos coprófilos ocasionales mantienen su irregularidad pero aumentan, tanto en diversidad, como porcentualmente. Los representantes más significativos son HdV-205 (muestra 23: 33%) y TM-398 (muestra 27: 25%) y es de destacar también la aparición de *Cercophora* y *Delitschia* en la muestra 35. Uno de los principales cambios respecto a las zonas anteriores es el mayor protagonismo de los hongos coprófilos estrictos al final de la secuencia, fundamentalmente de *Sordaria* (muestra 36: 25%). *Pseudoschizaea* apenas aparece representada en esta zona del diagrama, mientras que *Glomus* y *Gigaspora* son los principales representantes del grupo de indicadores de erosión, claramente reducido respecto a las zonas anteriores. Otro de los cambios más evidentes

en esta zona del diagrama es el aumento considerable de HdV-200 como indicador de condiciones ambientales más secas (muestra 38: 48%), a la par que los *proxies* de humedad desaparecen. Los descomponedores de madera siguen manteniendo presencias puntuales, destacando el registro por primera vez en la secuencia de *Chaetomium*, *Rosellinia* y TM-X5B. En relación a los parásitos, el único tipo que hemos registrado es *Kretzschmaria deusta* (muestra 34: 2%). Los estomas mantienen su dinámica en dientes de sierra, siendo esta zona la de mayores abundancias de toda la secuencia. Los NPP de ecología generalista o desconocida disminuyen porcentualmente y en diversidad respecto a la zona anterior, destacando tan sólo los picos de TM-389 y TM-503.

IV.3.2.4. Síntesis

En nuestro imaginario, suponíamos que en los niveles correspondientes a la ocupación del abrigo de Los Husos I como redil para guardar el ganado habría una importante acumulación de microrrestos no esporopolínicos relacionados con esa suerte de actividad económica, a saber hongos coprófilos estrictos (*Sordaria*, *Sporormiella*, *Podospora*), algas indicadoras de la eutrofización del paisaje (Gillet et al., 2010; Ruiz-Zapata, 2006; van der Waal et al., 2011), aumento del número de *Glomus* (Entry et al., 2002), etc. Respecto a la eutrofización del paisaje, sería conveniente explicar que el pastoreo de animales aporta nutrientes a los suelos que influyen la actividad microbiana. De hecho, las heces del ganado suponen un aporte extra de carbono al terreno, mientras que los orines incrementan los niveles de nitrógeno, resultando todo ello en un aumento de la actividad bacteriana, así como de la biomasa existente (Aldezabal et al., 2015).

En nuestro caso, sí que han aumentado los restos de animales (6,5%), pero no es un indicador tan claro respecto a la presencia de ganado, a pesar de que sí que hay estudios que lo acepten (Cugny, 2012). Aparte de ello, uno de los *proxies* más vigilado en la elaboración de este análisis paleopalinológico son los hongos coprófilos. Nos ha llamado la atención la baja concentración general de estos microfósiles, especialmente en las capas correspondientes al redil, que no han sufrido un proceso de quema que pudiera haber conllevado problemas tafonómicos de conservación. De hecho, sí que hemos registrado coprófilos ocasionales tales como TM-398 (1,6%) o HdV-205 (3,3%), pero no hay, para esta capa, ningún resto de *Sordaria*, *Sporormiella* o *Podospora*. Una posible explicación de este fenómeno podría estar en relación con el tipo de gestión del

abrigo, descrita más arriba. En Los Husos I no existen capas de ceniza (*foumier*), consecuencia de la quema de excrementos y sedimento para la higienización del espacio. Es por ello que se ha llegado a plantear el posible uso de dichos residuos como abono para el cultivo, lo que habría eliminado del registro paleopalinológico las esporas de hongos coprófilos. Asimismo, es de reseñar que es en la muestra 17, perteneciente al Calcolítico, el momento en el que se da el mayor porcentaje de *Plantago* (Iriarte-Chiapusso, comunicación personal), empleado tradicionalmente como indicador de actividades pastoriles (siempre teniendo en cuenta otros *proxies*), lo cual puede ayudar a suplir esta escasez de hongos coprófilos en Los Husos I. Por otra parte, el incremento del alga extinta *Pseudoschizaea* relacionada con los eventos de erosión puede explicarse, tal vez, mediante la utilización del abrigo con el fin de resguardar el ganado y la consecuente alteración del terreno. Según los datos polínicos, la antropización del paisaje va en aumento a lo largo de la secuencia, reduciéndose la cubierta arbórea (*Betula*, *Corylus*, *Quercus robur* tp., *Q. ilex* tp y *Pinus*) a favor de las gramíneas, las compuestas y los brezos. Lamentablemente, los indicadores de NPP de la huella humana en el paisaje, como podrían ser los hongos coprófilos, los indicadores de erosión o algunos parásitos, no acompañan a la información proporcionada por el registro de polen fósil (Iriarte-Chiapusso, comunicación personal).

Por otra parte, la tendencia descendente de los indicadores de humedad (*Valsaria*, *Zygnema*, TM-334) coincide con los datos procedentes del polen fósil, en los que la presencia de esporas decae conforme avanzamos a época romana (Iriarte-Chiapusso, comunicación personal).

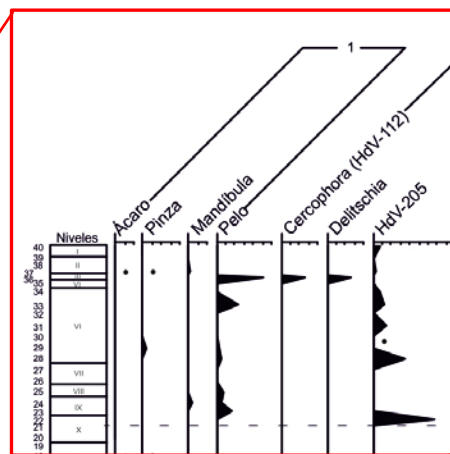
Sin duda alguna lo más característico de este registro palinológico es el elevado número de estomas en prácticamente todas las muestras de la columna. Entre ellas nos hemos encontrado dos tipos distintos, que no hemos sido capaces de asociar taxonómicamente. Esta anomalía podría explicarse en primer lugar por una simple cuestión tafonómica de conservación diferencial en el que los restos de hojas fosilizados se verían claramente favorecidos. Por otro lado, está claro que en el abrigo se sucedieron en el tiempo importantes acumulaciones de hojas, bien de forma natural, procedentes de la vegetación circundante, bien de manera artificial en relación con determinadas actividades como puede ser la adecuación del espacio a la presencia de ganado.

Otro hecho a reseñar es la presencia de *Neurospora crassa* en la muestra número 30, coincidente con un pico HdV-200. Su hallazgo nos ha chocado en la medida que la sucesión de usos del redil no conlleva la quema de residuos orgánicos para la higienización del mismo, como es el caso de Los Husos II. Por lo tanto, la procedencia de dicha espora se puede relacionar con alguna hoguera o incendio natural de los alrededores.

En la muestra 12 hay 26 restos de *Tilletia*, pero desconocemos cuál pudo ser la influencia en el medio, puesto que era una muestra estéril en términos polínicos. Recordemos que este parásito puede atacar a las gramíneas.

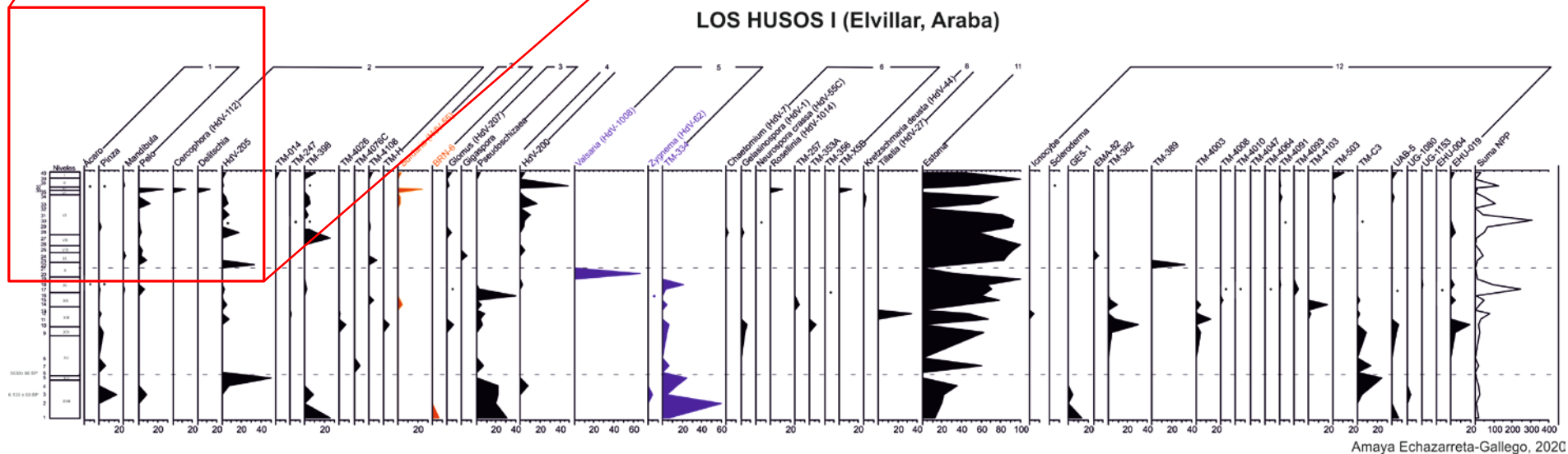
Es bastante característico que, tras la muestra 18, en la que los indicadores relacionados con episodios de erosión alcanzan su máximo, se reduce el número total de los microfósiles no esporopolínicos.

En consecuencia, el análisis de NPP en el abrigo de Los Husos I ha arrojado resultados interesantes sobre la evolución de las condiciones ambientales del entorno y nos ha llevado a reflexionar sobre los procesos tafonómicos que afectan a la conservación de estos microfósiles. Lamentablemente, no hemos podido observar ninguna asociación entre las diferentes etapas culturales y las dinámicas procedentes del registro de microfósiles no esporopolínicos.



El diagrama completo del depósito de Los Husos I se puede consultar en el apartado de Anexos de la presente Tesis Doctoral (Anexo VIII.3)

LOS HUSOS I (Elvillar, Araba)



Amaya Echazarreta-Gallego, 2020

Figura IV.3.2. 2. Detalle del diagrama de Los Husos I (Elvillar, Araba)

IV.3.3. LOS HUSOS II

El yacimiento de Los Husos II forma parte del registro fósil de microfósiles no esporopolínicos de esta investigación. Cuenta con multitud de paralelismos con el anterior depósito, pero, por razones de facilitar la lectura de la investigación, hemos decidido presentar los resultados de ambos por separado.

IV.3.3.1. El depósito

Los Husos II es un abrigo bajo roca localizado en el municipio de Elvillar (Araba), en plena Sierra de Cantabria (Fig. IV.3.3.1). Entre los años 2003 y 2006, J. Fernández Eraso dirigió la excavación de este yacimiento que se encuentra en el mismo complejo conglomerático de Los Husos I. Se trata de una cavidad de forma similar al depósito anterior, aunque de dimensiones más modestas. Este enclave, a pesar de haber sido previamente identificado y sondeado durante las excavaciones de Apellániz en Los Husos I, no había sido estudiado en profundidad hasta los trabajos anteriormente citados, que buscaban aumentar la información procedente de otras ocupaciones en la Sierra de Cantabria. Al igual que en Los Husos I, el nivel I presenta restos de vidrio, metálicos, hueso y fragmentos de *terra sigillata* tardía, que se repiten en el nivel II junto a dientes y algunos huesos. El nivel III cuenta con materiales de época romana y otros de época prehistórica, como raspadores, piezas geométricas y láminas de sílex. En la campaña de 2004 se localizó un agujero de enterramiento con restos de adultos e infantiles y un ajuar formado por ojivas foliáceas, una espátula en hueso y una trivía, entre otros. En el nivel IV, destacan los punzones en hueso, las cerámicas elaboradas a mano, segmentos de círculo y fragmentos de láminas de sílex, así como restos de fauna doméstica y salvaje. En el V, se identificó un agujero de poste, restos de fauna tanto doméstica como salvaje, cerámicas finas, segmentos de círculo, sílex evaporítico y punzones en hueso. El nivel VI contiene abundantes restos cerámicos (destaca un gran vaso de superficie exterior espatulada, delineación cóncava, color negro, borde ligeramente abierto y decoración mediante impresiones), láminas y segmentos de círculo en doble bisel, punzones en hueso y restos de fauna doméstica y salvaje. El nivel VII cuenta con cerámicas lisas, restos de sílex y un punzón en hueso. El nivel IX recoge un par de fragmentos de cerámica impresa, lisa, restos de sílex y de fauna. Finalmente, el nivel X se corresponde a la capa base, siendo arqueológicamente estéril. La interpretación asignada a Los Husos II es la de ocupaciones esporádicas en época neolítica, sucedidas de niveles de establo, que era quemado periódicamente para su saneamiento a finales de esa etapa cultural. El agujero de inhumación pertenece al

Calcolítico y una última ocupación en época romana tardía a modo de refugio o para guardar aperos agrícolas.



Figura IV.3.3. 1. Abrigo de Los Husos II (Elvillar, Araba)

En Los Husos II, la ganadería se documenta ya en fechas de 5320-5040 cal. BC., en tanto que los primeros pólenes de cereales domésticos se atestiguan en 5220-4940 cal. BC (Fernández-Eraso, 2007). La importancia de este yacimiento radica en que se trata del primer redil neolítico localizado en nuestra área de estudio (Fernández-Eraso 2006). Podemos observar una metodología muy característica consistente en el amontonamiento del estiércol y su posterior quema con el objetivo de sanear el espacio. La huella arqueológica que se deriva de estas prácticas es una sucesión bastante particular de capas de cenizas (estériles en lo que a material arqueológico se refiere), carbones y tierras rubefractadas, denominadas *foumiers*, dispuestas de manera anárquica o incluso en montones. También se han localizado agujeros de poste, que van situándose cada vez más hacia el exterior conforme nos encontramos ante cronologías más avanzadas. Este hecho se ha interpretado como un posible aumento del número de cabezas de ganado y una transformación de la gestión del espacio pecuario respecto al caso anteriormente expuesto de Los Husos I. La principal diferencia estriba en que en

Los Husos I, el análisis de los principales componentes químicos arrojaba resultados correspondientes a unos niveles de escasa presencia de partículas de hierro. En esta misma línea, el material arqueológico hallado no presentaba ninguna señal de contacto con el fuego, lo que podría implicar un uso del estiércol en las tareas agrícolas. Además de esta utilidad, el equipo investigador opina que se encuentra ante un yacimiento en el que también hubo ocupación humana, dadas las acumulaciones de cerámica, restos líticos y óseos en la zona más exterior.

El contexto biogeográfico, arqueológico y las razones de elección de este yacimiento para el desarrollo de la presente investigación detalladas en el apartado anterior de Los Husos I son también válidos para este depósito.

IV.3.3.2. Descripción de las muestras y adscripción estratigráfica

En septiembre de 2006, M.J. Iriarte-Chiapusso recogió 40 muestras en el abrigo de Los Husos II.

- Época romana:
 - Nivel I: muestras 39 y 40.
 - Nivel II: de la 36 a la 38.
- Neolítico, redil:
 - Nivel IV: de la muestra 21 a la 35.
 - Nivel V: 19 y 20.
 - Nivel VI: de la 12 a la 18.
- Neolítico:
 - Nivel VII: de la muestra 6 a la 11.
 - Nivel IX: 2.
- Niveles arqueológicamente estériles:
 - Nivel VIII: de la muestra 3 a la 5.
 - Nivel X: 1.

IV.3.3.3. Resultados

Los resultados del análisis de NPP se pueden agrupar en cuatro zonas distintas en el diagrama en función de las similitudes y diferencias observadas entre los diversos grupos ecológicos (Fig. IV.3.3.2; Anexo VIII.4).

ZONA 1 (MUESTRAS 1-6; 408-360 CM)

En esta primera zona, la presencia de restos de Animalia es testimonial, con tan sólo restos de pinzas en las dos primeras muestras (3,5%). Los hongos coprófilos ocasionales cuentan con una presencia notable al comienzo de la secuencia (42,9% en la muestra 6), gracias principalmente al registro de HdV-205, seguido de *Delitschia*, y puntualmente, *Cercophora* y TM-H. Contrariamente, las esporas de hongos coprófilos estrictos son realmente escasas. Tan sólo hemos registrado el tipo *Sordaria* en valores que rondan un 1,5%. Los indicadores de erosión, *Glomus* y *Pseudoschizaea* cuentan con unos valores de en torno al 7%, destacando que es la única zona del diagrama en la que aparece dicha alga extinta. Los indicadores relacionados con condiciones ambientales más secas se ven representados únicamente por HdV-200. A pesar de que los *proxies* de humedad (*Zygnema* y TM-334) tampoco cuentan con grandes abundancias, hemos de señalar que es la zona del diagrama con valores más elevados (4% de media). Los descomponedores de madera son testimoniales en esta zona y no hemos registrado ni indicadores de nutrientes, parásitos ni tipos propios de paisaje vegetal más abierto. No obstante, TM-4108, indicador de zonas boscosas, es uno de los microfósiles más abundantes de la zona. La presencia de estomas es masiva a lo largo de todo el registro, alcanzando el 52,9% en la base. En cuanto a los microfósiles de ecología generalista o desconocida, los valores son reducidos y, además, no se da una gran diversidad, siendo TM-382 el tipo preponderante.

ZONA 2 (MUESTRAS 7-14; 355-325 CM)

Los restos de Animalia desaparecen en esta parte del diagrama. Los hongos coprófilos ocasionales no sólo ven reducidos sus porcentajes respecto a la zona anterior, sino también la variedad de tipos registrados, ya que tan sólo aparece HdV-205 (8% de media). En la misma línea, los hongos coprófilos estrictos también se ven reducidos. En este caso, *Sordaria* desaparece y deja paso a *Podospora*, registrada tan sólo en la muestra 8 en porcentajes del 2,8%. Como ya hemos avanzado, *Pseudoschizaea* ya no se registra más en toda la secuencia y *Glomus* se erige como único indicador de fenómenos de erosión, con una tendencia bastante irregular (máximo en la muestra 12, 35,3%). Aunque con apariciones en forma de pico, los indicadores de condiciones ambientales más secas aumentan respecto a la zona anterior, registrándose, asimismo, HdV-20, que hace su única aparición de la secuencia de Los Husos II. En cambio, los tipos relacionados con la humedad desaparecen. Los descomponedores de madera se ven

reducidos en términos porcentuales y de diversidad, ya que tan sólo contamos con la presencia del tipo TM-016 A-B en la muestra 11. Continuando con la dinámica de la zona anterior, no hemos registrado ni indicadores de nutrientes, parásitos ni tipos propios de paisaje vegetal más abierto. En relación al tipo TM-4108, su tendencia cambia radicalmente al reducirse notablemente a valores máximos del 5,9% (muestra 9). Los estomas siguen contando con una presencia considerable en esta zona del diagrama, también de tendencia irregular. Los microfósiles de ecología generalista o desconocida no destacan demasiado en la zona 2. El tipo TM-382 cede su protagonismo a EHU-019.

ZONA 3 (MUESTRAS 15-38; 321-205 CM)

El número total de NPP es superior en esta zona del diagrama, alcanzando su máximo en la muestra 36 (260). Animalia se ve representado tan sólo por el registro de restos de pelo en la primera muestra de esta zona. Los hongos coprófilos ocasionales cambian su dinámica respecto a la zona anterior, aumentando en número, gracias, principalmente a HdV-205. Cuentan con una dinámica muy fluctuante y de tendencia descendente con valores medios del 23%. Los hongos coprófilos estrictos continúan en la línea de las zonas anteriores. Su presencia es realmente puntual. En este caso, *Podospora* desaparece y deja paso a valores testimoniales de *Sordaria* y, por primera vez en toda la secuencia, *Sporormiella*. *Glomus* cuenta con un registro en dientes de sierra y de tendencia ascendente a lo largo de la zona, alcanzando su máximo en la muestra 36 (91,9%). A diferencia de las zonas anteriores, HdV-200, indicador de condiciones ambientales más secas aumenta considerablemente sus valores, llegando al 75% en la muestra 33, para, posteriormente, desaparecer. Los descomponedores de madera siguen en la misma línea que en las zonas anteriores: presencia puntual de los tipos, aunque, en este caso, a TM-016 A-B se le añaden *Gelasinospora* y *Chaetomium*. Hacen su aparición por primera vez en todo el registro de Los Husos II, los parásitos, con *Kretzschmaria deusta* al final de la zona (valores en torno al 2%) y los indicadores de paisaje vegetal más abierto TM-4035 y TM-4098A). Siguiendo la dinámica comenzada en la zona 2, TM-4108 va reduciéndose poco a poco hasta desaparecer definitivamente a partir de la muestra 34. En relación a los microfósiles de ecología generalista o desconocida, esta es la zona en la que aparecen mejor representados, destacando TM-382 y TM-329.

ZONA 4 (MUESTRAS 39-40, 201-193 CM)

En esta zona desaparecen los restos de Animalia que, puntualmente, se habían registrado en las zonas anteriores. Los hongos coprófilos ocasionales se ven considerablemente reducidos respecto a la zona anterior, lo que se deriva fundamentalmente de la desaparición en el registro de HdV-205. Asimismo, registramos de nuevo *Cercophora*, ausente desde la zona 1 y, por primera vez en la secuencia, *Trichocladium asperum*. Los coprófilos estrictos, sin embargo, cambian radicalmente la que había sido su dinámica hasta el momento, llegando a unos valores del 45% de media en la última de las zonas. El taxón predominante es *Sordaria*, seguido de *Sporormiella*. *Glomus* no queda registrado en la muestra 39 pero sí en la 40 (36,8%). Tras la desaparición de los indicadores de condiciones ambientales más secas en la zona anterior, HdV-200 aparece puntualmente en la última de las muestras. Lo mismo ocurre con el indicador de humedad TM-334. Los descomponedores de madera protagonizan un aumento considerable tanto de sus abundancias (12% de media) como del número de tipos registrado (*Chaetomium*, *Neurospora crassa*, TM-016 C-D, TM-X2B y TM-X5B). A la presencia de *Kretzschmaria deusta*, debemos añadir la del parásito *Trichuris* en la última muestra del registro de Los Husos II. En esta zona, no hemos registrado ningún tipo que nos dé pistas sobre el paisaje vegetal de la zona ni tampoco estomas, cambiando radicalmente su tendencia anterior. Los microfósiles de ecología desconocida o generalista siguen la misma tendencia que en las muestras anteriores, aunque ahora el tipo mejor representado es TM-398.

IV.3.3.4. Síntesis

Al igual que en la secuencia de Los Husos I, la relevancia de la presencia de estomas es indiscutible, sin poder explicar con fiabilidad las causas de esta anomalía.

Sin duda alguna, llama la atención que la mayor acumulación de hongos coprófilos estrictos tiene lugar al final de la secuencia. Además, los porcentajes de estos microorganismos no son especialmente elevados por lo que vuelve a chocar con nuestra hipótesis de partida, según la cual contaríamos con una alta diversidad y prevalencia de hongos coprófilos. Este mayor grado de antropización coincide con los datos polínicos, que muestran un descenso considerable del estrato arbóreo (principalmente de *Corylus* y *Betula*) en época romana (Iriarte-Chiapusso, comunicación personal). Al contrario que

en Los Husos I, *Plantago* no cuenta con valores tan reseñables, moviéndose en torno al 3-8% de la suma polínica total.

Por otra parte, es de destacar que los dos supuestos indicadores de erosión, *Glomus* y *Pseudoschizaea*, cuentan con un comportamiento bastante independiente entre ellos, siendo el alga más abundante en la base de la columna polínica para posteriormente dejar protagonismo a la micorriza arbuscular.

No hay tantos indicadores de humedad como en el caso de Los Husos I. De hecho, al final de la secuencia el ambiente se caracteriza por una sequedad mucho más acusada, contradiciendo la información aportada por las esporas del registro polínico, que se mantienen estables a lo largo de la secuencia para aumentar ligeramente al final de la misma (Iriarte-Chiapusso, comunicación personal).

Es de destacar el registro de un único resto de *Trichuris* en la última de las muestras, que podría proceder del ganado que allí se refugiaba.

La escasez de microfósiles no esporopolínicos en general y de hongos coprófilos en particular coincide con los resultados de la experimentación llevada a cabo en el Mas del Pepet (Rojals, Tarragona) por parte de Vergès (Vergès et al., 2016), quien desarrolló un programa consistente en la quema *in situ* del estiércol con el fin de obtener datos a nivel micromorfológico, geoquímico, arqueobotánico y arqueológico que nos permitieran dar un salto cualitativo en nuestro conocimiento de contextos de redil. En su caso, también contrariamente a lo que habían considerado como hipótesis de partida, la presencia de microfósiles en rediles prehistóricos que habían sufrido quemas periódicas era escaso. De esta manera, la buscada información acerca de la existencia de zonas de acumulación de agua, de materia orgánica en descomposición, los horizontes carbonatados o los episodios de erosión no fue efectiva. La principal hipótesis que ellos plantean es que la pobre representación de dichos organismos se podría ligar a la reducción de la acumulación de estiércol mediante la quema y la limpieza de los corrales. Parece ser que en estos contextos también se les han conservados ciertos restos de invertebrados, que suelen estar asociados a parásitos del ganado.

Lamentablemente, al igual que en el caso de Los Husos I, no hemos podido llevar a cabo asociaciones entre los períodos socioculturales y la dinámica de NPP, salvo, tal vez, un aumento de los procesos erosivos en período romano.

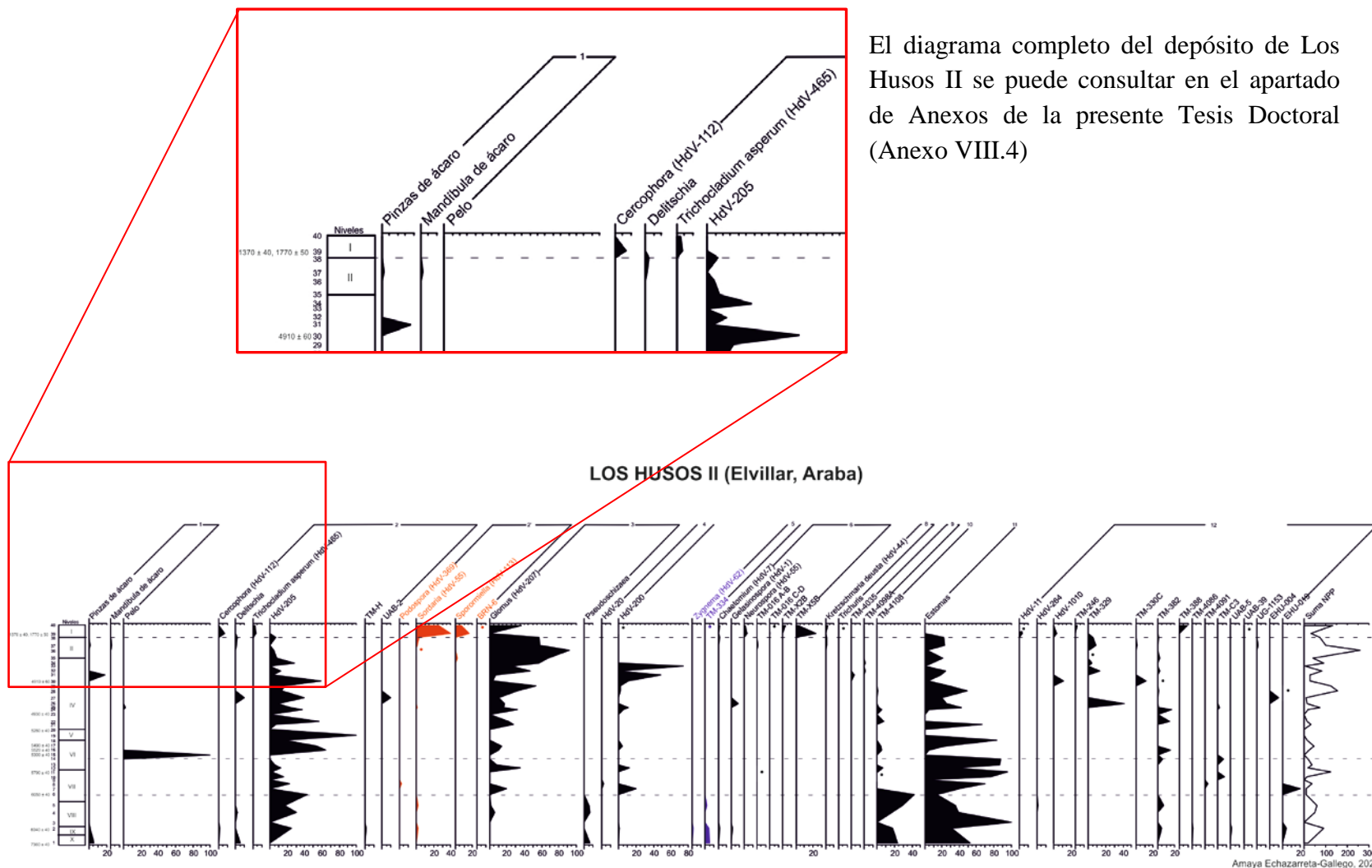


Figura IV.3.3. 2. Detalle del diagrama de Los Husos II (Elvillar, Araba)

IV.3.4. BALTZOLA

El registro fósil de la cueva de Baltzola nos ofrece información sobre el contexto paleobotánico de la Edad de Bronce en el noroeste de nuestra área de estudio

IV.3.4.1. El depósito

La cueva de Baltzola (Dima, Bizkaia) se localiza en una ladera kárstica sobre el barranco del río Indusi, a 360 m de altitud⁶ (Fig. IV.3.4.1). Su ubicación geográfica le sitúa en una zona con fácil acceso a la cuenca del propio río en la que se encuentra y a la cuenca del Ibaizabal (Zapata, 2006).

La secuencia sedimentaria de Baltzola despertó el interés por su contenido arqueológico ya en siglo XIX. Desde entonces hasta la actualidad se han realizado diversas intervenciones, algunas de ellas incontroladas. Se han confirmado diversos períodos de ocupación de esta cueva por parte del ser humano: Musteriense, Magdaleniense, Aziliense, Neolítico y Edad de Bronce.



Figura IV.3.4. 1. Cueva de Baltzola (Dima, Bizkaia)

Entre el año 2006 y 2007, un grupo de arqueólogos e investigadores dirigido por L. Zapata Peña puso en marcha una serie de sondeos mecánicos y arqueológicos en la

⁶ Coordenadas U.T.M.- X: 521.000-524.000, Y: 4.774.000-4.776.000.

Galería Principal de la cueva. Este fue el inicio del proyecto de investigación *Excavación y puesta en valor de la Cueva de Baltzola* (2006-2014) en el que se pretendía dar a conocer el interés arqueológico y estado de conservación del yacimiento. También se intentó localizar, sin éxito, la antigua excavación de 1932 de J.M. Barandiarán. De entre todos los sondeos realizados, se estudió más a fondo una secuencia de 1,60 m de profundidad (S43) en la que se identificaron nueve niveles, desde la Edad del Bronce (datada mediante un hueso de *Bos taurus*) hasta la actualidad en la parte superior del sondeo. En él se hallaron restos vegetales como evidencia del uso de madera como combustible en el interior de la cueva, restos humanos pertenecientes a cuatro individuos, fauna doméstica (bóvido, oveja, cabra, cerdo y perro) y salvaje (ciervo, jabalí, oso pardo y zorro), restos de cerámica en todos los niveles y material lítico, principalmente sílex del flysch en condiciones bastante deterioradas (Regalado-Bueno et al., 2011). Asimismo, se llevó a cabo la recogida de muestras para análisis sedimentológicos, micromorfológicos y palinológicos.

En la actualidad, el entorno de la cavidad se encuentra condicionado por la acción humana, como lo atestigua la extensión del helechal-argomal-brezal, las zonas herbáceas y la escasa cubierta arbórea que fundamentalmente corresponde a plantaciones forestales. Sin esta presión antrópica, dadas sus características biogeográficas, el bosque mixto caducifolio se desarrollaría en este entorno, limitándose la representación del encinar a los afloramientos calizos del karst donde está Baltzola.

El análisis palinológico consta de cinco columnas que abarcan el Pleistoceno superior y el Holoceno. La posibilidad de comparar registros paleolíticos con los de sociedades productoras procedentes del mismo yacimiento fue una de las razones de la elección Baltzola para el desarrollo de esta Tesis Doctoral. Sin embargo, el estudio de las cronologías paleolíticas quedó detenido debido al fallecimiento de la directora y decidimos centrarnos en el contexto de la Edad del Bronce, apoyándonos en la investigación multidisciplinar que se había llevado a cabo.

IV.3.4.2. Descripción de las muestras y adscripción estratigráfica

M. J. Iriarte-Chiapusso efectuó en el año 2007 la recogida de las muestras de polen en el perfil este del sondeo S43 del vestíbulo de la cueva. La secuencia estratigráfica incluye nueve niveles y alcanza una profundidad total de 160 centímetros.

No obstante, se ha comprobado que los cuatro niveles más recientes están alterados y presentan remoción de materiales. Por consecuencia, nuestro estudio se ha centrado en los niveles 9 y 8, correspondientes a la Edad del Bronce (4156 ± 54 cal BP⁷). En total, recogimos ocho muestras en formato columna, cuya distancia de muestreo era de 5 centímetros. La correspondencia de las muestras es la siguiente:

- Nivel 9: muestra 1 (-88,65 cm); muestra 2 (-88,70 cm); muestra 3 (-88,75 cm); muestra 4 (-88,80 cm); muestra 5 (-88,85 cm) y muestra 6 (-88,90 cm).
- Nivel 8: muestra 7 (-88,95 cm) y muestra 8 (-89 cm).

El procesado físico-químico de las mismas siguió las pautas descritas en el capítulo de Metodología.

IV.3.4.3. Resultados y síntesis

Una constante en todo el estudio de los microfósiles no esporopolínicos ha sido el reducido número de restos recuperados, habiéndose identificado únicamente 6 taxones: *Pseudoschizaea*, Sordariales, UAB-48, UAB-5, HdV-90 y *Delitschia* (Tabla IV. 3.4. 1). Además, hemos recuperado un número considerable de estomas.

Lamentablemente, este es el único estudio de NPP de esta Tesis Doctoral que no aporta información significativa debido al escaso número de microfósiles recuperados. La deficiente conservación de este tipo de restos podría estar relacionada con los procesos de quema detectados en el análisis micromorfológico, ya que estos procesos de higienización suelen evitar la proliferación de hongos (Vergès et al., 2016).

El número de estomas cuantificados en la secuencia de Baltzola varía notablemente según las muestras (de 3 a 304). Las que menos restos contienen son las muestras 7, 6, y 2 (3, 13 y 29 estomas respectivamente), las número 4, 1 y 5 oscilan entre 51 y 85, y las muestras 8 y 3 son las que cuentan con valores significativos (191 y 304, respectivamente). Consideramos que la significativa presencia de estomas en algunas de nuestras muestras puede guardar relación con el depósito de restos vegetales en el suelo de la cueva.

⁷ La datación se ha obtenido de un fragmento de pelvis de *Bos taurus* procedente del corte sur del sondeo S43.

NPP									
Muestras	Niveles	<i>Pseudoschizaea</i>	Sordariales	<i>Delitschia</i>	UAB-5	UAB-48	HdV-90	Indeterminado	Estomas
1	IX	3	8	-	-	-	-	3	62
2	IX	1	-	-	-	-	-	1	29
3	IX	2	8	-	18	20	1	5	304
4	IX	2	2	-	-	1	-	-	51
5	IX	5	2	-	1	-	-	-	85
6	IX	4	-	6	-	-	-	2	13
7	VIII	6	-	-	-	-	-	13	3
8	VIII	12	-	-	3	3	1	5	191

Tabla IV.3.4. 1. Resultados de NPP de la Cueva de Baltzola (Bizkaia)

IV.3.5. BELATE

La turbera de Belate (Ultzama, Navarra) es el depósito natural analizado en la presente investigación y nos ofrece información sobre la evolución paleoambiental desde el Holoceno inicial (aproximadamente desde el 8165-7982 cal BP datado en la base) en el Prepirineo navarro. Además, nos ayuda a complementar los resultados obtenidos de los yacimientos arqueológicos.

IV.3.6.1. El depósito

La turbera de Belate⁸ supone un complejo mosaico de medios turbosos y suelos secos con una extensión de aproximadamente 40 ha, ubicada en la región de Ultzama, al norte de Navarra y a 835 m de altitud (Fig. IV.3.5.1). Está situada en el Valle de El Cerrado, rodeada por montañas de entre 900 y 1400 m, en la divisoria de aguas cantábrico-mediterráneas. El aporte hídrico a esta cuenca procede, por una parte, de las laderas y algunos manantiales y, por otra, del drenaje natural mediante los sumideros de la parte norte y suroeste. El bioclima es templado y las precipitaciones medias anuales superan siempre los 1500 mm. La litología de la zona alberga depósitos cuaternarios de gravas, arenas y arcillas en las zonas llanas, y areniscas y ofitas intercaladas con calizas en las laderas que las rodean (Life Tremedal Project).



Figura IV.3.5. 1. Muestreo en la turbera de Belate (Ultzama, Navarra)

⁸ X: 612104; Y: 4766882

Actualmente, el depósito turboso corresponde tan sólo a una pequeña extensión de 0.255 ha, localizada al sur del enclave, mientras que el resto del terreno está recubierto fundamentalmente por prados, zonas paraturbosas y arroyuelos. La turbera se encuentra inactiva desde hace unos 30 años, consecuencia de un declive que había dado comienzo, al menos, el siglo anterior. P. Heras (2006), calificó el estado de conservación de los medios turbosos de Belate de “regular” y el del depósito como “malo”.

Aún y todo, hemos de tener en cuenta que se trata de uno de los enclaves turbosos más importantes de Navarra. La vegetación de esta área es diversa, consistente en brezales higrófilos, prados de *Molinia* y juncales, flora propia de turberas de transición, facies higrófilas de prados de diente (*Cynosurion cristati*), pastos acidófilos de triguillos de agua (*Danthonia decumbens*), brezales secos con tojos (*Ulex gallii*), helechares, zarzales y espinares. Todo ello se ve rodeado de hayedos, casi siempre acidófilos (Peralta de Andrés et al., 2015). Entre su composición florística, hemos de destacar que se han identificado un total de 204 taxones (167 vasculares y 37 briófitos), muchos de ellos representativos de los medios turbosos o semiturbosos, tales como juncos lanudos (*Eriophorum angustifolium*) y cárices (*Carex hostiana*). También resultan de interés otras especies más ligadas a los pastizales higrófilos (*Carex brizoides*, *Senecio doronicum*) y a suelos encharcados y nitrificados (*Alopecurus geniculatus*, *Barbarea intermedia*). En cuanto al registro faunístico, Belate cuenta con una serie de especies de interés para la conservación de odonatos, algunos de ellos catalogados como “vulnerables” (*Coenagrion mercuriale*, *Coenagrion scitulum* y *Sympetrum flaveolum*) (Life Tremedal Project).

Este enclave ha sufrido importantes alteraciones, especialmente en los últimos 30 años, siendo la consecuencia más directa la pérdida de las características propias de los ambientes turbosos. En general, y como premisa válida para explicar la degradación de los ambientes hidroturbosos de Navarra, la principal causa a tener en cuenta es la excesiva carga ganadera. Estas explotaciones no sólo suponen el pastado y estercolado de los propios animales, sino que también implican drenajes, quemas, desbroces, encalados y abonados con el fin de adecuar los suelos a la actividad económica. Con el paso del tiempo estas alteraciones se traducen en modificaciones de la dinámica hídrica y de la cubierta vegetal propia de dichos hábitats. En el caso concreto de Belate, estas transformaciones son bastante evidentes puesto que en la

actualidad la mayor parte de la superficie está ocupada por prados, consecuencia del descenso del nivel freático por los drenajes, el pastoreo intensivo, el estercolado y el abonado (Heras Pérez et al. 2010).

Es por ello que en los últimos años se han puesto en marcha sendos proyectos con el objetivo de recuperar a largo plazo la vegetación turfógena y de conservar estos paisajes tan singulares: cercados para evitar la acción de ganado en la zona húmeda, restauración de la dinámica hidrológica del humedal, monitorización del grado de eficacia de las medidas para continuarlas o modificarlas, así como la difusión de la importancia del cuidado y la preservación de los medios turbosos. Efectivamente, estos proyectos han supuesto una mejora considerable en la restauración del hábitat natural de Belate. Ejemplo de ello es el aumento de la superficie ocupada por la vegetación turfógena *sensu stricto*, lo que ha animado a continuar aplicando estas medidas en el valle de Ultzama (Peralta de Andrés et al., 2015).

La evolución de la turbera de Belate ya había sido analizada polínicamente con anterioridad en la Tesis Doctoral de C. Peñalba (1989), en la que dividió su historia vegetal en dos fases. Una primera fase, fechada en 7503 ± 57 cal BP, se halla marcada por la importancia de la orla forestal (*Quercetum mixtum*, constituido fundamentalmente por robles y avellanos) sin indicios claros de antropización. La segunda fase, protagonizada por la antropización neta del paisaje, se detecta a partir del 6735 ± 97 cal BP y se caracteriza por la progresión del estrato arbustivo (*Calluna*, Ericaceae), la aparición consistente y continua de taxones antrópicos (*Plantago lanceolata*), indicios de aclarado del medio e incidencia del fuego (*Melampyrum*, *Pteridium*), así como la transformación del paisaje arbolado a favor de especies heliófilas (*Betula*, *Corylus*). Asimismo, la autora destaca el aumento del tejo (*Taxus*) a partir del 6700 cal BP.

IV.3.6.2. Descripción de las muestras y adscripción estratigráfica

La recogida de muestras de la turbera de Belate tuvo lugar en octubre de 2014. Fue llevada a cabo mediante sonda mecánica de percusión y se extrajo un testigo de 4 metros. El intervalo de muestreo en el estudio de NPP ha sido de 5 cm hasta una profundidad de 30 cm, y, a partir de dicha profundidad, el intervalo de muestreo se ha reducido a 2 cm.

A pesar de que existieran trabajos previos de análisis de esta turbera, hemos de poner en valor que la secuencia aquí analizada es de una potencia mayor que la estudiada por C. Peñalba en su Tesis Doctoral, debido a que se utilizó una sonda manual rusa en su muestreo. Además, hay que sumar el trabajo multidisciplinar en ella realizado, en el marco del proyecto LIFE TREMEDAL, el que se incluye el estudio palinológico, de patrones de incendios y geoquímicos llevados a cabo, respectivamente, por M. Ayerdi, A. Aranburu-Mendizabal y R. Vidal.

IV.3.6.3. Resultados

En el diagrama de microfósiles no esporopolínicos de la turbera de Belate, podemos distinguir tres zonas distintas (Fig. IV.3.5.2; Fig. IV.3.5.3; Anexo VIII.5).

ZONA 1 (308 CM-178,5 CM)

La primera de las zonas se caracteriza por una presencia irregular de NPP (suma total), en forma de dientes de sierra aunque de tendencia ascendente. El grupo de Animalia, aunque mantiene una dinámica discontinua, presenta los mayores valores de toda la secuencia (46,2% en la muestra más antigua del diagrama), destacando especialmente los restos de pelo, HdV-28 y los restos zoológicos sin determinar. Estos dos últimos cuentan con una mayor regularidad al comienzo de la fase que los restos de pelo, abundantes en la base, mitad y final de la zona 1.

Los hongos coprófilos ocasionales, a pesar de presentar los valores más elevados de todo el registro (29,9%, 274 cm), no destacan especialmente entre los NPP. Al inicio de la zona 1, entre los 284 cm y 274 cm la espora TM-4025A2 alcanza los mayores valores de la secuencia, (oscilando entre 1,9 y 27,7%). Sin embargo, TM-4109 tiene su máxima representación a los 304 cm de profundidad (13,9%). En la parte central de la zona, observamos la aparición puntual de HdV-205, HdV-205=TM-4114, TM-104 y TM-225 en porcentajes reducidos. Al final de la zona 1, aumenta la diversidad de los coprófilos ocasionales, aunque los valores no son tan elevados como en la base, gracias a las dinámicas de *Delitschia*, *Tripterospora*, HdV-205=TM-4114, TM-022 y TM-361.

En cuanto a los coprófilos estrictos (fundamentalmente *Sordaria*, *Sporormiella* y *Podospora*), tienen una mayor representación cuando desaparecen los coprófilos ocasionales TM-4025A2 y TM-4109. En esta primera zona cuentan con unos valores

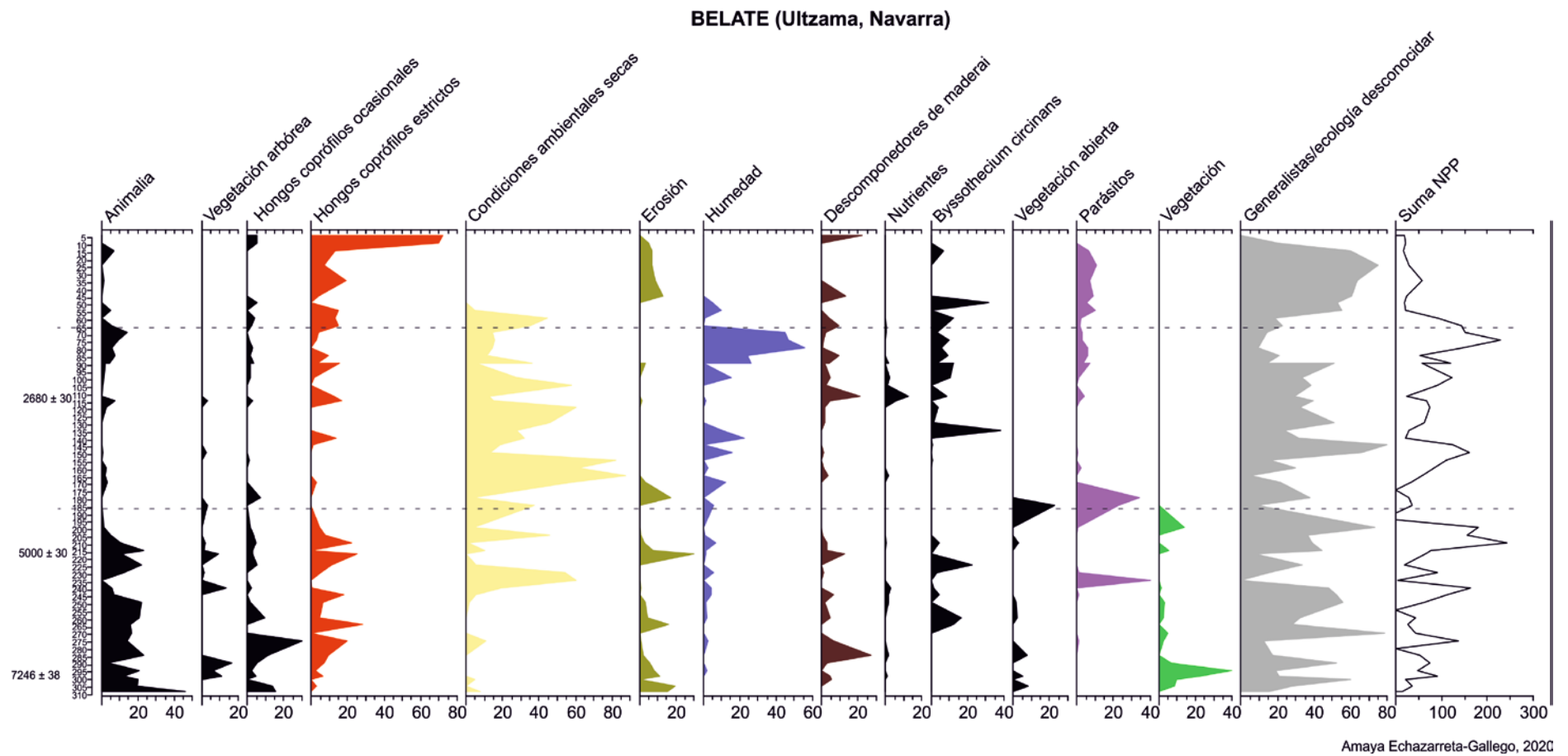


Figura IV.3.5. 2. Diagrama resumen de los resultados de la turbera de Belate (Navarra)

máximos en la muestra 38, 28%). *Sordaria* está presente de manera constante aunque en porcentajes no muy elevados (en torno al 5%). Contrariamente, *Podospora* se acumula entre los 284 cm y los 263,5 cm. *Sporormiella* se caracteriza por su abundancia sobre los otros taxones (valores en torno al 12%) y por mantenerse en la mayor parte de las muestras.

Los taxones relacionados con condiciones de mayor sequedad ambiental están prácticamente ausentes hasta los 248,5 cm, a excepción de la aparición puntual de HdV-200 (7,7%, 308 cm), HdV-201 (10,2%, 274 cm) y TM-223=HdV-121 (0,9%, 243,5 cm). De los 248,5 a los 228,5 cm, es de señalar la representación de *Assulina seminolum* (48%), HdV-10 (20%) y, en menor medida, de *Pleospora* (6%). Sin embargo, posteriormente, desaparecen y dejan el protagonismo a HdV-200 y HdV-209.

El indicador de erosión *Glomus* cuenta con una dinámica irregular, a excepción de la base donde en el centímetro 304 alcanza el 19% (muestra 5). Aunque en la parte media y final de la zona la irregularidad es mayor, se mantienen los valores porcentuales destacados alcanzándose en el centímetro 216, al 29,7%.

Los tipos relacionados con condiciones de humedad muestran unas apariciones tímidas, cuyos porcentajes apenas superan el 4%. De entre todos ellos, podríamos subrayar TM-334, por contar con unas dinámicas relativamente constantes en la secuencia.

En general, en la secuencia de Belate, los hongos descomponedores de madera no han contado con un gran protagonismo. Es en esta zona en la que contamos con los máximos valores (26,9% a los 284 cm), destacando los tipos *Coniochaeta*, TM-355, TM-368, UAB-43 y TM-X6B, más regular a lo largo de la zona. Los microfósiles no esporopolínicos que aportan información sobre los nutrientes del sedimento estudiado cuentan con unos valores dignos de mencionar, especialmente gracias al comportamiento de *Byssothecium circinans* (alcanza el 22% en la muestra 44). Este tipo se acompaña de HdV-83 y HdV-90.

Los parásitos apenas están presentes al comienzo de la zona, por lo que tan sólo podemos destacar el registro de *Meliola elissi* que alcanza su máximo a los 233,5 cm (40%).

Entre los tipos asociados a vegetación arbórea, tan sólo destaca EMA-125, al inicio y al final de la zona 1, que se ve acompañado puntualmente por EMA-134. Por su parte, los relacionados con un paisaje más abierto se acumulan (en porcentajes en torno al 5%) al inicio del diagrama, destacando tan sólo TM-B, a lo que hay que sumarle la aparición de EMA-23 al final de la zona (22,9%, 183,5 cm). Esta es la única zona del diagrama en la que están presentes los restos de vegetación, acumulándose especialmente al inicio de la secuencia.

Los tipos de ecología generalista o desconocida son los claros protagonistas de la secuencia de Belate (78% a los 269 cm). En esta primera zona, es de destacar TM-C3, tanto por sus valores como por registrarse a lo largo de la misma. Esta regularidad relativa también se observa en los tipos HdV-11, HdV-18, TM-4091 y TM-4099. Por otra parte, señalaremos los picos puntuales de GE-5, TM-369 (=TM-108/TM-Q) y EHU-025.

ZONA 2 (178,5 CM-58,5 CM)

El registro de microfósiles no esporopolínicos sigue contando con un carácter irregular. En la zona 2 existen una serie de diferencias a mencionar con respecto a la zona anterior. Los valores de restos de Animalia se reducen considerablemente, destacando tan sólo los porcentajes de HdV-28 al final de la zona (11,3% a los 68,5%).

Los hongos coprófilos ocasionales muestran una presencia incluso más tímida que en la zona anterior (un 3% de media). En esta ocasión, son de reseñar *Delitschia*, al inicio de la zona, y *Cercophora*, al final de la misma.

Asimismo, los hongos coprófilos estrictos también se reducen en esta zona del diagrama (máximo a los 113,5 cm, 16,7%). *Sporormiella* pierde la regularidad que le había caracterizado al comienzo de la secuencia, para mostrar apariciones puntuales, mientras que los valores de *Sordaria* se acumulan al final de la zona 2 (8% de media). *Podospora*, al igual que en el caso anterior, cuenta con una presencia puntual.

Una de las variaciones más relevantes en esta zona del diagrama de la turbera de Belate se asocia a los tipos relacionados con condiciones ambientales más secas. En general, los valores de los mismos aumentan notablemente, siendo *Assulina seminulum*, HdV-10 y HdV-20 los claros protagonistas (máximos de 21,3%, 64,3% y 30,1% a los 118,5; 163,5 y 158,5 cm, respectivamente). Este último, de hecho, tan sólo lo habíamos

identificado en una muestra de la zona anterior. Por el contrario, HdV-201 y HdV-209, que contaban con picos importantes en la zona 1 ni siquiera los hemos registrado a nivel de presencia en la parte central del diagrama.

Los valores de *Glomus* se ven significativamente reducidos respecto a la muestra anterior.

Salvo *Amphitrema flavum*, que cuenta con unos valores notables (c.40%) al final de la zona (98,5-68,5 cm), la dinámica de los tipos indicadores de humedad sigue manteniéndose en la misma línea de la muestra anterior, continuando con el protagonismo de TM-334.

Al igual que en la zona 1, los hongos descomponedores de madera apenas cuentan con valores especialmente reseñables. El protagonismo, sin embargo, pasa ahora a ser de dos Xylariaceae: TM-X2B y TM-X6B. Entre los indicadores de nutrientes, continúa el dominio de *Byssothecium circinans*, que presenta su máximo a los 133,5 cm (37,9%). Sin embargo, ahora se ve acompañada por TM-303=HdV-83 en la parte central de la zona. Entre los parásitos, destacan al final de la zona 2 *Tilletia* y *Kretzschmaria deusta*, que da comienzo al incremento que protagonizará en la zona posterior.

A diferencia de lo que ocurría con anterioridad, los tipos relacionados con vegetación arbórea apenas están presentes. Por otra parte, tanto los indicadores de vegetación abierta como los restos de vegetación desaparecen.

En relación a los tipos de ecología generalista o desconocida, hay varios aspectos que deben ser señalados. Por una parte, continuamos con el registro de TM-C3, que pierde su protagonismo en favor de HdV-11 (máximo a los 103,5 cm, 22,8%), HdV-18 (valores abundantes aunque irregulares si los comparamos con la zona 3) y HdV-96, (máximo valores a los 143,5cm, 76,8%). Por otra parte, es la única zona en la que se registra *Appresoria*, mientras que TM-369 (=TM-108/TM-Q) desaparece.

ZONA 3 (53,5 CM-0 CM)

En la última de las zonas de la secuencia de la turbera de Belate, el número total de microfósiles no esporopolínicos se ve claramente reducido. Si lo analizamos por grupos ecológicos, podemos observar cómo los restos de Animalia continúan con su tendencia descendente, siendo el único tipo registrado HdV-28.

Del mismo modo, los hongos coprófilos ocasionales apenas destacan en el registro, con la sola presencia de HdV-205 y *Delitschia*. Uno de los grandes cambios observados en la parte final de la secuencia es el notable incremento de los hongos coprófilos estrictos (72,5% en la muestra más superficial). De entre ellos, destaca el comportamiento de *Sordaria*, que cuentan con su máximo en valores a los 8,5 cm de profundidad (60%).

Algo reseñable es la brusca caída de los indicadores de condiciones ambientales más secas, llegando a desaparecer. Por otra parte, *Glomus*, cuenta con la dinámica más regular de las tres zonas, aunque no sean sus valores más elevados (8% de media). En relación a los indicadores de humedad, tan sólo hemos registrado TM-334 al comienzo de la zona 3, mostrando una clara diferencia con los porcentajes y la variedad de tipos señalados con anterioridad. Como ya hemos comentado, los hongos descomponedores de madera no cuentan con un gran protagonismo en la turbera de Belate. En la zona 3, por ejemplo, sólo destacan el máximo de *Chaetomium* (22% en la superficie) y el registro de TM-X2B (13%, 43,5cm). *Byssothecium circinans* sigue siendo el principal tipo indicador de las condiciones de nutrientes (10% de media). En el caso de los parásitos, en la zona 3 destaca la constante presencia de *Kretzschmaria deusta*, único representante de este grupo ecológico (8% de media). En la zona 3 no hemos registrado ningún tipo que nos dé pistas sobre la tipología de la vegetación ni tampoco restos de vegetación.

Entre los tipos de ecología generalista o desconocida, señalaremos dos aspectos. Por un lado, llama la atención la abundancia del tipo HdV-18, respecto a las zonas anteriores y respecto a los demás tipos (máximo a los 23,5 cm, 60,7%). Por otro lado, los demás tipos de este grupo ecológico, a excepción de TM-C3, desaparecen.

IV.3.6.4. Síntesis

En primer lugar, es de destacar la gran variedad de restos de microfósiles no esporopolínicos que hemos hallado en el contexto de turbera (145 tipos distintos). Desgraciadamente, en términos cuantitativos han resultado bastante más escasos de lo que habíamos presupuesto para un registro sedimentario natural, ya que en contextos de depósitos turbosos, el grado de conservación, tanto cualitativa como cuantitativamente, suele ser considerablemente mejor (Carrión et al., 2009). En este artículo, en el que los autores intentan poner en valor los datos negativos, reconocen que las turberas son los

depósitos con mayor porcentaje de éxito, seguido de los lagos y con amplias disimilitudes con los resultados procedentes de yacimientos arqueológicos al aire libre, cuevas y abrigos. Si bien es cierto que aún no existe una gran variedad de estudios en referencia al comportamiento tafonómico de los NPP, es de destacar la diferencia entre la riqueza polínica y la no esporopolínica observada en el contexto de la turbera de Belate. Tan sólo un vistazo a las sumas totales de ambos tipos de microfósiles es realmente revelador de la irregularidad que caracteriza al registro de NPP, donde la muestra más rica en este tipo de microrrestos cuenta con 243 ejemplares (208,5 cm).

La mayor parte de los restos hallados se corresponde a microfósiles no esporopolínicos de ecología desconocida o generalista, que no nos aportan gran información sobre la evolución medioambiental en la zona. Sin embargo, hemos logrado complementar la información polínica gracias a los otros grupos ecológicos (restos de animales, coprófilos, tipo de vegetación, descomponedores de madera, parásitos, grado de humedad, etc.).

Entre los NPP identificados, hemos hallado nuevos tipos (EHU-020, EHU -021, EHU -022, EHU -023, EHU -024, EHU -025, EHU -026, EHU -027), que describiremos en el Anexo VIII.1 de esta Tesis Doctoral.

HONGOS COPRÓFILOS

En lo que se refiere a los hongos coprófilos estrictos, presentan una tendencia que podemos dividir en tres zonas claramente diferenciadas. La primera de ellas abarcaría desde la base del diagrama hasta el máximo de la muestra 60 (22,2%), correspondiéndose al Holoceno medio. A partir de ahí y hasta el comienzo de la tercera área (muestra 102, con un 15,8% de este grupo de NPP), el porcentaje de hongos coprófilos estrictos disminuye considerablemente (con tan sólo alguna aparición puntual), coincidiendo con el incremento de los indicadores de condiciones ambientales secas. Resulta de gran interés el repunte que se observa al final del diagrama (72% en la muestra más superficial), coincidiendo plenamente con la intensificación de las actividades ganaderas durante el siglo XX. El incremento es especialmente evidente en el género *Sordaria* (60%), seguido de *Podospora* (10%) y *Sporormiella*, que cae en la última de las muestras. Recordemos la afección que ha sufrido la turbera de Belate debido al grave el impacto ejercido por el pastado, pisoteado y acumulación de excrementos derivados de las actividades económicas (Heras Pérez et al., 2010). Al

contextualizar estos resultados con el registro polínico (M. Ayerdi, comunicación personal), llama la atención que la tendencia de los Indicadores Polínicos de Antropización (IPA) ha sido paralela al comportamiento de los hongos coprófilos estrictos salvo en el repunte final de estos, que no se ve acompañado de una mayor representación de los taxones vegetales relacionados con el impacto del ser humano en el paisaje.

Los hongos coprófilos ocasionales, a diferencia de los anteriores, presentan una dinámica en irregular que se acentúa al final de la secuencia. Es preciso en este punto reflexionar sobre la información aportada por este grupo de microfósiles no esporopolínicos. Si bien los excrementos pueden ser uno de sus posibles hábitats, como es el caso de *Cercophora*, una serie de estudios recomiendan no emplearlos para rastrear la densidad de poblaciones de herbívoros en el pasado, puesto que otro tipo de restos, como la madera, podrían albergar dichas esporas (Baker et al., 2013; Cugny, 2012).

GRADO DE HUMEDAD

Respecto al grado de humedad medioambiental, si atendemos tan sólo a los NPP, vemos una tendencia antagónica entre la curva relativa a los indicadores de sequedad ambiental, de mayor relevancia en la parte central de la secuencia, y la humedad que cuenta con su máxima expresión a los 138,5 cm, (22%). Este incremento de la humedad también queda evidenciado en los taxones polínicos, (vegetación de ribera, Ranunculaceae, Cyperaceae, Juncaceae, esporas de helechos, *Sphagnum*, *Drosera* y *Typha*) (M. Ayerdi, comunicación personal). Sin embargo, estos espectros no coinciden en la zona basal de la secuencia, perteneciente al Holoceno inferior, donde los indicadores polínicos de humedad cuentan con unos valores porcentuales destacables y, entre los NPP, apenas aparecen tipos ligados a la humedad. Es por esta razón que consideramos fundamental la lectura conjunta de ambos tipos de microrrestos con el fin de obtener la mayor información posible y proceder de esta manera a una reconstrucción más fiable de la evolución paisajística y ambiental del área objeto de estudio. Habrá que analizar en mayor profundidad estas disimilitudes, así como la desaparición de este grupo ecológico en la zona 3 del diagrama.

Los tipos relacionados con condiciones ambientales secas (HdV-20, HdV-200, HdV-201, TM-223, HdV-3, *Assulina seminolum*) tienen dinámicas de dientes de sierra y aparecen sobre todo en la parte media del diagrama (máximos entre los 168,5 cm y los

118,5 cm de profundidad). Esta evolución muestra una tendencia inversa a la información ofrecida por el conjunto de pólenes y esporas relacionados con condiciones ecológicas húmedas.

Entre estos NPP, hemos de destacar la presencia de HdV-10, ya que es un buen indicador de condiciones localmente secas en contextos de turbera y su presencia se relaciona con niveles ricos en ericáceas, como *Calluna vulgaris* (su planta huésped), que se expande bajo condiciones de sequía ambiental (van Geel, 1978). De esta manera, cuanto menos húmedo sea el territorio, se liberará un mayor número de conidias y su representación en el registro será mayor. Esta circunstancia parece coherente con lo observado en Belate, ya que uno de los repuntes de HdV-10, (228,5 cm) sí que coincide con los valores máximos de *Calluna vulgaris*. Por otra parte, el otro de los repuntes de ese taxón vegetal, en la muestra 95, coincide con la presencia pero no con la máxima expresión de este hongo.

MADERA / INCENDIO

Las abundancias de *Gelasinospora* suelen estar ligadas a momentos de fuerte descomposición de la turba bajo condiciones relativamente secas y oligotróficas. Con frecuencia, coincidiendo con estos momentos, se encuentran restos de plantas quemados (van Geel et al., 1989). Según N. Lundqvist (1972) las especies de *Gelasinospora* son principalmente fimícolas pero también carbonícolas o lignícolas. No obstante, sólo la hemos identificado en las muestras 92 (1,6%) y 102 (1,8%) en porcentajes reducidos.

Lamentablemente, no hemos registrado *Neurospora crassa*, considerado un indicador de incendio más fiable puesto que su ecología se encuentra limitada a los contextos posteriores a incendios. Las ascosporas del hongo saprófito *Neurospora crassa* germinan en materia vegetal en estado de podredumbre después de haberse quemado. Un ambiente estéril, rico en nutrientes, junto al calor y los productos derivados del incendio favorecen el crecimiento de este hongo. En asociación con niveles abundantes en carbón, las ascosporas de *Neurospora crassa* indican claramente fuego en las proximidades locales (Cook et al., 2011). Por lo tanto, no hemos podido establecer asociaciones con los datos derivados de las investigaciones desarrolladas por A.Aranburu-Mendizábal, que muestran una mayor frecuencia de incendios en la primera de las zonas establecidas en el diagrama.

Resulta curioso el cambio en la tendencia de *Chaetomium* en la última de las muestras, en la que alcanza un porcentaje del 22%, cuando prácticamente había sido inexistente en el resto de la secuencia. B. van Geel (2003) y otros autores (Bakker y van Smeerdijk, 1982; Chambers et al., 2010; Cook et al., 2011) relacionan la presencia de este hongo saprófito descomponedor de celulosa con el impacto antrópico, ya que es frecuente en ropas, cuero, pieles, tallos de herbáceas en descomposición y a veces en excrementos, cuando se encuentran mezclados con paja.

El resto de hongos lignícolas o descomponedores de la madera muestran una presencia continua aunque con marcados altibajos que no nos proporcionan suficiente información para establecer una conclusión en firme sobre las causas de su comportamiento. Además, tampoco parecen coincidir con la evolución del porcentaje del polen arbóreo, lo cual era nuestra hipótesis de partida.

PARÁSITOS

Es de destacar la presencia de *Tilletia*, aunque al no poder llegar en la identificación a nivel de especie, no podemos saber cuál fue su planta huésped. Dado el contexto ambiental que estamos analizando, podría tratarse de *Tilletia sphagni*, especie bastante habitual en ambientes de turberas de esfagnos. Sí que es cierto que el pico de este parásito coincide con un momento de reducción del porcentaje de *Sphagnum*, pero no consideramos que este sea el factor principal que explique dicha tendencia.

Por otra parte, resulta interesante ver cómo las curvas de haya y de *Kretzschmaria deusta* corren paralelas, conforme avanzamos en el Holoceno. Este ascomiceto se considera un parásito débil, que causa ligeras podredumbres en la madera de varias especies arbóreas (en el norte de Europa, las principales serían: *Abies*, *Acer*, *Aesculus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Taxus*, *Tilia* y *Ulmus*) (van Geel y Aptroot, 2006). Su presencia, en ausencia de un registro de información polínica suele asociarse a la presencia local de estas especies arbóreas. Sin embargo, la presencia de este parásito, habida cuenta de su escasa agresividad, no debe ser tenida en cuenta como único factor a la hora de explicar la desaparición de determinada especie arbórea. Prueba de ello es que en nuestro registro, no se ve una caída brusca de ningún taxón a partir de la aparición de *K.deusta*.

Las Meliolaceae son parásitos obligados y más bien oligófagos en plantas verdes. HdV-14 *Meliola elissi* se considera huésped de *Calluna vulgaris* en contextos de

turbera (van Geel, 1978). En nuestro registro, no obstante, los valores de *Calluna vulgaris* no coinciden con los dos picos de *Meliola elissi*.

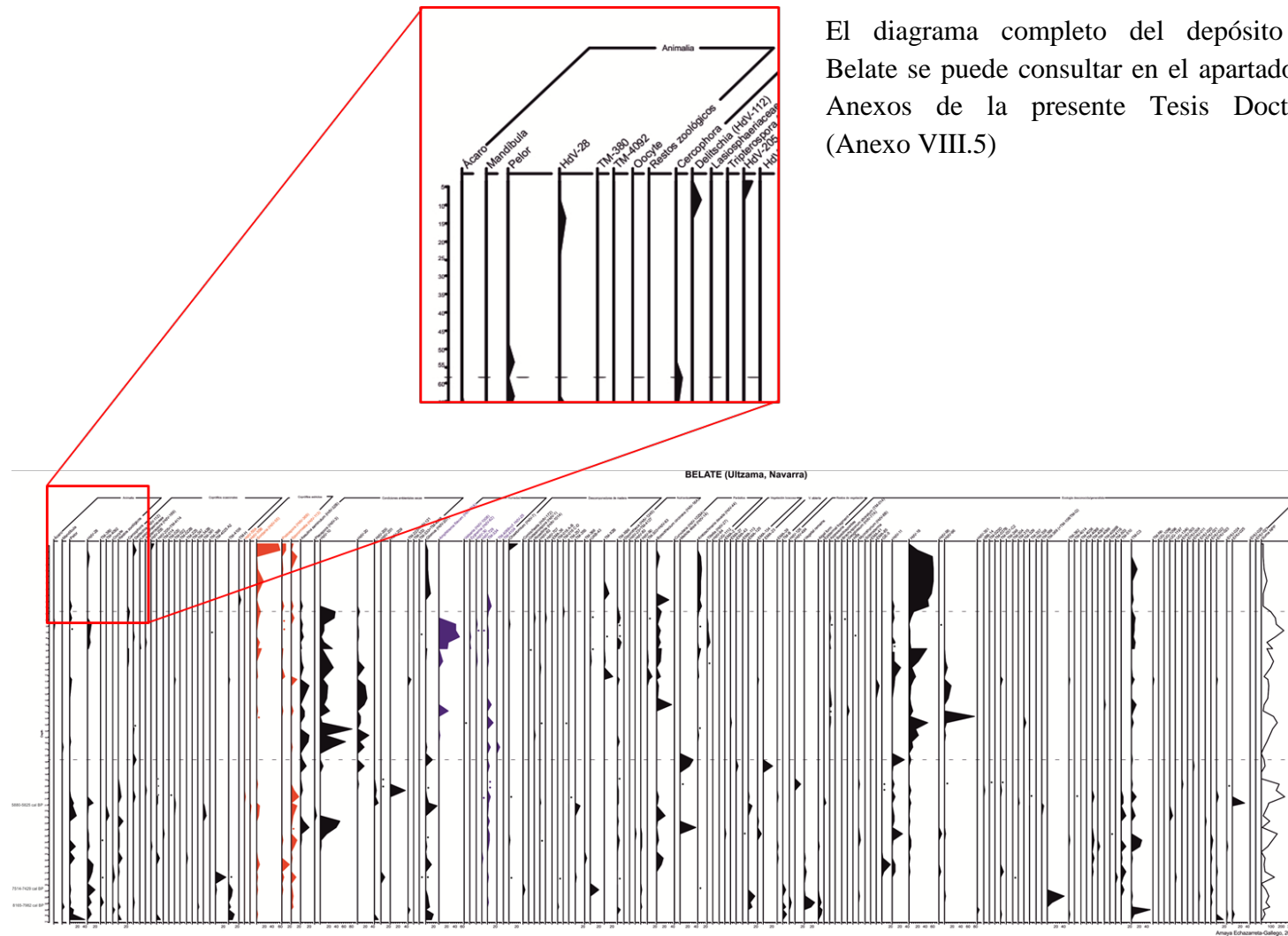
La ascospora HdV-16 *Byssothecium circinans* parece que muestra cierta preferencia por las condiciones mesotróficas en las turberas de esfagno, que suelen coincidir con fases relativamente secas. HdV-16 aparece en dos fases diferenciadas de la secuencia. La primera de ellas abarca parte del Holoceno inferior/medio (263,5 cm a los 208,5 cm) y la segunda se da ya en el Holoceno reciente (de los 133,5 cm a los 13,5 cm). Durante las fases relativamente húmedas y oligotróficas en las que *Amphitrema flavum* muestra sus máximos porcentajes, *B. circinans* es mucho menos frecuente e incluso se encuentra totalmente ausente (Pals et al., 1980). Esto mismo puede observarse en Belate: los picos de *B. circinans* no se corresponden a los de *Amphitrema flavum*. Tal y como recogen B. van Geel (1978) y M. Garneau (1987), estas esporas fúngicas se encuentran del mismo modo ligadas a la presencia de gramíneas en el paisaje. La curva de Poaceae no corre paralela a la de *Byssothecium circinans*. Por otra parte, parece ser que la aparición de esta ascospora se ve favorecida por condiciones localmente secas. Prueba de ello es que las dos fases de mayor abundancia coinciden con los máximos de sequedad ambiental registradas en el conjunto de NPP (van Geel, 1978; van Geel et al., 1989).

GLOMUS

Los porcentajes de Poaceae corren más o menos parejos al de *Glomus*, manteniendo nuestra hipótesis de la experimentación, explicada en capítulos anteriores, según la cual esta micorriza es más frecuente en zonas de herbáceas. La intensa ocupación ganadera coincidente con el final de la secuencia no queda reflejada en la curva de *Glomus*, donde no se aprecia el incremento que debería tener dado el papel que juega a través de la simbiosis ejercida con la vegetación en situaciones de estrés.

ANIMALIA

Los restos de ácaros, tipos de Animalia que con mayor frecuencia aparecen, se concentran al inicio de la secuencia. Resulta de interés que en este estudio, al igual que en las investigaciones realizadas por C. Cugny (2012), la abundancia de microrrestos de procedencia zoológica está ligada a períodos de humedad, tanto en el caso de las diversas familias de ácaros como en el de los pelos de procedencia animal.



El diagrama completo del depósito de Belate se puede consultar en el apartado de Anexos de la presente Tesis Doctoral (Anexo VIII.5)

Figura IV.3.5. 3. Detalle del diagrama de Belate (Uitzama, Navarra)

V.DISCUSIÓN

A raíz de las contradicciones observadas en la interpretación y conclusiones de sendas investigaciones concernientes a los microfósiles no esporopolínicos, decidimos poner en marcha la presente Tesis Doctoral, de orientación fundamentalmente metodológica. El objetivo principal de la misma era conocer la potencialidad y el tipo de información que podemos extraer de los NPP. La ausencia de una metodología estandarizada aumentó la dificultad del reto a la par que mostraba la necesidad de dar un primer paso en este sentido. Las principales preguntas que hemos intentado responder es si existen contradicciones entre las ecologías dadas a algunos de estos microfósiles en los estudios paleoambientales respecto a su ecología actual. Asimismo, pretendemos evaluar si son buenos *proxies* para rastrear determinadas actividades humanas y/o eventos ecológicos.

En esta línea, hemos considerado igual de necesario un acercamiento al registro de NPP actuales, como a otros de carácter fósil. Con los primeros pretendemos obtener mayor información sobre la validez de este tipo de microrrestos en nuestra área de estudio, mientras que con los segundos, optamos a enriquecer nuestra visión sobre la evolución paisajística de la Cuenca Vasco-Cantábrica y el Pirineo occidental. A través de la información obtenida y de la experiencia acumulada, nos gustaría llevar a cabo un ejercicio de reflexión acerca del grado de utilidad, las aportaciones y las limitaciones del método de estudio de los microfósiles no esporopolínicos. Para ello, hemos dividido la discusión en seis grandes bloques para concluir con una síntesis global del tema.

V.1. Sistema de cuantificación

Los microfósiles no esporopolínicos proporcionan información muy diversa acerca de la evolución paleoambiental. Se han empleado tanto para documentar la escasez de salubridad en períodos medievales a través del parásito intestinal *Trichuris* (Brinkkemper, 2012); reconstruir las fluctuaciones de la profundidad del agua y sus condiciones tróficas (Miola et al., 2006), registrar la desaparición de la megafauna (Comandini y Rinaldi, 2004), las actividades pastoriles (Carrión, 2003; Gauthier et al., 2010) o los eventos de erosión (Anderson et al., 1984), entre otros. Sin embargo, su cuantificación y representación se han caracterizado por la falta de consenso y de un método estandarizado que permitiera comparar los resultados entre los distintos depósitos.

Los principales métodos que se han empleado en los estudios de microfósiles no esporopolínicos son:

- La cuantificación relativa o las proporciones en términos porcentuales, bien en función de una suma polínica total o de una suma de microfósiles no esporopolínicos (Gelorini, 2012).
- Las concentraciones en función al volumen de sedimento o de gramos de sedimento (Raper y Bush, 2009).
- Las tasas de acumulación o *influx* (Etienne y Jouffroy-Bapicot, 2014)
- Otros (Dietre, 2012; van Geel et al., 2011).

V.1.1. Cuantificación relativa

El método más común a la hora de representar los resultados de la cuantificación de microfósiles no esporopolínicos han sido los porcentajes (Ballut et al., 2012; Gelorini, 2012). Sin embargo, los componentes de la suma en la que se basan dichos porcentajes son muy variables, pudiéndose establecer dos grandes grupos:

- NPP cuantificados en función de la suma polínica total.
- NPP cuantificados según una suma independiente de este tipo de microfósiles.

Generalmente, se ha optado por expresar cada tipo de NPP mediante una proporción relativa a la suma polínica total (Feeser y O'Connell, 2009; van Geel et al., 1981), que varía de estudio a estudio. Por ejemplo, I. Feeser y M. O'Connell (2009) cuentan 1000 pólenes, excluyendo los brezales, y la representación de NPP la conforma a través de porcentajes sobre la base de la suma esporopolínica total, que incluye las esporas de helechos. C. Ballut (2012), en cambio, cuenta al menos 350 pólenes. Posteriormente, representa el polen y los NPP relativos a la suma polínica total, que excluye las ciperáceas, las esporas de helechos y las plantas acuáticas. Algunos autores optan por una suma esporopolínica total derivada de la adición de los microrrestos polínicos y no polínicos en su totalidad (Stutz, 2010). Tal y como apuntan D. Etienne e I. Jouffroy-Bapicot (2014), el problema de la ausencia de un método estandarizado se une con el problema recurrente de establecer la suma mínima total lo más baja posible para acelerar el proceso de lectura de cada una de las muestras. Otros palinólogos (Blackford e Innes, 2006) tratan al menos de contar 100 microfósiles no esporopolínicos

por lámina antes de calcular dichos porcentajes. Otra variable es la desarrollada por C. Cugny (2010; 2012). Esta autora emplea una suma mínima en la cuantificación de microfósiles no esporopolínicos que abarca desde una centena hasta más de 400 individuos según la muestra, y que es totalmente independiente de la suma polínica total (lectura de 350-400 granos de polen, excluyendo de la suma Cyperaceae, Embryophytes y taxones potencialmente locales como *Alnus* o *Calluna*). La relación entre los resultados de la suma de NPP y la de polen la realiza de manera directa (por el conteo de marcadores polínicos de referencia (los taxones más frecuentes) o indirecta (conteo de *Lycopodium*). Las frecuencias de la suma de NPP en función de la suma polínica lo lleva a cabo siguiendo la ecuación:

$$\%MNPi = 100 (\text{nb. Marcadores del análisis de MNP}) \times \text{marcadores del análisis polínico}) / TP.$$

Además de C. Cugny, también ha habido otros autores que han expresado los porcentajes de NPP independientemente de la evolución del paisaje vegetal y los han referido a la suma total de los microfósiles no esporopolínicos de la lámina (Innes et al., 2010; van Geel et al., 2011).

A excepción de esta autora, todos los estudios de microfósiles no esporopolínicos llevados a cabo en nuestra área de estudio (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz et al., 2010; 2015; 2016; Pérez-Díaz y López-Sáez, 2014a; 2014b; Hernández-Beloqui, 2015), han optado por representar los NPP en función de la suma esporopolínica total, sin incluirlos previamente en la misma. Además, en ninguno de los estudios analizados se menciona cuál es el número total de NPP identificados, dato que ayudaría a discernir cuál es la verdadera representatividad de dichos organismos en la dinámica medioambiental. A esto debemos añadir que en ninguna de las investigaciones se reflejan los NPP indeterminados que no se han podido identificar, lo cual supondría una clara modificación de los porcentajes y, por ende, de la interpretación.

Tradicionalmente, los palinólogos han empleado porcentajes polínicos porque las variaciones en los datos proporcionales entre sitios de una región son menores que en los valores absolutos de deposición polínica (Sugita, 1994). Sin embargo, ya se ha puesto de manifiesto que la cuantificación relativa presenta varias desventajas (Baker et al., 2013). Por una parte, el hecho de expresar los resultados de NPP en función a las proporciones de la vegetación terrestre puede llevarnos a interpretaciones erróneas,

consecuencia de una subida o bajada brusca de un taxón vegetal determinado. En la misma línea, una variación en la producción polínica derivada de situaciones de estrés para las plantas no tiene por qué afectar a estos otros organismos (¿parásito intestinal?), y sin embargo, puede llevar a enmascarar o cambiar el peso relativo de los NPP en nuestra interpretación. Además, la cuantificación relativa impide la comparación entre diferentes depósitos, ya que la producción polínica varía en los distintos ecosistemas (Faegri e Iversen, 1989; Gosling et al., 2009).

Esto es un fenómeno que podemos apreciar con bastante claridad en las investigaciones previamente realizadas en nuestra área de estudio. Aprovechando la oportunidad de disponer de ejemplos cercanos a los depósitos estudiados en la presente Tesis Doctoral, podemos ejemplificar las problemáticas citadas en las líneas anteriores. En primer lugar, nos parece necesario volver a señalar las dificultades derivadas de incluir en una misma suma microfósiles polínicos y esporas junto a NPP. Si nos fijamos en la interpretación de los indicadores de erosión o de pastoreo de los diferentes depósitos, podremos observar que se llega a conclusiones similares de impacto antrópico desde abundancias muy dispares en el diagrama. Por ejemplo, en el yacimiento de Buradón (Pérez-Díaz, 2012), unos porcentajes inferiores al 1%, tanto en ocupaciones del Bronce/Hierro I como de época tardorromana se asocian a procesos erosivos, al igual que en el caso de Prados de Randulanda (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz y López-Sáez, 2014b), en los que estos indicadores llegan a alcanzar el 20%.

C. Cugny intenta solucionar el problema de contar los NPP hasta llegar a la suma mínima total de polen, cuantificándolos independientemente. A nuestro parecer, este método de crear una suma de microfósiles no esporopolínicos y expresar los porcentajes de los tipos encontrados en nuestras láminas en referencia a esa suma es más acertado. A pesar de lo dicho, hemos de tener en cuenta que se trata de organismos de origen e índole muy distinta y que podríamos volver a incurrir en el mismo error: la evolución de los parásitos intestinales no tiene por qué estar relacionada con la de las esporas indicadoras de erosión. Un aumento o disminución brusca de uno de los tipos en su producción puede que nos impida conocer cuál es la evolución real de los demás.

En este sentido, el artículo de J. Wood y J.M. Wilmshurst (2013) proporciona un acercamiento muy interesante sobre cómo el uso de distintos sistemas de cuantificación puede llevar a interpretaciones de distinta índole en los registros sedimentarios,

alterando nuestro conocimiento sobre eventos relacionados con el impacto de ecosistemas tras un asentamiento (extinciones, fuegos y cambio vegetacional). El gran problema que conlleva la cuantificación relativa de las esporas respecto al polen es que sólo pueden emplearse para interpretar cambios ecológicos si la lluvia esporopolínica es relativamente estable a lo largo del tiempo. Esto no es para nada la situación más común, especialmente cuando hay cambios rápidos en la comunidad vegetal local/regional, que puede conllevar transformaciones significativas en los ratios de acumulación polínica (debido a la variación de la producción polínica, la capacidad de dispersión y el modo de polinización entre taxones). Por esta razón, los autores recomiendan no emplear la cuantificación relativa expresada en función al polen para el caso de *Sporormiella*. Crean una simulación con el fin de demostrar cómo los datos quedan enmascarados por las variaciones vegetacionales, especialmente en un contexto de evento de extinción. Toman como ejemplo un caso típico de latitudes medias/altas en la transición del Pleistoceno superior a los albores del Holoceno, en el que las comunidades vegetales de tundra o herbáceas son sustituidas por bosques mixtos-caducifolios: los *pollen influx* crecen en orden de magnitud de 1-2, pero las tasas de acumulación de *Sporormiella* se mantienen constantes. Sin embargo, si lo representamos como abundancia relativa respecto a la suma polínica total, las esporas del hongo coprófilo no conservan esa constancia.

V.1.2. Concentraciones

Tal y como recoge A. Baker (2013), una alternativa a la cuantificación polínica en términos porcentuales relativos son las concentraciones, que expresan el número de esporas por volumen de sedimento. El problema que surge a la hora de usar este sistema es que no tenemos en cuenta la tasa de sedimentación, por lo que nuestros resultados no serían comparables con los de otros ambientes. Además, este sistema no se ha usado tanto para estudios de caso completos, sino más bien para la comprobación experimental de la validez del valor ecológico asignado a una espora determinada como indicadora de fenómenos concretos, como puede ser el caso de *Sporormiella* (Davis, 1987; Raper y Bush, 2009). De hecho, una de las razones por las que se rechaza el método de las concentraciones es que este sistema conlleva una alta variabilidad entre muestras debido a una alta frecuencia de las fluctuaciones en la tasa de sedimentación, mientras que usar porcentajes puede ayudar a suavizar ese ruido (J. R. Wood y Wilmshurst, 2013).

V.1.3. Tasas de acumulación de esporas

Tanto D. Etienne e I. Jouffroy-Bapicot (2014) como A. Baker (2013) están de acuerdo en que las tasas de acumulación de esporas es el sistema más eficaz a la hora de representar la evolución de los hongos coprófilos, y que se podría extender al conjunto de microfósiles no esporopolínicos. Mediante este sistema podríamos evitar el ruido que deriva de la evolución de los taxones vegetales, así como del ambiente sedimentario. Sin embargo, dicho método implica confiar en un número considerable de dataciones y en el modelo de edad desarrollado, lo cual no siempre es factible.

V.1.4. Otros

Ciertos autores han desarrollado sistemas algo diferentes a los comentados más arriba. En el caso de B. Dietre (2012), se intentó perfeccionar el sistema de cuantificación no esporopolínica mediante el conteo independiente de los NPP y el empleo de curvas de acumulación, aunque reconoce que en las muestras que son pobres en NPP el sistema no es tan válido.

Por otra parte, autores como B. van Geel (2007; 2011a) simplemente reflejan los números de NPP a título informativo en tablas.

D. Etienne e I. Jouffroy-Bapicot (2014) desarrollan un sistema diferente basado en el conteo de una spora determinada, en su caso *Sporormiella*, pero asegura que se puede extrapolar a otros tipos. En el artículo prueba la validez de la representación de las concentraciones de ese género basándose en diferentes sumas y usando muestras con una cuantificación alta y baja. Mediante diagramas de cajas indica que la variabilidad de las concentraciones de *Sporormiella* decrece progresivamente al aumentar las sumas. Mediante un análisis estadístico muestra que la media de los diagramas de caja se estabiliza a partir de una cuantificación de 300-350 marcadores externos. Por lo tanto, llegar a ese número de marcadores es suficiente para producir una estimación de concentración de *Sporormiella*.

Los estudios polínicos tradicionales incluyen el análisis del polen (elemento reproductivo masculino de las plantas con semilla) y esporas (única célula reproductiva en las plantas criptógamas), cuyos sistemas de reproducción, capacidad de dispersión y productividad son bien conocidos. L. Von Post (1916) fue el primero en presentar una serie de diagramas polínicos en la XVI Convención de naturalistas escandinavos (Oslo).

En ellos describía la evolución de la vegetación regional de una serie de bosques, argumentando la existencia de cambios en el clima. La pregunta que le plantearon de cómo lograba distinguir entre una señal local y una regional en sus muestras permaneció sin contestar por mucho tiempo, resultando la interpretación de área del paisaje representado en los diagramas bastante intuitiva (Davis, 2000). Sin embargo, el interés en la reconstrucción cuantitativa de la vegetación en el ámbito de la Paleoecología y Palinología cuaternarias ha conducido a importantes avances en esta cuestión (Sugita, 2007a). La distinción entre polen local y regional se puede llevar a cabo mediante los modelos de dispersión/deposición de Prentice-Sugita (Prentice, 1985; Sugita, 1994). Predecir el tamaño del área de captación polínica a partir de la cual el polen regional es homogéneo fue una cuestión de singular importancia en Palinología, ya que mejoraron los planteamientos de las investigaciones y el conocimiento de los registros de la vegetación pasada se tornó más preciso y detallado.

A la cuestión de cuál es el mejor sistema de cuantificación, que podríamos hacer paralela a la ya existente en la Palinología desde L. Von Post en 1916, tendríamos que añadir la siguiente reflexión sobre el mejor método para el caso de los microfósiles no esporopolínicos: ¿deberíamos incluir en una misma suma o simplemente en un mismo diagrama microorganismos de origen tan diferente?, ¿no deberíamos conocer mejor cuál es el área de captación de cada uno de esos microorganismos antes de englobarlos en el mismo sistema de cuantificación?, ¿no deberíamos conocer algo más de sus sistemas de reproducción, su esporulación, la capacidad de dispersión de cada uno de ellos y su comportamiento tafonómico?

Esto nos lleva a pensar que en el estudio de los microfósiles no esporopolínicos, en los que un porcentaje importante de integrantes son de origen desconocido y cuya capacidad de dispersión y de productividad desconocemos (tal vez la de los hongos coprófilos haya sido más estudiada), surge un problema fundamental a la hora de interpretar nuestros datos: qué significa un aumento de un taxón determinado frente a otro. Sólo por poner un ejemplo, en el reino de los hongos, cada filo ha desarrollado un mecanismo de dispersión único, con el objetivo de alcanzar un nuevo hábitat y reproducirse. Los hongos son inmóviles, pero pueden aprovecharse de los recursos de su alrededor para dispersarse: viento, agua, animales o mecanismos propios. Algunos hongos pueden ser transportados por el viento, lo cual suele implicar un alto grado de esporulación y que no todas las esporas vayan a resultar exitosas o que no lleguen

mucho más lejos de los “padres”. Otros hongos usan el agua como vector, ya sea la superficie de una corriente o incluso el agua de lluvia. Un caso es el de los Chytridiomycota, cuyo estadio reproductivo es el de gameto flagelado, que usa su flagelo para “nadar” y convertirse en un nuevo quitridio. El ser humano, por ejemplo, es uno de los vectores más importantes para la dispersión de los hongos. Buen ejemplo de ello fue *Phytophthora infestans*, el tizón tardío o mildiu de la patata, que fue inconscientemente transportado mediante el comercio transoceánico desde el noreste de Norteamérica a Europa, entre 1843 y 1845 (Kendrick, 1996). Aparte de estos mecanismos de dispersión pasivos, hay otros sistemas como el desarrollado por ciertas ascosporas, que son “disparadas”. Por ejemplo, en el caso de los hongos coprófilos, cuentan con ciclos de vida adaptados al paso por el tubo digestivo de los herbívoros: una vez liberadas, las esporas se adhieren a la vegetación, que vuelve a ser ingerida por los herbívoros. Las esporas son expulsadas más allá de los excrementos y, si las condiciones son favorables, germinan y liberan de nuevo esporas que se adhieren a la vegetación. Por ejemplo, en el caso de *Pilobolus* las esporas pueden ser lanzadas a una distancia de hasta 2 metros. Nada que ver tiene esto con los parásitos intestinales, cuya dispersión va a depender bastante del radio de acción y actividades de su huésped. Asimismo, otro comportamiento radicalmente distinto es el de las micorrizas, que colonizan masivamente las raíces de sus plantas huésped y germinan en la tierra cuando las condiciones son favorables, formando un *appresorium* y penetrando la raíz.

En el marco de esta Tesis Doctoral hemos optado por emplear el sistema de cuantificación y representación explicado en el apartado de Metodología. En ningún caso se unió la cuantificación de NPP al número mínimo de pólenes ni se expresaron de manera relativa a ellos. Debido a que en los análisis de depósitos arqueológicos, las muestras ya habían sido procesadas con anterioridad sin la adición de marcadores exóticos (*Lycopodium*), y leídos los microfósiles polínicos –expresados en términos relativos –, decidimos cuantificar los NPP de manera totalmente independiente al polen, intentando llegar a un número de microfósiles mínimo para poder encontrar una mayor variedad de tipos e interpretar su posible significado. Consideramos que este es un importante avance respecto a las investigaciones previas en nuestra área de estudio, puesto que tiene en consideración una mayor diversidad de microfósiles no esporopolínicos, agrupados según ecologías.

Por supuesto, es un tema que se debe seguir desarrollando y en el que no hemos tenido ninguna pretensión de resolver, habida cuenta de la necesidad de especialistas en Micología, Biología, Matemática y Estadística. Por lo tanto, conscientes de que otro sistema de cuantificación podría ser más acertado, nosotros hemos expuesto nuestros resultados en ese tipo de diagramas con un carácter informativo, práctico y didáctico.

Podríamos concluir que todavía son necesarios multitud de estudios taxonómicos, experimentales en contextos sedimentarios actuales y comparativos que tengan como objetivo conocer bien el carácter comportamental, reproductivo y la capacidad de dispersión de cada uno de los microfósiles no esporopolínicos para poder llegar a un acuerdo en cuál es el mejor sistema para su conteo. En Palinología es una discusión muy en boga, con un número de especies mucho menor, por lo que el camino que queda por realizar en el caso de los NPP es considerablemente más largo. Es cierto que en los últimos años, se han hecho grandes avances al respecto (Baker et al., 2013; 2016), permitiendo intuir que el sistema más útil para la cuantificación de los NPP son las tasas de acumulación de esporas, si bien es cierto que han estado centrados en el caso exclusivo de determinadas esporas de hongos coprófilos.

V.2. Dispersabilidad y productividad

Hablando de Paleopalinología, *sensu stricto*, entendida como la ciencia encargada de estudiar el registro de polen fósil, resulta fundamental comprender los conceptos de producción y dispersión polínica y cómo estas variables pueden afectar a los resultados.

En primer lugar, cada especie produce unos granos de polen distintos, que cuentan con una serie de propiedades aerodinámicas y capacidad de dispersión particulares, influenciadas por su tamaño, peso y forma (Sugita et al., 2010a; Tauber, 1965). A esto hay que sumarle que las especies vegetales también difieren en su grado de productividad (Davis, 2000; Jackson y Lyford, 1999), léase la diferencia entre *Pinus*, de elevada productividad, y *Cerealia*, caracterizado por una producción polínica más baja (Brun et al., 2007; Hall, 1989b; Vuorela, 1973). Algunas de las variables que los palinólogos deberíamos tener en cuenta a la hora de interpretar los resultados fueron listadas por N. Jarosz (2003) en su Tesis: la productividad de cada especie, la altura a la que los granos de polen son liberados, la rapidez de sedimentación, la velocidad del

viento, la estabilidad térmica de la atmósfera y las características del suelo. Además, la producción polínica anual, uno de los parámetros más críticos a la hora de investigar las relaciones entre polen y vegetación, no se mantiene estable en el tiempo sino que varía en función de múltiples factores, muchas veces difíciles de tener en cuenta, como son el clima, el suelo, la topografía, las posibles interacciones con otras especies e incluso la edad de la planta (Sugita et al., 2010b).

Por lo tanto, un punto importante a tener en cuenta es que la productividad polínica real no es equivalente a la carga polínica (*pollen loading*) por todos los factores mencionados con anterioridad, siendo necesaria una calibración de los resultados (Sugita, 2007b, 2007a). A pesar de todos los trabajos teóricos puestos en marcha (Tauber, 1965; Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994, 2007a, 2007b; Sugita et al., 1999), hoy en día se asume que la productividad polínica es una constante estable en cada taxón por evitar un número excesivo de variables (Sugita et al., 2010b).

Los paleoecólogos han desarrollado sendos estudios en este sentido con el fin de abandonar una interpretación más subjetiva de las mencionadas distorsiones hasta la creación de modelos formales de dispersión y representación polínica. Todas estas calibraciones han dado lugar a numerosos trabajos de lluvia de polen actual que intentan calibrar la señal polínica para acercarla más a la realidad (Bunting et al., 2004; Mazier et al., 2010; Prentice, 1985; Prentice y Parsons, 1983; Sugita, 1994, 2007a, 2007b).

Sin embargo, ¿cuánto sabemos de la capacidad de dispersión y la productividad de los NPP? A pesar de haber realizado una búsqueda bibliográfica exhaustiva, apenas existen datos sobre esta temática, siendo probable que algunas de las causas vengan derivadas de la enorme variedad de especies (y por ende, métodos de dispersión y capacidad de producción). Además, tal y como ya señalamos en el apartado de Metodología, al no conocer en muchas ocasiones el organismo productor de dichas esporas, realizar acercamientos analíticos similares a los del polen se torna difícil. Esta es la razón por la cual apenas contamos con datos sobre cómo les afectan las características del medio (cuenca lacustre, pendiente, viento, vegetación).

En general, A. Prager y A. Barthelmes (2006) nos ofrecen unas pequeñas claves a tener en cuenta a la hora de comprender mejor esta temática para el caso de los NPP. La dispersión de un NPP depende de su tamaño, forma, peso, las estructuras de su superficie y los vectores de transporte (viento, agua, animales). En general, al aumentar

el peso y el tamaño, las distancias de dispersión decrecen. Una forma aerodinámica favorecerá el transporte por viento, mientras que las formas superficiales se adherirán a los insectos. La interpretación es complicada si el origen del NPP o el proceso por el que es producido se desconocen. Igualmente, algunos de estos microfósiles pueden crecer por debajo de la superficie y no reflejar las condiciones ecológicas bajo las cuales la matriz circundante se originó.

A continuación ilustraremos mediante un par de ejemplos cómo puede variar el tipo de señal que nos llegan a brindar las distintas esporas. Por una parte, las ascosporas de *Kretzschmaria deusta* son un ejemplo bien conocido de esporas autóctonas que pueden provenir de bosques adyacentes donde el hongo parasita las raíces o la base del tronco de los árboles caducifolios. Su señal suele ser local y se ha empleado en ciertas ocasiones para confirmar la cercanía de la masa forestal, factor que no se puede intuir mediante la información polínica (Cugny, 2012). En este sentido, no podemos olvidar mencionar los valores porcentuales del parásito *Kretzschmaria deusta* en todas las muestras de Ametzagaina. Más allá de la conclusión de que ciertas especies arbóreas pudieran estar sufriendo el ataque de un hongo parásito, que suele derivar en podredumbre de la madera, debemos centrar nuestra atención en que dicha especie nos está indicando ciertas condiciones climáticas benignas, ya que sus huéspedes suelen ser especies caducifolias (*Acer*, *Alnus*, *Castanea*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia*, entre otros) (Innes et al., 2006). En el polo opuesto se encuentran los estudios de J.H. McAndrews y C. Turton (2007), que han estudiado las esporas de parásitos de plantas cultivadas para revelar antiguas trazas de agricultura en Canadá. Lo más llamativo de la investigación es que dichos microfósiles habían sido transportadas tanto a través del aire como de los excrementos de ocas. Los autores muestran que ciertos hongos pueden ser mejores indicadores (fuerte producción y dispersión de esporas) de cultivos que los pólenes de las propias plantas (pobre producción o dispersión polínica, como *Zea* o *Cucurbita*). En el contexto de esta Tesis Doctoral, en el análisis del depósito natural de la turbera de Belate, pudimos comprobar cómo la presencia de Ericaceae era coincidente con el registro de HdV-10.

Esta incertidumbre y desigualdad en la información disponible nos puede llevar a una mala interpretación de los resultados independientemente de cómo contabilicemos las abundancias. C. Cugny (2012), no obstante, anima a los palinólogos a no dejar en el olvido los procesos de dispersión y de transporte de material por el aire o por las

esporrentías (esporas aéreas, del suelo) o “intrusivas” (como las micorrizas o parásitos asociados a las raíces de la vegetación local), que hasta la fecha han sido pobremente estudiadas y que resultan fundamentales en la interpretación de los espectros fósiles. Debemos señalar que en el caso de la Cuenca Vasco-Cantábrica y el Pirineo occidental, no existe ninguna investigación al respecto, lo cual aclararía varias de las cuestiones e interrogantes planteados en la presente Tesis Doctoral.

V.3. Tafonomía

El término tafonomía, propuesto por I.A. Efremov en 1940, significa literalmente “leyes del enterramiento” (Efremov, 1940). En esos momentos fue empleado para hacer referencia a la disciplina que estudiaba la fosilización o formación de los yacimientos fósiles. A lo largo de las décadas, su significado se ha ampliado y hoy en día la idea engloba la transición del estado vivo al fósil, ya sea por la propia naturaleza del organismo o por la intervención de una serie de agentes externos (Fernández-López, 1999). Además, en la actualidad, la tafonomía no sólo se encarga de analizar el fósil *per se*, sino que también investiga las huellas y señales de actividad de la vida pasada (huellas, coprolitos, marcas de diente o de raíces, huellas de corte, etc.) (Fernández-Jalvo et al., 2011). Según esta autora, la tafonomía es una investigación integral y multidisciplinar que resulta clave a la hora de interpretar los ecosistemas del pasado. Son varias las disciplinas científicas que se sirven del análisis de los procesos tafonómicos con el objetivo de comprender mejor el comportamiento de diversos elementos y reconstruir el pasado con mayor detalle: la Paleontología (Paleobiología, Paleoceanografía, Icnología, Bioestratigrafía), la Astrobiología, la Tafonomía forense y la Arqueología ambiental serían las principales.

En el caso que nos ocupa, el de la Paleopalinología, resulta imperante mencionar la falta de interés general que ha existido respecto a los procesos tafonómicos ocurridos en aquellos depósitos en los que recogemos nuestros registros polínicos. Tal y como menciona I.D. Campbell (1999), al ser lo habitual que en nuestras zonas de muestreo los procesos postdeposicionales sean constantes a lo largo del tiempo, el análisis tafonómico es ignorado al tomarse como una complejidad añadida en la investigación. Así, la mayor parte de los estudios existentes son resultado de la serendipia, es decir, en ellos se le ha dado a la tafonomía la importancia que merece por ser los procesos (y sus consecuencias) de una complejidad y dimensión tan evidentes que no podían ser

ignorados (Campbell, 1999). Hemos de ser conscientes de que una interpretación paleopalinológica que incluya la tafonomía va a enriquecerse considerablemente ya que tendremos en cuenta todo un abanico de procesos bióticos y abióticos que puedan conllevar una representación alterada de las especies. Algunos ejemplos de factores a tener en cuenta serían: conservación diferencial, historia del transporte de ese polen, existencia de re-deposición, etc. (Andrews, 2006; Cushing 1967; Campbell 1999).

Esta escasez de información conlleva cierta incertidumbre a la hora de tratar de ofrecer una explicación plausible sobre los resultados obtenidos en los depósitos analizados en esta investigación. Un conocimiento exhaustivo sobre tafonomía nos permitiría conocer la causa de la alta concentración de microfósiles no esporopolínicos en el caso de Ametzagaina, el yacimiento de cronología más antigua. Sin duda alguna, el conjunto de condiciones ambientales, sedimentológicas y geoquímicas del yacimiento de Ametzagaina favorecieron tanto la conservación polínica como la no esporopolínica, permitiéndonos ampliar la información disponible de la evolución climática durante el Gravetiense en el litoral cantábrico. Otra particularidad a destacar es la relativa homogeneidad de las curvas, en las que no se dan comportamientos en dientes de sierra, bruscos o radicales en las dinámicas de los taxones. Esto difiere considerablemente de las pésimas condiciones de preservación de la columna perteneciente a la Edad del Bronce de la cueva de Baltzola. De hecho, entre estos yacimientos existe otra diferencia. Así como en el caso de Ametzagaina la conservación esporopolínica y no esporopolínica es reseñable, en la cueva de Baltzola los pólenes y esporas aparecen en elevadas concentraciones, mientras que ninguna de las muestras resultó válida para el caso de los NPP. En esta misma línea, nos encontramos el caso de la turbera de Belate, en la que, proporcionalmente, las muestras estaban mejor conservadas para el caso del polen que para los NPP. Esto no es coincidente con los otros dos análisis de NPP en contexto de turbera de nuestra área de estudio, Prados de Randulanda, Fuente del Vaquero y Zalama (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz y López-Sáez, 2014a, 2014b; Pérez-Díaz et al., 2016), aunque en este último caso es cierto que el diagrama no muestra una gran diversidad de este tipo de microfósiles. Debido a la tendencia generalizada de no marcar los NPP indeterminados no podemos saber si es por escasez de variabilidad de tipos o bien por la incapacidad de asociarlos a un taxón concreto.

En el caso de Los Husos I y II, existen varios hiatos polínicos en la secuencia, generalmente asociados a la combustión de los *foumiers*. Aun y todo, debido a la

función de estabulación de ambos abrigos, esperábamos un mayor número de NPP, especialmente de hongos coprófilos, en los resultados. En Los Husos I, nos ha llamado la atención la baja concentración general de estos microfósiles, especialmente en las capas correspondientes al redil, que no han sufrido un proceso de quema (como en Los Husos II) que pudiera haber conllevado problemas tafonómicos de conservación. De hecho, sí que hemos registrado coprófilos ocasionales tales como TM-398 (1,6%) o HdV-205 (3,3%), pero no hay, para esta capa, ningún resto de *Sordaria*, *Sporormiella* o *Podospora*. Una posible explicación de este fenómeno podría estar en relación con el tipo de gestión del abrigo. En Los Husos I no existen capas de ceniza (*foumier*), consecuencia de la quema de excrementos y sedimento para la higienización del espacio. Es por ello que se ha llegado a plantear el posible uso de dichos residuos como abono para el cultivo, lo que habría eliminado del registro paleopalinológico las esporas de hongos coprófilos. El saneamiento del establo mediante la simple limpieza de la acumulación de residuos por parte de los pastores también explicaría la ausencia de estos moradores. La explicación para la mala conservación tafonómica de Los Husos II varía bastante. La escasez de microfósiles no esporopolínicos en general y de hongos coprófilos en particular coincide con los resultados de la experimentación llevada a cabo en el Mas del Pepet (Rojals, Tarragona) por parte de Vergès (Vergès et al., 2016), quien desarrolló un programa consistente en la quema *in situ* del estiércol con el fin de obtener datos a nivel micromorfológico, geoquímico, arqueobotánico y arqueológico que nos permitieran dar un salto cualitativo en nuestro conocimiento de contextos de redil. En su caso, también contrariamente a lo que habían considerado como hipótesis de partida, la presencia de microfósiles en rediles prehistóricos que habían sufrido quemas periódicas era escaso. De esta manera, la búsqueda información acerca de la existencia de zonas de acumulación de agua, de materia orgánica en descomposición, los horizontes carbonatados o los episodios de erosión no fue efectiva. La principal hipótesis que ellos plantean es que la pobre representación de dichos organismos se podría ligar a la reducción de la acumulación de estiércol mediante la quema y la limpieza de los corrales. Parece ser que en estos contextos también se les han conservado ciertos restos de invertebrados, que suelen estar asociados a parásitos del ganado. Esta explicación podría ser también válida para el caso de la cueva de Baltzola (en prensa), en la que los análisis micromorfológicos indican también procesos de quema con el objetivo del saneamiento de la cavidad. Por otra parte, en los contextos de Peña Larga y Peña Parada, los porcentajes de este tipo de hongos tampoco son excesivamente elevados, a pesar de

que sí que se han llegado a interpretar como una clara muestra de actividades de pastoreo en la zona (Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz, et al., 2010).

Otra coincidencia a nivel tafonómico entre Los Husos I y II y Baltzola es la alta concentración de estomas registrada. Entre ellos nos hemos encontrado dos tipos distintos, que, al no contar con la ayuda de un atlas, no hemos sido capaces de identificar. Esta anomalía podría explicarse en primer lugar por una simple cuestión de conservación diferencial en el que los restos de hojas fosilizados se verían claramente favorecidos. Por otro lado, está claro que en los abrigo y en la cueva se sucedieron en el tiempo importantes acumulaciones de hojas, bien de forma natural, procedentes de la vegetación circundante, bien de manera artificial en relación con determinadas actividades como puede ser la adecuación del espacio a la presencia de ganado.

Si bien el conocimiento con el que contamos sobre los procesos postdeposicionales que afectan al registro polínico es escaso, aún disponemos de un menor número de datos en lo que se refiere a los microfósiles no esporopolínicos. A pesar del creciente número de investigaciones en el campo de los NPP, aún restan ciertas preocupaciones referentes a la metodología empleada, siendo una bastante mencionada por varios autores la de la falta de conocimiento en tafonomía (patrones espaciales de deposición y preservación en distintos ambientes, distancia media recorrida por las esporas, etc.) (Baker et al., 2013, 2016). La primera barrera a la que hay que hacer frente es la enorme variedad de especies de la que estamos hablando, muchas de ellas de taxonomía desconocida, por lo que realizar estudios de cada una de ellas mediante análogos actuales resultaría de vital utilidad, aunque de un esfuerzo ímprobo.

Muy pocos autores se han detenido a observar cómo las esporas de los hongos, algas, etc. que conforman el conjunto de NPP entran a formar parte del registro estratigráfico. Sin embargo, existen algunas excepciones. R. Feranec (2011) recoge una serie de estudios para demostrar que este tipo de análisis resulta imprescindible para entender el significado de los microfósiles no esporopolínicos. Por una parte, cita diversos estudios transcurridos en Europa (Blackford et al., 2006; Davis, 1987; Davis y Shafer, 2006), en los que se demostró que los porcentajes de esporas de hongos coprófilos variaban no sólo por la abundancia de los herbívoros en la zona muestreada, sino por un sinnúmero de factores, a saber: tipo de hábitat, distancia de la fuente fúngica,

propiedades locales del sustrato, características hidrológicas, vegetación local y el clima. Por su parte, E. Montoya (2010) comprobó que la altitud resultaba determinante a la hora de generar diversidad de grupos entre los microfósiles no esporopolínicos, así como que las características del cuerpo de agua afectaban a la distribución de las algas y de los restos zoológicos. También menciona que el hecho de tener en cuenta el tipo de muestra podría ser útil para inferir las características ecológicas *in situ*. Estos dos ejemplos demuestran la utilidad de los estudios de analogía en la investigación de NPP.

Varios autores han hablado sobre la necesidad de investigar la ecología moderna y la tafonomía de *Sporormiella* (Baker et al., 2013; Feranec et al., 2011; Raper y Bush, 2009; Wood y Wilmshurst, 2012). Como ya hemos mencionado anteriormente, existen algunas especies que se han investigado más en este sentido, siendo la mayor protagonista la espora de hongo coprófilo *Sporormiella*. A. Baker (2016) demostró que, en registros lacustres, existía una relación altamente significativa entre la abundancia de estas esporas y la densidad de la biomasa local de los grandes herbívoros cuando se tienen en cuenta factores biológicos y tafonómicos tales como la influencia de las condiciones hidrológicas locales (cercanía a la orilla, el corrimiento superficial o una afluencia de agua próxima). Respecto al primero de los factores, este ya ha sido comprobado por otros autores como D. Raper y M.B. Bush (2009) quienes mostraron que la abundancia de esporas en sedimentos lacustres se reducía cuando aumentaba la distancia desde la orilla más que por un declive de la abundancia de herbívoros. J. Wood y J.M. Wilmshurst (Wood y Wilmshurst, 2012) también mostraron una correlación entre la abundancia de *Sporormiella* y los indicadores de humedad (polen de herbáceas de humedal, amebas testadas) en varios registros de Nueva Zelanda. Estos autores reconocieron que el factor humedad era clave para comprender las diferencias en la variabilidad temporal y local de la esporulación, puesto que las abundancias dependerían de las condiciones en las que se encontrara el excremento. Confirmaron que la producción disminuía notablemente cuando el desecho se secaba en su totalidad o cuando estaba anegado, siendo esta una variable totalmente independiente de la cantidad de herbívoros (y por ende, de residuos fecales) disponibles (Wood y Wilmshurst, 2012).

Aún está en debate la cuantificación del contaje de esporas en contextos lacustres, ya que varios autores consideran que el transporte de las aguas tiende a igualar la heterogeneidad de esporas en la región de captación (Wood y Wilmshurst, 2012). De opinión distinta es A. Baker (2013), que sostiene que la mezcla de esporas en

el agua es débil y que, al contrario, el cambio en el nivel de agua y la localización de la muestra (orilla, ensenada o centro del lago) conllevan una alteración en el ratio de acumulación de esporas y en nuestra interpretación de dichas tendencias. En algunos casos, la acumulación de esporas es mayor cerca de los bordes del lago o en las ensenadas de los arroyos, mientras que en otros aumenta en el centro del lago. Donde hay fuertes efectos de localización de la acumulación de esporas, los niveles de agua cambiantes tienen el potencial de confundir las tendencias en el conteo de esporas, porque alteran la posición de un lugar de muestreo relativo a la orilla lacustre a lo largo del tiempo y además influencia el ratio de acumulación de esporas.

Por otra parte, la influencia de los factores ambientales abióticos (aridez, temperatura) en el ciclo de *Sporormiella*, y por lo tanto, en la abundancia de sus esporas en los sedimentos, no se entiende muy bien. K.A. Pirozynski (1989) fue uno de los primeros en notar una correlación entre los registros cuaternarios de *Sporormiella* y la aridez, lo cual ha sido confirmado. La influencia potencial de las condiciones hidrológicas locales en *Sporormiella* fue destacado por D. Raper y M.B. Bush (2009). Estos efectos deben reducirse para los conteos de esporas de lagos y humedales, porque el transporte de esporas por agua y su deposición en las cuencas lacustres tienden a igualar la heterogeneidad en la escala espacial en la abundancia de esporas en la región de captación (Johnson et al., 2015).

Estas variables tafonómicas crean una alta probabilidad de que las condiciones climáticas variables que afectan a la humedad, los microclimas, la distribución local de herbívoros y la hidrología de los lagos y humedales, supongan fluctuaciones en el conteo de esporas coprófilas, independientemente de la biomasa de grandes herbívoros. Estos problemas se agravan por el hecho de que es común expresar el conteo de esporas relativo a la suma polínica, tal y como hemos explicado con anterioridad (Johnson et al., 2015).

Del mismo modo, no existe un acuerdo en la influencia que ejerce el viento en las abundancias de coprófilos. J. Gill (2013) demostraba la importancia de la dispersión por viento en el corto recorrido (<100 m) para explicar la relación significativa entre la distribución local de bisontes y la abundancia de hongos coprófilos. Su estudio se llevó a cabo en hábitats terrestres en Norteamérica alejados del agua, por lo que sería necesaria una mayor investigación para comprobar completamente la importancia

relativa de los corrimientos y del transporte aéreo en diferentes ambientes deposicionales.

Ya hemos visto a nivel específico qué puede ocurrir si no consideramos la tafonomía como uno de los factores a tener en cuenta en nuestro recorrido para conocer la evolución del paleopaisaje, sin embargo, nos gustaría poner de manifiesto aquí una cuestión más global. Tal y como recoge E. van Asperen (2016), es bastante probable que las esporas fúngicas (y por ende el resto de microorganismos no esporopolínicos) no estén preservadas de manera uniforme. En primer lugar, no todos los suelos presentan el mismo comportamiento ni afectan de la misma manera a los seres en proceso de fosilización. Los biológicamente activos presentan una serie de procesos químicos que suponen en gran medida una rápida degradación de buena parte del conjunto, especialmente aquellas esporas hialinas tales como *Peziza*, *Cheilymenia*, las celdas de *Cercophora* despigmentadas, y en menor medida, *Ascobolus* (van Asperen et al., 2016). Si estas esporas sobreviven en condiciones favorables, serán vulnerables a la degradación química del procedimiento de preparación de muestras. La recuperación está dirigida sobre todo a esporas pigmentadas, que no representan una muestra comprensiva de la diversidad de la comunidad. En lo referente al estudio de hongos coprófilos, tal vez uno de los grupos más investigados, el de aquellos taxones de pared gruesa y pigmentada usados como indicadores para la abundancia de grandes herbívoros, necesitaría revisarse ya que muchos de sus excrementos están dominados por tipos fúngicos que normalmente no se preservan ni se recuperan en las muestras. Del mismo modo, la ausencia de taxones de pared gruesa y pigmentada no tiene necesariamente por qué significar que no había excrementos de animales, siendo esta premisa aplicable a cualquier otro tipo polínico o de NPP. Por otra parte, si en nuestro procesado físico-químico empleamos una malla que no sea lo suficientemente estrecha, esto dará lugar a la pérdida de las esporas de menor tamaño. El estudio de E. van Asperen (2016) proporciona evidencias experimentales de la alteración en el tamaño, la forma y las características morfológicas (o la completa destrucción) de algunos taxones de esporas fúngicas dependiendo de la naturaleza del tratamiento de preparación de las muestras, rechazando firmemente el uso de acetólisis, al considerarlo innecesario e incluso perjudicial para la preservación y la propia salud del palinólogo.

Todas estas consideraciones nos llevan a reflexionar sobre el hecho de que el punto de partida ya se trata de una visión sesgada, a la que hemos de añadir

probleáticas tales como el sistema de contaje, las dificultades de identificación taxonómica, la falta de análogos modernos, la ausencia de atlas de referencia, etc.

V.4. Fiabilidad de la señal de los hongos coprófilos

A pesar de que algunos autores hablan de las virtudes de los hongos coprófilos (estrictos y ocasionales) como indicadores de la presencia/ausencia de ganado, en nuestra experimentación los resultados no son coherentes con la hipótesis inicial de trabajo. Si bien es cierto que estudios como el de J. Gill (2013) o el de A. Baker (2016) muestran una buena correlación en sus experimentaciones o los datos tienen sentido en los registros sedimentarios (Ballut et al., 2012), todavía quedan algunos puntos que merecerían un estudio más exhaustivo. En nuestro caso, en general, no hemos encontrado una relación estadísticamente significativa entre la presión de pastoreo marcada y los porcentajes de hongos coprófilos estrictos. De hecho, podemos encontrarnos situaciones como la de las huertas estudiadas en las experimentaciones de análogos modernos en las que los porcentajes eran relativamente elevados, mientras que en zonas de corral, en principio con una presión de pastoreo máxima, contaban con una menor abundancia de este tipo de microorganismos. Asimismo, otra de las dificultades a la que hemos tenido que hacer frente es establecer qué podemos considerar un porcentaje elevado en la interpretación de los resultados. En referencia a los Indicadores Polínicos de Antropización, podemos afirmar que las abundancias de los taxones considerados fiables para ofrecer esa suerte de impacto en el paisaje solían ir bastante en concordancia con la presión de pastoreo asignado. De esta manera, nos hemos encontrado casos en la experimentación de análogos modernos como el de Rioja Alavesa 1, con una ausencia de ganado doméstico así como de IPA (tan sólo Ranunculaceae al 2,4%); y, por otra parte, Rioja Alavesa 6 con una gran variedad de taxones de este tipo, en perfecto equilibrio con su elevada presión de pastoreo. Somos conscientes de que sería necesaria una indagación más profunda a nivel estadístico, pero nos gustaría reflejarlo en esta tesis al estar en estrecha relación con las ecologías valoradas entre los microfósiles no esporopolínicos.

Como venimos diciendo a lo largo del capítulo, existe una falta de conocimiento del comportamiento tafonómico y de la capacidad de dispersión de los hongos. Resulta una tarea difícil extraer conclusiones cuando aún escasean los trabajos relacionados con la viabilidad de crecimiento del hongo en función de un hábitat o clima concreto. De

hecho, autores como A. Kruys y L. Ericson (2008) o C. Ebersohn y A. Eicker (1997) defienden en sus investigaciones la alta variabilidad existente en la composición fúngica de los excrementos analizados en función de factores tales como la variación de temperatura, la disponibilidad de agua y de nutrientes, la competencia entre las especies de hongos e incluso las preferencias alimentarias de los herbívoros. En este sentido, parece ser que una dieta vegetal más variada conlleva una mayor riqueza del conjunto de ascomicetos de los excrementos (Kruys y Ericson, 2008).

En relación a los puntos que requieren un análisis más exhaustivo con el fin de afinar en las conclusiones podemos tomar el ejemplo de los resultados de la experimentación llevada a cabo por N.E. Parker y J.W. Williams (2011) en 24 lagos de Dakota del Sur, Minnesota y Wisconsin. Estos sugieren que la representación de *Sporormiella* en los sedimentos lacustres está controlada por múltiples factores, en los que sí que se incluye la densidad local de grandes herbívoros. Además, los autores reconocen que su representatividad varía en función del sistema de conteo: las concentraciones de *Sporormiella* parecen ser más llamativas que las abundancias relativas del hongo, debido a los efectos sedimentarios de la cuenca en las tasas de acumulación del polen y las esporas. Por lo tanto, concluyen en la misma línea que nuestra experimentación, animando a llevar a cabo un mayor número de trabajos en lo referente a una mayor comprensión de su representación en sedimentos del Cuaternario reciente.

Otra problemática al margen del sistema de contaje de los microfósiles fúngicos es la procedencia de los mismos. Según M. Richardson (2001), sí que existe una preferencia por parte de los hongos hacia una especie u otra. Este autor realizó un estudio en el que analizaba 425 muestras de excrementos, cuyo origen principal eran los desechos de ovejas, vacas, ciervos, conejos, liebres y urogallos. Como podemos observar, entre las deyecciones analizadas se encuentran tanto aquellas de procedencia salvaje como doméstica, siendo el resultado una diferencia significativa en la composición de las comunidades de las micobiotas de esos tipos de excremento. Esto coincide con lo que previamente había propuesto N. Lundqvist (1972), autor que afirmaba que incluso aquellas especies de apariencia cosmopolita en sus requerimientos, mostraban preferencias por un tipo particular de excremento. A pesar de ello, otros autores coinciden en que no existen diferencias significativas entre especies de herbívoros respecto al tipo de hongos coprófilos que habitan sus excrementos (Angel y

Wicklow, 1975). De hecho, aunque la gran mayoría de hongos coprófilos sean propios de animales herbívoros, se dan casos de crecimiento en animales omnívoros (*Chaetomium globisporum*) e incluso carnívoros (*Chaetomium rajasthanense*), lo cual dificulta aún más la interpretación del registro fósil, al aumentar el número de variables.

A pesar de todo, al menos en el registro fósil, aún no se ha logrado discernir con tanta precisión la especie de *Sporormiella* para saber cuál sería su huésped. Esto genera una serie de dificultades interpretativas ya que la abundancia de dicho hongo coprófilo (y por ende, de los demás hongos coprófilos estrictos –ni qué decir de los ocasionales) no tiene por qué implicar el declive de los grandes mamíferos a finales del Pleistoceno ni el impulso de las actividades ganaderas/pastoriles. Ejemplos de ello son el de S.J. Fiedel (2016) en el que las fechas del declive de la megafauna no coinciden ni con la prosperidad de los asentamientos humanos ni con el declive de las abundancias de los hongos coprófilos. Este autor analiza el declive de las esporas de *Sporormiella* entre el 14800 y el 13900 cal BP, en los lagos Midwestern y Northeastern, muy anterior a la extinción gradual que sufrió la megafauna en esa zona concreta, que está fechada a partir del 12700 cal BP. Además, la presión por parte de los humanos es muy posterior al declive de dicho hongo coprófilo, ya que apenas hay evidencias anteriores al 13000 cal BP. La plausible explicación que el autor del análisis ofrece ante estas circunstancias es que los valores de las esporas fúngicas estarían más bien atribuidos a los pequeños mamíferos e incluso a los pájaros, más que a la megafauna, como es habitual en los estudios paleoambientales del Pleistoceno Reciente. A esto añade que los cambios vegetacionales observados a partir del análisis polínico tradicional los atribuye a modificaciones en los niveles de precipitación y de dióxido de carbono, más que a la influencia de los grandes herbívoros.

Por otra parte, ya hemos mencionado los estudios como el de J. Wood y J.M. Wilmschurst (2011) en el que se rastrea la presencia, ausencia y declive de pájaros y reptiles mediante estos mismos indicadores, lo que nos lleva a pensar qué significa verdaderamente esta señal. De hecho, en un artículo posterior, estos mismos autores plantean de nuevo esta cuestión intentando dar respuesta a por qué los ratios de *Sporormiella* se mantienen elevados cuando hay un importante evento de extinción de grandes herbívoros durante el Pleistoceno Tardío (Wood y Wilmschurst, 2013). Para ellos, la respuesta viene en la misma línea de su anterior artículo: la contribución de excrementos de fauna más pequeña a la suma total de *Sporormiella*, contribución que

los palinólogos no solemos tener en cuenta. Un dato interesante que aportan reside en que por primera vez en un estudio paleopalinológico se plantean cuestiones como las relaciones alométricas para pájaros y mamíferos, que relacionan la masa corporal con la densidad de población y la masa en seco de la ingesta y, de esas relaciones, parece ser que las especies de pequeños herbívoros pueden consumir de media la misma o mayor cantidad de vegetación en seco por área de unidad que una especie de mayor masa corporal. Consecuencia directa de ello es que generen una superficie de mayor volumen de excrementos, en relación a un excremento de un herbívoro de mayor tamaño, en los que los hongos son susceptibles de germinar. Por lo tanto, por especie, los pequeños herbívoros pueden contribuir a una proporción significativa de esporas de *Sporormiella*, *Sordaria* y *Podospora* al registro sedimentario en caso de aumentar la población de los mismos. Estos mismos autores sugieren que mediante otras técnicas como el ADN, se podría averiguar la especie a la que perteneció esa espora fúngica para lograr una mayor precisión en la señal de los hongos coprófilos y de esta manera dejaríamos de emplear tipos específicos de pequeños mamíferos para estudiar la extinción de la megafauna.

Sin embargo, hay autores, como es el caso de A. Baker, que defienden la fiabilidad de los resultados. A. Baker (2016) realizó una experimentación en 16 lagos actuales, rastreando la señal de bovino de Heck, caballo y ciervo rojo, concluyendo que hay una relación altamente significativa entre la abundancia de esporas y la biomasa local de herbívoros y que, por lo tanto, puede emplearse como herramienta en el registro fósil. Por supuesto, sus resultados demuestran que existe una relación cuantitativa entre la abundancia total de esporas y la densidad total de la biomasa de grandes herbívoros. La calibración de las muestras es loable pero continuamos teniendo el mismo problema, que en esa biomasa total de herbívoros se incluyen todos, desde pájaros hasta bisontes por lo que nunca va a estar claro qué estamos muestreando.

Nuestra reflexión, derivada del análisis de los resultados de los registros actuales y fósiles de la presente Tesis Doctoral, puede sintetizarse en que aún quedan muchas investigaciones de carácter estadístico por realizar para garantizar la fiabilidad de estos microfósiles en los diferentes escenarios biogeográficos. La primera dificultad es no saber discernir si la procedencia es de un animal doméstico o salvaje, por lo que asociarlos a un aumento de las prácticas ganaderas podría ser arriesgado si no se interpreta conjuntamente con otros *proxies* (IPA, análisis micromorfológicos, registro arqueológico). Prueba de ello son las elevadas concentraciones de hongos coprófilos en

el yacimiento pleistoceno de Ametzagaina, frente a la escasez de los mismos en los abrigos de Los Husos I y II, empleados como rediles. En el primero, uno de los aspectos que más nos ha llamado la atención ha sido el paulatino incremento de los hongos coprófilos estrictos a lo largo de la secuencia, indicando una mayor presencia de herbívoros en los alrededores en épocas más recientes. Esto nos lleva a reflexionar sobre el nivel de fiabilidad de las esporas de hongos coprófilos a la hora de obtener conclusiones acerca del tamaño poblacional de los herbívoros en el entorno de los yacimientos. En cronologías pleistocénicas, estos microorganismos han sido tradicionalmente empleados para comprobar la presencia y/o abundancia de los grandes mamíferos (Comandini y Rinaldi, 2004; Johnson et al., 2015; Raper y Bush, 2009). No obstante, este hecho nos ha llevado a reflexionar sobre la tendencia a olvidar el papel fundamental de los pequeños herbívoros en la reconstrucción del paisaje, y la inevitable huella que estos dejarían en la señal de los hongos coprófilos. Lamentablemente, la naturaleza ácida del sedimento de Ametzagaina ha hecho imposible la conservación del registro faunístico (Calvo et al., 2012). Por lo tanto, ante la ausencia de fauna, no podemos saber qué tipo de especies predominaban en el entorno.

Asimismo, tal y como mostró la experimentación de análogos modernos, tampoco sabemos discernir si los porcentajes se corresponden a actividades pecuarias o bien al abonado de cultivos mediante sus excrementos. En dicha experimentación nos encontramos unos elevados porcentajes de hongos coprófilos estrictos en las huertas de Sarobe 1 y 2 y Bezkitta 2, así como en Belate 1, mientras que en Sarobe 3 (presión de pastoreo 2) cuenta con unos porcentajes muy reducidos. A este respecto, observamos en los demás estudios de nuestra área otras incógnitas como la amortización de estructuras medievales en las que abundan este tipo de hongos, sin llegar a saber exactamente cuál es la procedencia de los mismos más allá de que se trate de residuos domésticos (Hernández-Beloqui, 2015). Asimismo, volviendo a una de las ideas mencionadas con anterioridad en el apartado de sistemas de cuantificación, hasta la fecha se ha dado una tendencia generalizada de extraer rápidas conclusiones acerca de la presencia de actividades pastoriles e impacto antrópico basadas en el mero registro de hongos coprófilos (Pérez-Díaz, 2012), cuando hemos comprobado que su origen puede ser mucho más diverso y que el sistema de conteo podría dar lugar a interpretaciones equívocas. De hecho, la tendencia generalizada de estos estudios es la de asociar el mero registro de determinados microfósiles (especialmente los más comunes en la

bibliografía –indicadores de erosión, pastoreo, humedad, incendio - con unas sólidas conclusiones de que el fenómeno en cuestión tuvo lugar, independientemente de los valores obtenidos. Por ilustrarlo mediante ejemplos, podemos observar que en los yacimientos y depósitos estudiados en la provincia alavesa se afirman las prácticas ganaderas con valores de *Sordaria* y/o *Sporormiella* considerablemente reducidos, a saber en los niveles de Bronce/Hierro I de Buradón, el Bronce Medio/Final de Castros de Lastra o el Neolítico Antiguo de Peña Larga (hongos coprófilos con porcentajes inferiores al 1%) (Pérez-Díaz, 2012). Los porcentajes que rondan el 2-3%, por ende, también son óbice para confirmar las actividades pastoriles en nuestra área de estudio, como ocurre en los niveles del Neolítico/Calcolítico y Bronce Antiguo de Ameztxo (*Sordaria*, 3,2%); en el Bronce Medio de Masparra (*Sordaria* y *Sporormiella*, en torno al 4,5%); en el Bronce Final/Hierro de Mendizabala (*Sordaria* y *Sporormiella* al 2%) o el Bronce Antiguo de Peña Parda (*Sordaria*, 2,8%) (Pérez-Díaz et al., 2010; Pérez-Díaz, 2012).

V.5. Muestreo en superficie

Uno de los presupuestos sobre el que se basa el método paleopalinológico es que la lluvia polínica fósil refleja la vegetación antigua, de la misma forma que la lluvia polínica actual corresponde a la vegetación de hoy en día (Iriarte-Chiapusso, 2005). Por lo tanto, una mejor interpretación de la producción y dispersión polínica de los taxones que se registran en el análisis de polen fósil, puede inferirse a través de sus análogos modernos.

La recogida de referentes polínicos actuales suele realizarse generalmente mediante la utilización de captadores naturales de polen (como el musgo o la vegetación superficial), la colocación de trampas polínicas o la toma de sedimento superficial. De entre ellas, la más común es la recogida de musgos, ya que evita los problemas derivados de la variabilidad anual del polen, al captar el registro de más de un año (Autio y Hicks, 2004; Brun et al., 2007). La desventaja que podríamos achacar a esta metodología es que no existe un consenso sobre la escala temporal que queda recogida en cada una de las diferentes especies de briófitos (desde periodos inferiores a dos años (Cundill, 1991) hasta una década (Mulder y Janssen, 1998) y que estos no siempre están disponibles en función de nuestro entorno medioambiental. En el caso de las trampas polínicas, es la técnica utilizada por el *European Pollen Monitoring Programme* (Hicks

et al. 1999) y a diferencia de los captadores naturales de polen, el tiempo de acumulación polínica se monitoriza y controla fácilmente. Un posible inconveniente de su utilización sería la necesidad de programar investigaciones de largo recorrido, con el objetivo de monitorizar el mayor número de años estadísticamente válido y el obligado mantenimiento de las trampas. Por otra parte, la utilización de la cubierta vegetal también es un buen indicador del polen acumulado en una estación concreta (Hall, 1989a; Hjelle, 1997). A la hora de realizar análogos modernos, uno de los sistemas que ha recibido bastantes críticas es el de las *airborne dust traps*, ya que se ha considerado que no son un buen reflejo de la vegetación local y regional del área de estudio al quedar sobrerrepresentadas las especies arbóreas (Yu et al., 2001; Ayerdi, 2014; Hernández-Beloqui, 2015)

En esta Tesis Doctoral nos gustaría valorizar la toma de muestras de sedimento superficial con el objetivo de obtener análogos modernos, tal y como han demostrado los resultados positivos de las dos experimentaciones llevadas a cabo. Ya existen varios estudios con las mismas características en zonas con ausencia de musgos, especialmente en la estepa asiática (Adam y Mehringer, 1975; Herzs Schuh et al., 2003; Liu et al., 2006; Ma et al., 2008; Qinghai et al., 2005; Yu et al., 1998). En este sentido, todos los autores citados están de acuerdo con que existe una buena correlación entre la vegetación actual y las muestras de polen superficial, lo cual proporciona una herramienta de gran utilidad a la hora de reconstruir el paisaje vegetal. Un ejemplo de la utilización de muestras de sedimento superficial nos lo brindan T. Ortuño y colaboradores (2011), quienes decidieron basar su estrategia de muestreo en esta tipología. Dichos autores consideraban que la imagen local y regional de la cubierta vegetal boliviana ofrecida por la lluvia polínica venía dada en función de la tafonomía del polen, dependiente del clima y del suelo local. En este estudio tuvieron que optar por muestras de sedimento, puesto que el uso de trampas corría el riesgo de que desaparecieran y les obligaba a volver periódicamente a la zona de muestreo. Asimismo, los lagos y humedales estaban fuertemente antropizados y en esa región no crecen en todas las zonas musgos. Los resultados obtenidos fueron satisfactorios y, una vez más, el análisis multivariante demostró una buena correlación entre el conjunto polínico, el clima y la vegetación actual.

Tal y como menciona J. Carrión (2002), el análisis polínico en regiones áridas plantea bastantes cuestiones problemáticas más en comparación con los estudios en

regiones de carácter atemperado, ya que las principales características de los primeros ecosistemas citados son la mala preservación, la escasez de cuencas sedimentarias disponibles y unos índices de acumulación sedimentaria relativamente altos. En esta línea, A. Horowitz (1992), si bien a la hora de desarrollar su investigación se dirigía principalmente al nivel de representación de especies zoófilas en el registro palinológico, puso en valor la toma de muestras de sedimento superficial. Mediante su experimentación en muestras fecales, de sedimento superficial y de cuencas sedimentarias, demostró que existía una alternativa al musgo en el estudio de análogos polínicos modernos.

Sin embargo, también es preciso reseñar que este método ha recibido críticas por parte de ciertos palinólogos. Por ejemplo, J.M. Wilmshurst y M.S. McGlone (2005), aceptan que el método más útil para reconstruir la vegetación del pasado es una aproximación comparativa usando análogos modernos. No obstante, los autores consideran que el método cuenta con varias limitaciones entre las que se encuentra la diferente señal proveniente del uso de un captador polínico u otro. Según sus resultados, los musgos muestran una alta representatividad del espectro local, mientras que las muestras tomadas del sedimento lacustre pueden mezclar polen de distintas fuentes, ya que, dependiendo de las condiciones de captación y de los procesos de lavado, podrían acumular microrrestos de origen local y extralocal, así como de distintos momentos cronológicos procedentes de eventos de erosión, sedimento de la orilla del río o litorales junto a los de deposición aérea o vegetación superficial. En referencia a las muestras tomadas del sedimento superficial, los autores consideran que los pólenes así recuperados suelen mostrarse en malas condiciones de preservación debido a la corrosión, añadiendo a ello una crítica al análisis de perfiles sedimentarios para el estudio palinológico, puesto que se puede llegar a confundir la señal local con la regional. En su caso de estudio, consideraron que la lectura polínica de la zona de captación refleja un tipo de vegetación completamente distinta a la vegetación real porque aumenta la representatividad de los microrrestos con una exina más resistente. De este modo, concluyen con una advertencia a la hora de utilizar esta tipología de estudio de análogos modernos, especialmente cuando se pretende obtener funciones de transferencia para una reconstrucción polínica/climática cuantitativa. En este mismo sentido, aunque consideran que todos los tipos de trampa polínica que emplearon así como el sedimento superficial, resultaron válidos para conocer el espectro de la lluvia

polínica actual, N. Jantz (2013) sí que coincide con los autores anteriores al decir que en las muestras de sedimento, taxones con una exina frágil, como pueden ser Moraceae/Urticaceae, Ackalpypha, Cyperaceae, *Cecropia* y Lauraceae, están mucho menos representadas que en las trampas polínicas, mientras que los valores de Poaceae son superiores.

Por su parte, U. Herzsuh y H.J.B. Birks (2010), plantean que sería interesante recoger los análogos modernos en el mismo tipo de sustrato en el que hayamos obtenido la secuencia fósil para evitar los diferentes comportamientos tafonómicos. El ejemplo que proporcionan es el de las secuencias lacustres, tan utilizadas en Paleopalinología, que no pueden ofrecernos el mismo tipo de información que el sedimento y el musgo, y a las que no se les podría aplicar la misma función de transferencia.

V. Hall (1989b) plantea que las muestras de vegetación y sedimento superficiales que contienen la lluvia polínica de al menos un año pueden ser comparados con la información que nos ofertan los musgos que contienen la de varias estaciones. Al igual que los autores anteriores, vuelven a reseñar que el pobre estado en el que se encontraban los pólenes procedentes de la vegetación, y sobre todo del sedimento, superficiales, demostró que la superficie que atrapa la lluvia polínica es determinante para saber cuál será el estado final de la conservación de este microrresto.

Pero no solo queremos valorizar la toma de muestras en sedimentos superficiales, sino también ver las ventajas de hacerlo en perfiles sedimentarios. Para ello, hemos rastreado la obra de autores como G. W. Dimbleby, que consideraba que se había prestado muy poca atención al polen preservado en suelos, en comparación con otro tipo de depósitos, recogiendo también en este lluvia polínica (Dimbleby, 1957). En su estudio denunciaba que siempre había habido críticas derivadas de la especulación acerca de la pobre preservación del polen tomado en sedimento, de la desaparición de parte del conjunto polínico por eventos de lavado y de la mezcla del restante. Estas premisas han llevado a multitud de investigadores a considerar, por lo tanto, que el polen procedente de registros sedimentarios no es útil para las reconstrucciones de la vegetación del pasado. Además, añadió que estas circunstancias podían llegar a ser ciertas en determinados escenarios, pero que ninguna de ellas llegaba a ser real siempre, resultando una herramienta de especial interés en aquellas zonas en las que las turberas y los depósitos sedimentarios no eran frecuentes. Igualmente, en un artículo posterior,

añadió que la conservación suele ser buena en suelos ácidos, y que a pesar de que esta hubiera sido tradicionalmente una materia de expertos en ecología, los pedólogos también estaban interesados en unir los datos disponibles sobre la formación de los suelos con la evolución de la vegetación (Dimbleby, 1961).

V.6. Ecologías contradictorias

A lo largo de la realización de esta Tesis Doctoral, nos hemos percatado de la existencia de ciertas contradicciones entre autores a la hora de describir la interpretación de los distintos microfósiles no esporopolínicos. Ante la necesidad de acotar los objetivos de la investigación, nos hemos centrado exclusivamente en intentar resolver las cuestiones referentes al indicador de erosión *Glomus* y la interpretación del registro de los hongos coprófilos. Sin embargo, el análisis exhaustivo de la bibliografía nos ha llevado a conocer más casos en los que la ecología dada a determinados NPP varía de estudio a estudio. Detallamos a continuación algunas de las más evidentes:

V.6.1. HdV-1 *Gelasinospora*

Existe un consenso en establecer que la espora *Gelasinospora* es una especie fimícola, carbonícola y lignícola que suele aparecer bajo condiciones de mayor sequedad (Chambers et al., 2010; Garneau, 1987; Montoya, 2010; van Geel, 1978; van Geel et al., 1989). Sin embargo, algunos autores añaden una serie de interpretaciones a esta ecología, como pueden ser, una preferencia por las condiciones oligotróficas (Montoya, 2010; van Geel et al., 1989), o, que la relaciona con fuego de origen antrópico, cuando aparece con otro tipo de indicadores (López-Sáez et al., 2000). A esto añade que si su porcentaje es superior al 5%, se trata de un fuego local, siendo regional en el caso contrario. Esta última afirmación puede llevar al palinólogo a la confusión, puesto que, tal y como se recoge en el apartado de conteo de esta Tesis Doctoral, los porcentajes se pueden realizar en función a la suma polínica total, que varía de estudio a estudio, y que además es totalmente independiente de la comunidad fúngica estudiada; en función a la suma de NPP o mediante concentraciones. Por todo ello, consideramos que para poder ser empleado para discernir entre la tipología de fuegos, sería bien necesario establecer una metodología de conteo estandarizada.

V.6.2. HdV-10

Estas conidias de clamidosporas fueron asociadas a *Calluna vulgaris*, que actuaría como su huésped, y por lo tanto se le ha considerado un excelente indicador de condiciones ambientales secas (Kuhry, 1985; van Geel, 1978; van Geel et al., 1989). Sin embargo, M. Bakker y D.G. van Smeerdijk (1982) no coinciden con esta afirmación, ya que en su estudio, el tipo 10 era más frecuente cuando *Erica tetralix* era la ericácea dominante y el registro de *Calluna vulgaris* era escaso.

V.6.3. HdV-146 *Gloeotrichia*

La interpretación de G.L. Chmura (2006) respecto al significado de *Gloeotrichia* difiere del presentado por otros autores, que la unen con la eutrofización en ecosistemas acuáticos. Los estudios de ficología moderna sostienen esta interpretación. Estudios experimentales llevados a cabo por P. Hyenstrand (2000) han demostrado que no existen cambios en la abundancia de *Gloeotrichia* si se le añade fosfato, nitrato o amonio, aunque sí que aumenta con la adición de hierro. Si la población de los animales que pastan son adecuadas para reducir la abundancia de la flora béntica competidora, entonces *Gloeotrichia* aumentará en número. Alternativamente, el aumento de luz que ocurre cuando se reduce la profundidad de las aguas podría explicar la aparición de *Gloeotrichia* en estadios tempranos de un ecosistema acuático.

V.6.4. HdV-172 *Coniochaeta cf. lignaria*

Por una parte, A. Barthelmes (2009) y A. Prager (2012), consideran que esta especie, aparte de coincidir con los demás autores en su presencia en la madera y los excrementos (Montoya, 2010; van Geel et al., 1989; van Geel et al., 1983; van Geel et al., 2011), es indicadora de vegetación abierta en ciénagas, con una posible preferencia por *Phragmites australis*. Por otra, J.A. López-Sáez (2000) afirma que este hongo se suele encontrar en niveles ricos de carbón, asociándose su presencia a procesos de deforestación al coincidir con valores más bajos de polen arbóreo. Según este autor, este hongo se relaciona con la presencia del fuego ligado a la deforestación más que con la existencia de hogueras, a pesar de la falta de experimentaciones que lo confirmen.

V.6.5. HdV-20

En este caso no es simplemente que las ecologías no coincidan sino que el número engloba posiblemente géneros distintos.

V.6.6. HdV-207 *Glomus fasciculatum*

La micorriza arbuscular vesicular *Glomus*, tal y como analizamos en profundidad en esta Tesis Doctoral, ha sido empleada para inferir procesos erosión derivados de ciertas prácticas agrarias (López-Sáez, et al., 2000), ganadería (Ejarque et al., 2011) y procesos naturales (Limaye et al., 2007) en diferentes entornos, como turberas, zonas montañosas o incluso yacimientos arqueológicos (Carrión, 2002; Ejarque et al., 2011; Expósito et al., 2017; Innes et al., 2010; Limaye et al., 2007; López-Sáez et al., 2016; Martín-Sánchez y López-Sáez, 2002; Medeanic, 2008; Miola et al., 2006; Pérez-Díaz, 2012; Ruiz-Zapata, 2006; van Geel et al., 1986, 1989). Esta interpretación se deriva de las investigaciones llevadas a cabo en una serie de depósitos lacustres en Maine en las que la frecuencia del hongo en las muestras de terrenos erosionados era altamente reseñable (Anderson et al., 1984). Sin embargo, esta asignación ecológica a la micorriza ha sido puesta en entredicho en más de una ocasión. En esta línea, Kolaczec y colegas (2013) consideran que dicha interpretación solamente sería aplicable en contextos lacustres, debido a que el lavado de las orillas circundantes sería la única explicación plausible para su presencia en las muestras. En la experimentación de análogos modernos llevada a cabo en esta Tesis Doctoral también rechazamos el uso de la micorriza como indicador de fenómenos de erosión. Asimismo, hemos podido comprobar cómo sus abundancias están estrechamente relacionadas con la vegetación no arbórea, abriendo una nueva línea de interpretación de *Glomus* de cara al futuro, que sería especialmente útil en aquellos contextos en los que la conservación palinológica no es óptima.

V.6.7. HdV-32A *Assulina muscorum*

Todos los autores coinciden en que se trata de un indicador de condiciones secas (Kuhry, 1997; Montoya, 2010; Prager y Barthelmes, 2006; van Geel, 1978), a lo que B. van Geel (1989) añade que en su caso específico también es indicador de condiciones pobres de nutrientes.

V.6.8. HdV-55 *Sordaria*

Por una parte tenemos el subtipo A, que parece que está más relacionado con condiciones mesotróficas (Bakker y van Smeerdijk, 1982; Prager y Barthelmes, 2006), pero otros autores también hacen mención a que pertenecen a un género coprófilo (van Geel et al., 1981). También comentan que el subtipo B está relacionado con esas

condiciones tróficas (Prager y Barthelmes, 2006). A pesar de todo, la ecología más empleada en la literatura en la de indicador de presencia de excrementos de herbívoros.

V.6.9. HdV-7 *Chaetomium*

Respecto a HdV-7 *Chaetomium*, prácticamente todos los autores (Barthelmes, 2009; van Geel, 1978; van Geel et al., 1989) coinciden en que se trata de un fuerte descomponedor de celulosa, estando especialmente presente donde este tipo de sustrato sea abundante: excrementos, paja, restos vegetales, ropa, cuero, etc. Sin embargo, hay trabajos que consideran que su abundancia también es susceptible de aumentar ante la existencia de un fuego, sea natural o no (Martín-Sánchez y López-Sáez, 2002). Para saber si el fuego está relacionado con un origen antrópico, los autores proponen rastrear la coincidencia con otros marcadores de impacto humano. De hecho, esta interpretación de HdV-7 como indicador de incendios está claramente extendida en todas las investigaciones de NPP de nuestra área de estudio (Hernández-Beloqui, 2015; Pérez-Díaz, 2012; Pérez-Díaz y López-Sáez, 2014a, 2014b; Pérez-Díaz et al., 2016).

Aparte de estos registros, en nuestra recopilación bibliográfica sistemática para la realización de la base de datos, fuimos conscientes de que había multitud de restos ya estudiados con anterioridad a que se pusiera bajo el foco de atención los NPP y que entraron a formar parte de estos microfósiles: esporas de helechos, foraminíferos o fibras. Consideramos que, especialmente los primeros, no deberían agruparse y dársele unas siglas, puesto que han formado del estudio palinológico tradicional.

A raíz de las experimentaciones desarrolladas en la presente investigación, así como las conclusiones extraídas en un cuidadoso proceso de revisión bibliográfica, ha quedado de manifiesto el largo camino que queda por recorrer en la implementación de los microfósiles no esporopolínicos en los estudios paleopalínológicos. La falta de consenso y las contradicciones en la interpretación de su significación ecológica pueden conducir inevitablemente a inferir deducciones erróneas a la hora de comprender el contexto medioambiental de yacimientos o depósitos naturales. Por ello, resulta imprescindible continuar investigando, especialmente mediante experimentaciones con análogos modernos, para conocer con más detalle las características y ecologías de los NPP.

VI. CONCLUSIONES

El trabajo realizado sobre los microfósiles no esporopolínicos en esta Tesis Doctoral nos ha conducido a una reflexión profunda sobre su grado de utilidad y de confianza. Nuestro planteamiento inicial consistía en realizar un análisis crítico sobre la potencialidad y el tipo de información que podemos obtener de los NPP, visualizando las posibles contradicciones en la interpretación y ecologías asignadas. A lo largo del desarrollo de esta investigación, hemos logrado cumplir con buena parte de los objetivos. Esta circunstancia junto a las limitaciones a las que hemos tenido que hacer frente nos han conducido a extraer sendas conclusiones sobre el estudio de los microfósiles no esporopolínicos en el ámbito de la Paleopalinología.

En primer lugar, nos gustaría reseñar que valoramos el potencial de estos microfósiles como indicadores paleoambientales. No obstante, el hecho de que, a pesar de que hayan transcurrido 40 años desde los primeros trabajos de B. van Geel, todavía no contemos con un protocolo estandarizado es un lastre a la hora de interpretar la señal emitida por ellos.

La principal dificultad ante la que nos encontramos no se deriva de que cuenten con una ecología amplia y generalista o más bien concreta, que pueda aportarnos una mayor información sobre la evolución del paisaje. El mayor obstáculo a la hora de interpretar la señal emitida por los NPP es la incertidumbre generada ante el desconocimiento de cuál es su análogo en la actualidad. Aunque seamos capaces de identificar los diferentes microfósiles y estos nos permitan comparar nuestros resultados con otros estudios paleoambientales, realizar experimentaciones con el fin de calibrar los porcentajes o comprobar cuál es la ecología de determinados tipos se torna difícil cuando no imposible ante la falta de datos sobre cuál es la especie que estamos rastreando. Prueba de ello es la enorme variedad de NPP identificados en esta Tesis Doctoral y la poca información que hemos podido extraer de ellos. Aún y todo, queremos poner en valor el esfuerzo perpetrado por los palinólogos que orientaron el estudio de los NPP con una perspectiva integral.

Además del debate anterior, aunque en parte derivado de él, otro punto sobre el que reflexionar en el estudio de NPP es el valor ecológico otorgado a cada uno de los tipos. En ocasiones, el exceso de confianza en la ecología asignada a determinados NPP supone emplearlo como único indicador paleoambiental para afirmar determinados eventos en la conformación del paleopaisaje. Buena muestra de nuestro rechazo hacia

esa dinámica es nuestra actitud ante la presencia de hongos coprófilos: el hecho de haberlos registrado en la muestra no tiene por qué indicar la existencia de ganadería o de megafauna en el entorno (¿cuál sería el porcentaje adecuado para afirmarlo, por otra parte?) y fijar la atención en otros indicadores se torna del todo necesario: Indicadores Polínicos de Antropización, estructuras o evidencias arqueológicas (los casos de Los Husos I y II resultan paradigmáticos en este sentido), etc. Además, no existe un acuerdo entre autores sobre si hay preferencias por determinados tipos de excrementos en función de la especie animal de la que procedan. Algunos afirman que sí es posible (Cugny, 2012; Richardson, 2001), pero debemos tener en cuenta que nos movemos en un contexto de registro fósil, por lo que llegar a nivel de especie en la identificación es prácticamente imposible. Por lo tanto, a la dificultad de la falta de metodología estandarizada en el conteo, la interpretación de las abundancias sin tener en cuenta otros factores, hay que añadir la falta de seguridad sobre el origen de las esporas. Toda esta problemática es extrapolable al resto de microfósiles no esporopolínicos.

Otra reflexión a la que hemos llegado basándonos en nuestra experiencia es que es apremiante la necesidad de poner en marcha más estudios en ambientes geográficos diferentes para comprobar la validez como indicadores de las distintas esporas. La mayor parte de estudios se han realizado en contextos de turbera o humedal del centro-norte europeo. Aunque existen excepciones (Basumatary et al., 2014; Gelorini, 2011; Ghosh et al., 2017; Kiage y Liu, 2006), todavía queda mucho por hacer para que los palinólogos podamos comparar resultados, perfeccionar la técnica en función del contexto sedimentario y obtener una mayor información tras haber depurado la técnica y acumulado un mayor número de conocimientos que nos pueden ofrecer los NPP.

En este hilo de asuntos, la falta de estudios de microfósiles no esporopolínicos que cuenten con una cronología similar a la nuestra, en el área de estudio, ha supuesto una clara limitación a la hora de desarrollar la investigación ya que las comparaciones entre depósitos son del todo imposibles. Esto podría habernos arrojado luz sobre la presencia/abundancia de ciertos tipos en la zona, ayudándonos a aumentar nuestro conocimiento en relación a sus preferencias ecológicas. Asimismo, hemos de recordar que esta investigación tiene como principal objetivo estudiar el grado de validez de los NPP en los estudios paleopalínológicos. Es por ello que, desde el punto de vista paleoambiental, puede haberse quedado bastante escasa en ofrecer una visión de la

evolución paisajística de la Prehistoria en la Cuenca Vasco-Cantábrica, dada la gran extensión de nuestra área de estudio así como la amplitud cronológica que nos ocupan.

El desconocimiento de los procesos tafonómicos que nos ofrezcan pistas sobre el porqué de la distribución de nuestra muestra es otro de los grandes retos de esta disciplina. No hay estudios sobre la capacidad de conservación de los diferentes tipos de NPP y los problemas de sobrerrepresentación que puedan darse. La falta de conocimientos en torno a los procesos tafonómicos del lugar muestreado y cómo afectan a la señal de NPP es una verdadera limitación. Hemos de considerar que ya partimos de una visión sesgada: microfósiles de pared dura, pigmentados y que sobreviven al mismo procesado físico-químico que el polen. A esto hay que añadir la incertidumbre generada cuando nos hallamos ante la sobrerrepresentación de un tipo concreto. Para ilustrar este argumento, nos remitimos a la Tesis Doctoral de C. Cugny (2012), quien advertía que la presencia de hongos coprófilos depende de más factores aparte de la cantidad de excrementos en la zona muestreada, como la humedad, la variedad de tipos de animales, etc. Otro ejemplo en el que es claro que no podemos tomar a la ligera la ecología asignada a un NPP son los indicadores de fuego/incendio, debiendo tener en consideración otro tipo de estudios como los de mesocarbones, más evidencias arqueológicas, comportamiento de la vegetación, etc. Por ello, debemos abogar por una visión más holística de todo el espectro paleoambiental (polen, IPA, NPP, otros estudios paleobotánicos, análisis geoquímicos y evidencias arqueológicas) para poder armar nuestro discurso sobre la evolución del paisaje y la posible huella humana en el mismo.

En el aspecto metodológico y en relación a este segundo punto, consideramos que las distintas tipologías de muestreo han sido absolutamente enriquecedoras en el sentido de poder observar las diferencias entre contextos sedimentarios de toda índole (turbera, yacimientos en cueva, abrigo, al aire libre, suelos actuales y subactuales, etc.). Sin embargo, los resultados no han sido siempre satisfactorios: el problema de la conservación de polen y NPP ha estado presente en casi todos los registros. A pesar de que hayamos repetido en contadas ocasiones la importancia de tener en consideración los procesos tafonómicos y/o postdeposicionales acaecidos en la zona de estudio, no hemos sido capaces de identificar en nuestro caso cuál han sido las causas de la conservación deficitaria de algunos de los depósitos con el objetivo de adaptar el tratamiento al mismo.

En relación a estos dos puntos, hemos podido comprobar en la elaboración de nuestras investigaciones que la interpretación de la señal de NPP es complicada ante la falta de un método y unas pautas estandarizadas (metodología de laboratorio, homogeneidad en los sistemas de cuantificación, establecimiento de un número mínimo de NPP para considerar válida la muestra, etc.). Por ejemplo, en las experimentaciones que hemos desarrollado no se han cumplido las hipótesis de partida: no siempre ha coincidido la tasa de erosión con los porcentajes de *Glomus*, ni el grado de la presión de pastoreo con el número de hongos coprófilos identificados. De hecho, el gran obstáculo ante el que nos hemos encontrado es la falta de consenso extendida en esta disciplina. Como ya venimos denunciando a lo largo de este proyecto de investigación, la ausencia de un tratamiento físico-químico y sistema de contaje estandarizados, así como la falta de consenso sobre las ecologías y la interpretación de los NPP, nos han supuesto serias dificultades a la hora de descifrar cuál fue la evolución paleoecológica de la zona y el grado de impacto de la huella humana.

Para finalizar, nos gustaría realizar un breve apunte sobre el estudio de estos microfósiles. Está claro que una de las principales ventajas del mismo es de índole económica, esto es, con un único procesado físico-químico, no sólo obtenemos polen, sino también hongos, algas, huevas de parásito, restos de insectos, amebas testadas, etc. Sin embargo, deberíamos plantearnos si existen ventajas más allá de las puramente económicas en el empleo de un único procesado, habida cuenta de que la gran variedad de microrrestos requiere de especialistas en distintos ámbitos de estudio y que podríamos estar incurriendo en una simplificación excesiva de la señal por ellos aportada. Por lo tanto, sería necesario adecuar el método de procesado a las características de los distintos tipos de NPP.

VI.1. Perspectivas de futuro

La principal contribución de esta Tesis Doctoral ha sido poner en conjunto toda una serie de cuestiones relacionadas con el estudio de microfósiles no esporopolínicos, que hasta la fecha tan sólo podía encontrarse en literatura dispersa. Hemos reflexionado sobre el grado de utilidad, las contradicciones a nivel ecológico, la falta de una metodología estandarizada y las dificultades que arrastra con ello. Asimismo, esta investigación es la primera de esta índole realizada en el tercio norte peninsular.

La información proporcionada por esta investigación ha contribuido a resolver algunas de las cuestiones planteadas sobre el uso de los microfósiles no esporopolínicos en los estudios paleopalinológicos. No obstante, hemos de admitir que aún quedan varias cuestiones relevantes por resolver. De hecho, siendo este uno de los principales objetivos de la tesis, esto es, comprobar el grado de utilidad de los NPP, podemos observar que, a raíz de ella, se nos han abierto nuevas líneas de investigación futuras:

1. Establecer una metodología estandarizada, tanto a nivel de procesado de muestras como sistemas de conteo. Esto, con total seguridad, resultará de una gran ayuda en el futuro, una vez mejorada la metodología de este tipo de estudio y dispongamos de una información más fiable sobre su ecología y el tipo de información que aportan.
2. Publicación de la base de datos de microfósiles no esporopolínicos, recogiendo toda la literatura hasta la fecha con los microfósiles identificados y la información que hay al respecto. Nos gustaría desarrollar una plataforma de acceso libre a todos aquellos palinólogos que quieran ahondar en las posibilidades que ofrecen estos restos, siendo posible que la fuéramos actualizando entre todos con las novedades publicadas.
3. Realizar más referenciales en contextos geográficos diferentes: para comprender mejor el registro fósil, se torna indispensable reforzar las uniones entre la ecología y la paleoecología con los objetivos fundamentales de resolver problemas de identificación de microrrestos, conocer la ecología de los organismos productores y, por lo tanto, su valor como indicadores.
4. Desarrollar experimentaciones aplicando distintas metodologías en el área de muestreo. Sería interesante realizar el estudio tradicional polínico y de NPP y, por otra parte, en el mismo sedimento, llevar a cabo muestreos más especializados de determinados indicadores paleoambientales tales como algas, hongos o parásitos. De esta manera, podríamos resolver la eterna cuestión de cuál es el porcentaje de la visión sesgada derivado del proceso físico-químico al que sometemos las muestras. Por otra parte, también sería interesante seguir manteniendo su registro en las muestras polínicas y, a raíz de vislumbrar alguna

anomalía interesante, tomar la decisión de llevar a cabo otro tipo de análisis más especializado.

5. Ampliar el espectro de muestreo de la experimentación de análogos actuales en relación a los hongos coprófilos. Dados los resultados recogidos en la presente Tesis Doctoral, continuar indagando sobre el potencial de estos microfósiles sería de gran aportación. El siguiente paso, además de aumentar el número de muestreos en nuestra área de estudio, pondríamos el foco en áreas pastadas por poblaciones de fauna salvaje. Asimismo, en los nuevos proyectos se implementaría el uso de estadística más avanzada.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Aartolahti. (1965). Oberflächenformen von Hochmooren und ihre Entwicklung in Südwest-Häme und Nord-Satakunda. *Fennia*, 93, 1–268.
- Adam, D. y Mehringer, P. (1975). Modern pollen surface samples - an analysis of subsamples. *Journal of Research of the U.S. Geological Survey*, 3(6), 733–736.
- Aedo, C. y Herrero, A. (2005). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Smilacaceae-Orchidaceae)*, vol. XXI. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Aldezabal, A., Moragues, L., Odriozola, I. y Mijangos, I. (2015). Impact of grazing abandonment on plant and soil microbial communities in an Atlantic mountain grassland. *Applied Soil Ecology*, 96, 251–260.
- Anastasiou, E. y Mitchell, P. D. (2013). Simplifying the process of extracting intestinal parasite eggs from archaeological sediment samples: A comparative study of the efficacy of widely-used disaggregation techniques. *International Journal of Paleopathology*, 3, 204–207.
- Anderson, R. S., Homola, R., Davis, R. y Jacobson, G. (1984). Fossil remains of the mycorrhizal fungal *Glomus fasciculatum* complex in postglacial lake sediments from Maine. *Canada Journal of Botany*, 62, 2325–2328.
- Angel, K. y Wicklow, D. T. (1975). Relationships between Coprophilous Fungi and Fecal Substrates in a Colorado Grassland. *Mycologia*, 67(1), 33–74.
- Aptroot, A. y van Geel, B. (2006). Fungi of the colon of the Yukagir Mammoth and from stratigraphically related permafrost samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 225–230
- Argant, J., López-Sáez, J. A. y Bintz, P. (2006). Exploring the ancient occupation of a high altitude site (Lake Lauzon, France): Comparison between pollen and non-pollen palynomorphs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141, 151–163.
- Armendáriz, J. e Irigaray, S. (1994). *La arquitectura de la muerte. El hipogeo de Longar (Viana, Navarra), un sepulcro colectivo del 2500 a.C.* Pamplona: Centro de Estudios Tierra-Estella. Gobierno de Navarra.
- Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M. J. y Ruiz-Alonso, M. (2003). El yacimiento

- arqueológico de Irikaitz (Zestoa, País Vasco). Contextualización arqueobotánica y en el marco del Paleolítico inferior vasco. En Flor G. (Ed.), *XI reunión nacional de Cuaternario* (pp. 211–218). Oviedo: Consejería de Cultura.
- Arrizabalaga, Á. e Iriarte-Chiapusso, M. J. (2010). El Paleolítico superior inicial en el siglo XXI. Dos décadas de avances en la encrucijada vasca. En Mangado Llach, X. y Fortea Pérez, F. J. (Eds.), *El Paleolítico superior peninsular. Novedades del siglo XXI: [homenaje al profesor Javier Fortea]* (pp. 311–335). Barcelona.
- Arrizabalaga, Á., Prieto, A., García-Ibaibarriaga, N., Calvo, A., Domínguez-Ballesteros, E., Ochoa, B., Ordoño, J., Romero, A., Villaluenga, A., Tapia, J., Ayerdi, M., Echazarreta-Gallego, A., Hernández-Beloqui, B., Medina-Alcaide, M.Á., Brättmoller, M., Suárez, A., Sarasketa-Gartzia, I. y Iriarte-Chiapusso, M. J. (2016). En la ruta occidental del poblamiento de la Península Ibérica. *MUNIBE*, 67, 227–234.
- Aseginolaza-Iparraguirre, C., Gómez-García, D., Lizaur-Sukia, X., Montserrat-Martí, G., Morante-Serrano, G., Salaverria-Monfort, M. y Uribe-Echebarria-Díaz, P. (1989). *Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. (A. Aranburu-Arbizuri, Ed.) (Vol. 2^a). Vitoria-Gasteiz: Viceconsejería de Medio Ambiente. Gobierno Vasco.
- Auge, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11, 3–42.
- Autio, J., y Hicks, S. (2004). Annual variations in pollen deposition and meteorological conditions on the fell Aakenustunturi in northern Finland: Potential for using fossil pollen as a climate proxy. *Grana*, 43(1), 31–47.
- Ayerdi, M. (2004). *Gramíneas silvestres y cultivadas en la lluvia polínica actual. Dispersión y representatividad*. Universidad del País Vasco, Tesis Fin de Máster inédita.
- Azcón-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldán, A., Bautista, S., Vallejo, R. y Barea, J. M. (2003). Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 22(1), 29–37.

- Baker, A. G., Bhagwat, S. A. y Willis, K. J. (2013). Do dung 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. y 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 (11), 1273-1281.
- Bakker, M. y van Smeerdijk, D. G. (1982). A palaeoecological study of a late holocene section from “Het IJperveld”, western Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 36(1–2), 95–163.
- Ballut, C., Michelin, Y. y Miras, Y. (2012). Landscape human shaping and spatial mobility of agropastoral practices in the Chaîne des Puys during historical times (Massif Central, France). *Quaternary International*, 251, 97–106.
- Barandiarán-Maestu, I., Benítez, P., Cava, A. y Millán, M. A. (2007). El taller gravetiense de Mugarduia sur (Navarra): identificación y cronología. *Zephyrus*, 60, 15–26.
- Barandiarán-Maestu, I., Cava, A. y Aguirre-Ruiz de Gopegui, M. (2013). *El taller de sílex de Mugarduia sur. Una ocupación de Urbasa (Navarra) durante el Gravetiense*. Anejos de Veleia. Series Maior, 13.
- Barthelmes, A. (2009). Vegetation dynamics and carbon sequestration of Holocene alder (*Alnus glutinosa*) carrs in NE Germany, Tesis, Universidad de Greifswald.
- Barthelmes, A., Prager, A. y Joosten, H. (2006). Palaeoecological analysis of *Alnus* wood peats with special attention to non-pollen palynomorphs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 33–51.
- Basumatary, S. K., Bera, S., Sangma, S. N. y Marak, G. (2014). Modern pollen deposition in relation to vegetation and climate of Balpakram valley, Meghalaya, northeast India: Implications for Indo-Burma palaeoecological contexts. *Quaternary International*, 325(1), 30.
- Behre, K. E. (1981). The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams.

Pollen et Spores, 23, 225–245.

Bell, A. (2005). *An illustrated guide to the coprophilous Ascomycetes of Australia*. Utrecht: Fungal Biodiversity Centre CBS.

Bellot, F. y Vieitez, E. (1945). Primeros resultados del análisis polínico de las turberas galaicas. *Anales Del Instituto de Edafología, Ecología y Fisiología Vegetal*, 2, 281–303.

Benedí, C., Rico, E., Güemes, J. y Herrero, A. (2009). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Plantaginaceae-Scrophulariaceae)*, vol. XIII. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

Beug, H. J. (2004). *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Birks, H. J. B. (1990). Indicator values of pollen-types from post-6000 B.P. pollen assemblages from southern England and southern Sweden. *Quaternary Studies in Poland*, 10, 21–31.

Blackford, J. J. y Innes, J. B. (2006). Linking current environments and processes to fungal spore assemblages: Surface NPM data from woodland environments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 179–187.

Blackford, J. J., Innes, J. B., Hatton, J. J. y Caseldine, C. J. (2006). Mid-Holocene environmental change at Black Ridge Brook, Dartmoor, SW England: A new appraisal based on fungal spore analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 189–201.

Bocchi, S. y Malgioglio, A. (2010). *Azolla-Anabaena* as a biofertilizer for rice paddy fields in the Po Valley, a temperate rice area in northern Italy. *International Journal of Agronomy*, 2010, 1–5.

Boddington, C. L. y Dodd, J. C. (2000). The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experiment microcosms. *Plant and Soil*, 218(1), 145–157.

Bodego, A. (Ed.). (2014). Geología de la Cuenca Vasco-Cantábrica. En *Simposio Enseñanza de la Geología* (p. 251). Bilbao: Universidad del País Vasco.

- Boyer-Klein, A. (1976). Análisis polínico de la cueva de Tito Bustillo. En Moure Romanillo, J. A. y Cano Herrera M. (Eds.), *Excavaciones en la cueva de Tito Bustillo. Trabajos de 1975* (pp. 203–206). Oviedo: Instituto de Estudios Asturianos.
- Boyer-Klein, A. (1981). Análisis palinológico del Rascaño. En González Echegaray, J. y Barandiarán-Maestu, I.(Eds.), *El Paleolítico Superior de la cueva del Rascaño (Santander)* (pp. 215–220). Santander: Ministerio de Cultura, Dirección General de Bellas Artes, Archivos y Bibliotecas.
- Boyer-Klein, A. (1989). El yacimiento prehistórico de Zatoya (Navarra). Análisis polínico. *Trabajos de Arqueología Navarra*, 8, 231–265.
- Brinkkemper, O. (2012). Eggs of intestinal parasites whipworm (*Trichuris*) and mawworm (*Ascaris*): Non-pollen palynomorphs in archaeological samples. *Review of Palaeobotany and Palynology* 186, 16–21.
- Brun, C., Dessaint, F., Richard, H. y Bretagnolle, F. (2007). Arable-weed flora and its pollen representation: A case study from the eastern part of France. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146(1–4), 29–50.
- Brun, C. (2009). Biodiversity changes in highly anthropogenic environments (cultivated and ruderal) since the Neolithic in eastern France. *The Holocene*, 19(6), 861–871.
- Bryant, V. M. y Hall, S. (1993). Archaeological palynology in the United States: a critique. *American Antiquity* 1, 58(2), 277–286.
- Bunting, M. J., Gaillard, M. J., Sugita, S., Middleton, R. y Broström, A. (2004). Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene*, 14(5), 651–660.
- Burjachs, F. (1992). Paleobotánica y análisis polínico. En Rodá de Llanza I.(Ed.), *Ciencias, metodologías y técnicas aplicadas a la arqueología* (pp. 31–46). Bellaterra (Barcelona): Publicacions de la Universitat Autònoma de Barcelona.
- Burjachs, F., Iriarte-Chiapusso, M. J. y López-Sáez, J. A. (2003). Metodología arqueopalinológica. En Buxó R. y Piqué R. (Eds.), *La recogida de muestras en arqueobotánica: objetivos y propuestas metodológicas. La gestión de los recursos vegetales y la transformación del paleopaisaje en el Mediterráneo occidental* (pp.

- 11–18). Barcelona: Museu d'Arqueologia de Catalunya.
- Calvo, A., Tapia, J., Arrizabalaga, Á e Iriarte-Chiapusso, M. J. (2012). El yacimiento de Ametzagaina (Donostia, País Vasco). Un campamento gravetiense al aire libre en el Cantábrico. En De las Heras, C., Lasheras, J.A., Arrizabalaga, Á y De la Rasilla, M. (Eds.) *Pensando en el Gravetiense: nuevos datos para la región cantábrica en su contexto peninsular y pirenaico*. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Monografía 23 (pp. 229–240).
- Campbell, I. D. (1999). Quaternary pollen taphonomy: examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1), 245–256.
- Carrión, J. S. (2002). A taphonomic study of modern pollen assemblages from dung and surface sediments in arid environments of Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120(3–4), 217–232.
- Carrión, J. S. (2003). Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13, 6, 839–849.
- Carrión, J. S. (2007). Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews*, 26, 1455–1475.
- Carrión, J. S., Scott, L. y Vogel, J. (1999). Twentieth century changes in montane vegetation in the eastern Free State, South Africa, derived from palynology of hyrax dung middens. *Journal of Quaternary Science*, 14(1), 1–16.
- Carrión, J. S., Scott, L., Huffman, T. y Dreyer, C. (2000). Pollen analysis of Iron Age cow dung in southern Africa. *Vegetation History and Archaeobotany*, 9, 239–249.
- Carrión, J. S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Leroy, S. A. G., Bailey, G. N., López-Sáez, J. A. y Dupré-Ollivier, M. (2009). Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the value of negative results. *Internet Archaeology*, 25, 1–59.
- Castiella, A. (1993). De la protohistoria Navarra: La Edad del Hierro. *Cuadernos de Arqueología de La Universidad de Navarra*, 8, 231–235.
- Castroviejo, S., Laínz, M., López-González, G., Montserrat, P., Muñoz-Garmendia, F.,

- Paiva, J. y Villar, L. (1986). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Lycopodiaceae-Papaveraceae)*, vol. I. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Laínz, M., López-González, G., Montserrat, P., Muñoz-Garmendia, F., Paiva, J. y Villar, L. (1990). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Platanaceae-Plumbaginaceae)*, vol. II. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Gómez-Campo, C., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R. y Villar, L. (1993). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Cruciferae-Monotropaceae)*, vol. IV. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Laínz, M., Morales, R., Muñoz-Garmendia, F., Nieto, G. y Paiva, J. (1997). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Ebenaceae-Saxifragaceae)*, vol. V. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Benedí, C., Laínz, M., Muñoz-Garmendia, F., Nieto, G. y Paiva, J. (1997). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Haloragaceae-Euphorbiaceae)*, vol. VIII. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R. y Soriano, C. (2006). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Plumbaginaceae (partim)-Capparaceae)*, vol. III. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Luceño, M., Galán, A., Jiménez-Mejías, P., Cabezas, F. y Medina, L. (2007). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Cyperaceae-Pontederiaceae)*, vol. XVIII. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Castroviejo, S., Talavera, S., Andrés, C., Arista, M., Fernández-Piedra, M. P., Gallego, M. J. y Quintanar, A. (2012). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Gentianaceae-Boraginaceae)*, vol. XI. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Chambers, F. M., van Geel, B. y van der Linden, M. (2010). Considerations for the

- preparation of peat samples for palynology and for the counting of pollen and non-pollen palynomorphs. *Mires and Peats*, 7, Article 11, 1-14.
- Chapman, V. J. y Chapman, D. J. (1973). *The algae* (Second). Bath: The MacMillan Press LTD.
- Chichinadze, M. y Kvavadze, E. (2013). Pollen and non-pollen palynomorphs in organic residue from the hoard of ancient Vani (western Georgia). *Journal of Archaeological Science*, 40, 2237–2253.
- Chmura, G. L., Stone, P. A. y Ross, M. S. (2006). Non-pollen microfossils in Everglades sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 103–119.
- Clark, V. J. y Clark, G. A. (1975). La cueva de Balmori (Asturias, España). *Trabajos de Prehistoria*, 32(1), 35–78.
- Clark, G. A. y Menéndez-Amor, J. (1975). Muestra de polen de Liencres: niveles 1 y 2. En Clark, G. A. (Ed.), *Liencres una estación al aire libre de estilo asturiense cerca de Santander. Seminario de Arqueología de la Universidad de Deusto* (pp. 67–70). Bilbao: Cuadernos de Deusto, 2.
- Clarke, C. M. (1994). Differential recovery of fungal and algal palynomorphs versus embryophyte pollen and spores by three processing techniques. En Davis, O. K. (Ed.), *Aspects of archaeological palynology: methodology and applications*. (pp. 53–62). American Association of Stratigraphic Palynologist, College Station.
- Comandini, O. y Rinaldi, A. C. (2004). Tracing megafaunal extinctions with dung fungal spores. *Mycologist*, 18(4), 140–142.
- Conedera, M., Colombaroli, D., Tinner, W., Krebs, P. y Whitlock, C. (2016). Insights about past forest dynamics as a tool for present and future forest management in Switzerland. *Forest Ecology and Management*, 388(15), 100–112.
- Cook, E. J. (2009). A record of late Quaternary environments at lunette-lakes Bola and Turangmorohe, Western Victoria, Australia, based on pollen and a range of non-pollen palynomorphs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153, 185–224.
- Cook, E. J., van Geel, B., Kaars, S. y van der Arkel, J. (2011). A review of the use of

- non-pollen palynomorphs in palaeoecology with examples from Australia. *Palynology*, 35(2), 155–178.
- Cooke, R. C. y Rayner, A. D. M. (1984). *Ecology of saprotrophic fungi*. London: Longman
- Cronberg, G. (1986). Blue-green algae, green algae and Chrysophyceae in sediments. En Berglund, B. E. (Ed.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology* (pp. 507–526). Chichester: John Wiley y Sons.
- Cugny, C. (2010). Modern and fossil non pollen palynomorphs from the Basque mountains (western Pyrenees, France): the use of coprophilous fungi to reconstruct pastoral activity. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19, 391–408.
- Cugny, C. (2012). *Apports des microfossiles non-polliniques à l'histoire du pastoralisme sur le versant nord pyrenéen. Entre référentiels actuels et reconstitution du passé*. Université Toulouse 2 Le Mirail (UT2 Le Mirail), Toulouse.
- Cundill, P. (1991). Comparisons of moss polster and pollen trap data: a pilot study. *Grana*, 30(2), 301–308.
- Currás, A., Ghilardi, M., Peche-Quilichini, K., Fagel, N., Vacchi, M., Delanghe, D. y Ottaviani, J.C. (2016). Reconstructing past landscapes of the eastern plain of Corsica (NW Mediterranean) during the last 6000years based on molluscan, sedimentological and palynological analyses. *Journal of Archaeological Science: Reports*.
- Cushing, E. J. (1967). Evidence for differential pollen preservation in late Quaternary sediments in Minnesota. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 4(1–4), 87–101.
- D'Antoni, H. (2008). *Arqueoecología: sistemática y caótica*. Madrid: CSIC.
- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K - understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28, 1–18.
- Davis, O. K. (1984). Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a Great Basin (USA) mountain range. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 40, 295–315.

- Davis, O. K. (1987). Spores of the dung fungus *Sporormiella*: Increased abundance in historic sediments and before Pleistocene megafaunal extinction. *Quaternary Research*, 28(2), 290–294.
- Davis, O. K. y Shafer, D. S. (2006). *Sporormiella* fungal spores, a palynological means of detecting herbivore density. *Palaeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 237(1), 40–50.
- Deforce, K., Van Hove, M.L. y Willems, D. (2015). Analysis of pollen and intestinal parasite eggs from medieval graves from Nivelles, Belgium: Taphonomy of the burial ritual. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 4, 596–604.
- Demske, D. (2013). Atlas of pollen, spores and further non-pollen palynomorphs recorded in the glacial-interglacial late Quaternary sediments of Lake Suigetsu, central Japan. *Quaternary International*, 290–291, 164–238.
- Devesa, J. A., Gonzalo, R. y Herrero, A. (2007). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Rubiaceae-Dipsacaceae)*, vol. XV. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Díaz González, T. E., Fernández-Carvajal Álvarez, M. del C. y Fernández Prieto, J. A. (2004). *Curso de Botánica*. Gijón: Ediciones Trea.
- Dietre, B. (2012). Modern pollen rain and fungal spore assemblages from pasture woodlands around Lake Saint-Point (France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 186, 69–89.
- Dimbleby, G. W. (1957). Pollen analysis of terrestrial soils. *New Phytologist*, 56, 12–28.
- Dimbleby, G. W. (1961). Soil pollen analysis. *Journal of Soil Science*, 12(1), 1–11.
- Dimbleby, G. W. (1985). *The Palynology of archaeological sites*. London: Academic Press.
- Doveri, F. (2004). *Fungi Fimicoli Italici. A guide to the recognition of Basidiomycetes and Ascomycetes living in faecal material*. Trento: Associazione Micologica Bresadola.

- Doyen, E., y Etienne, D. (2017). Ecological and human land-use indicator value of fungal spore morphotypes and assemblages. *Vegetation History and Archaeobotany*.
- Dupré-Ollivier, M. (1984). Palinología de los niveles VII a II. En Altuna, J. (Ed.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Ekain, Deba)* (pp. 61–63). Munibe, Sociedad de Estudios Vascos.
- Dupré-Ollivier, M. (1989). Análisis polínico de la cueva de Amalda. En Altuna, J. Baldeón, A. y Mariezkurrena, K. (Eds.), *La cueva de Amalda (Zestoa, País Vasco). Ocupaciones paleolíticas y postpaleolíticas*. Eusko Ikaskuntza.
- Ebersohn, C. y Eicker, A. (1997). Determination of the coprophilous fungal fruit body successional phases and the delimitation of species association classes on dung substrates of African game animals. *Botanical Bulletin Academia Sinica*, 38, 183–190.
- Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74, 81–93.
- Ejarque, A. (2013). *La alta montaña pirenaica: génesis y configuración holocena de un paisaje cultural. Estudio paleoambiental en el valle del Madriu-Perafita-Claror (Andorra)*. BAR International Series 2507.
- Ejarque, A., Miras, Y. y Riera, S. (2011). Pollen and non-pollen palynomorph indicators of vegetation and highland grazing activities obtained from modern surface and dung datasets in the eastern Pyrenees. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 167, 123–139.
- Eklblom, A. y Gillson, L. (2010). Dung fungi as indicators of past herbivore abundance, Kruger and Limpopo National Park. *Palaeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 296, 14–27.
- Entry, J., Rygielwicz, P., Watrud, L. y Donnelly, P. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*, 7(1), 123–138.
- Erdtman, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. Waltham: Chronica Botanica.

- Eusko Jaurlaritz / Gobierno Vasco. geoEuskadi. (2014).
- Etienne, D., y Jouffroy-Bapicot, I. (2014). Optimal counting limit for fungal spore abundance estimation using *Sporormiella* as a case study. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23(6), 743.
- Expósito, I. y Burjachs, F. (2016). Taphonomic approach to the palynological record of burnt and unburnt samples from El Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International*, 414, 258–271.
- Expósito, I., Burjachs, F. y Allué, E. (2017). Filling in the gaps: The contribution of non-pollen palynomorphs to knowledge about the local environment of the Sierra de Atapuerca caves during the Pleistocene. *Quaternary International*, 433 (A), 224-242.
- Fægri, K. y Iversen, J. (1989). *Text-book of pollen analysis* (4th editio). Chichester: John Wiley y Sons.
- Feeser, I. y O'Connell, M. (2009). Fresh insights into long-term changes in flora, vegetation, land use and soil erosion in the karstic environment of the Burren, western Ireland. *Journal of Ecology*, 97, 1083–1100.
- Feeser, I. y O'Connell, M. (2010). Late Holocene land-use and vegetation dynamics in an upland karst region based on pollen and coprophilous fungal spore analyses: an example from the Burren, western Ireland. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(5–6), 409–426.
- Feranec, R. S., Miller, N. G., Lothrop, J. C., y Graham, R. W. (2011). The *Sporormiella* proxy and end-Pleistocene megafaunal extinction: A perspective. *Quaternary International*, 245, 333–338.
- Fernández-Eraso, J. (1997). *Peña Larga: Memoria de las excavaciones arqueológicas (1985-1989)*. Fernández-Eraso, J. (Ed.) *Memorias de yacimientos alaveses*, 4. Diputación Foral de Álava.
- Fernández-Eraso, J. (2000). Excavaciones en la Sierra de Cantabria: Los Husos I (Elvillar), Peña Parda (Laguardia), Las Yurdinas II (Peñacerrada). *Arkeoikuska*, 99, pp. 44-49.

- Fernández-Eraso, J. (2001). Excavaciones en la Sierra de Cantabria: Los Husos I (Elvillar), Peña Parda (Laguardia), Las Yurdinas II (Peñacerrada), San Cristóbal (Laguardia). *Arkeoikuska*, pp. 39-45
- Fernández-Eraso, J. (2003a). El abrigo de Peña Parda (Laguardia, Álava) y su relleno arqueológico. *Cuadernos de Arqueología de La Universidad de Navarra*, 11.
- Fernández-Eraso, J. (2003b). Las Yurdinas II: un depósito funerario entre finales del IV y comienzos de III milenio B.C. *Memorias de Yacimientos Alaveses*, 8.
- Fernández-Eraso, J. (2006). Abrigo de Los Husos II (Elvillar): IV Campaña. *Arkeoikuska*, 2006, 74–80.
- Fernández-Eraso, J. (2007). La secuencia del Neolítico en La Rioja Alavesa desde su origen hasta las primeras Edades del Metal. *Veleia*, 24–25, 669–687.
- Fernández-Eraso, J. (2015). Abrigo de San Cristóbal: IX Campaña. *Arkeoikuska*, 2015, 97–99.
- Fernández-Eraso, J. y Polo-Díaz, A. (2008). Establos en abrigos bajo roca de la Prehistoria Reciente: su formación, caracterización y proceso de estudio. Los casos de Los Husos y de San Cristóbal. *KREI*, 10, 39–51.
- Fernández-Eraso, J., Pérez-Díaz, S., Ruiz-Alonso, M., Alonso Eguíluz, M., García-Rojas, M., Sánchez, A. y Polo-Díaz, A. (2017). Rediles y pastores en la Prehistoria Reciente de Rioja Alavesa. En Fernández-Eraso, J., Mujika-Alustiza, J.A. Arrizabalaga, Á. y García-Díez, M. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Lydia Zapata Peña*. Universidad del País Vasco.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., y Andrews, P. (2011). Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30(11), 1296–1302.
- Fernández-López, S. (1999). Tafonomía y fosilización. En Meléndez B. (Ed.), *Tratado de Paleontología. Tomo I* (pp. 51–107, 438–441). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, CSIC, Instituto Pirenaico de Ecología.
- Fiedel, S. J. (2018). The spore conundrum: Does a dung fungus decline signal humans' arrival in the Eastern United States? *Quaternary International*, 466, 247-255.

- Firbas, F. (1935). *Die Vegetationsentwicklung des mitteleuropäischen Spätglazials*. *Bibliotheca Botanica*.
- Fletcher, W. J. y Hughes, P. D. (2016). Anthropogenic trigger for Late Holocene soil erosion in the Jebel Toubkal, High Atlas, Morocco. *CATENA*, 149, 713–726.
- Floristán Samanes, A. (1986). *Lecciones de Geografía de Navarra*. Pamplona: Universidad de Navarra.
- Floristán Samanes, A. (1995a). *Geografía de Navarra. V.1. El Solar*. Pamplona: Diario de Navarra.
- Floristán Samanes, A. (1995b). *Geografía de Navarra. V.5. Las comarcas 1*. Pamplona: Diario de Navarra.
- Floristán Samanes, A. (1995c). *Geografía de Navarra. V.6. Las comarcas 2*. Pamplona: Diario de Navarra.
- Font Quer, P. (1953). *Diccionario de Botánica*. Barcelona: Labor.
- Forestry Commission Scotland/Coimisean na Coilltearachd Alba. Fecha de consulta: 16 de noviembre de 2015, en <http://scotland.forestry.gov.uk/woodland-grazing-toolbox/grazing-management/grazing-regime/stocking-density-and-duration>
- Francis, R y Read, D. J. (1995). Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1301–1309.
- Froyd, C. A., Coffey, E. E. D., van der Knaap, W. O., van Leeuwen, J. F. N., Tye, A. y Willis, K. J. (2014). The ecological consequences of megafaunal loss: giant tortoises and wetland biodiversity. *Ecology Letters*, 17, 144–154.
- Gallego-Berenguer, J. (1989). *Atlas de parasitología*. Jover.
- Galop, D. (1998). *La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée. Contribution palynologique*. GEODE - Laboratoire d'écologie terrestre - Framespa.

- Galop, D. (2000). Propagation des activités agro-pastorales sur le versant nord-pyrénéen entre le VI et le III millénaire av. J.C.: l'apport de la palynologie. En *Société et espaces. Actes del Rencontres méridionales de Préhistoire récent* (pp. 101–108). Toulouse: Editions des Archives d'Ecologie Préhistorique.
- García-Álvarez, S., Morla-Juaristi, C., Solana-Gutiérrez, J. y García-Amorena, I. (2009). Taxonomic differences between *Pinus sylvestris* and *P. uncinata* revealed in the stomata and cuticle characters for use in the study of fossil material. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 155, 61–68.
- García-Antón, M., Ruiz-Zapata, M. B. y Ugarte, F. M. (1989). Análisis geomorfológico y palinológico de la turbera de Saldropo (Barazar, Zeanuri, Bizkaia). *Lurralde*, 12, 25–44.
- García-Moreiras, I., Sánchez, J. M. y Sobrino, C. (2015). Modern pollen and non-pollen palynomorph assemblages of salt marsh and subtidal environments from the Ría de Vigo (NW Iberia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 219.
- Garneau, M. (1987). Reconstitution paléoécologique d'une tourbière littorale de l'estuaire du Saint-Laurent: analyse macrofossile et sporopollinique. *Géographie Physique et Quaternaire*, 41, 109–125.
- Garneau, M. (1998). Paléoécologie d'une tourbière de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, l'Isle-Verte, Québec. *Bulletin Geological Survey of Canada*, 514.
- Gauthier, E., Bichet, V., Massa, C., Petit, C., Vannière, B. y Richard, H. (2010). Pollen and non-pollen palynomorph evidence of medieval farming activities in southwestern Greenland. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19, 427–438.
- Gelorini, V. (2011). Modern non-pollen palynomorphs from East African lake sediments. *Review of Palynology* 146, 143–173.
- Gelorini, V. (2012). Validation of non-pollen palynomorphs as paleoenvironmental indicators in tropical Africa: contrasting-200-year paleolimnological records of climate change and human impact. *Review of Palaeobotany and Panynology* 186, 90–101.
- Gervais, B., MacDonald, G. M., Snyder, J. A. y Kremenetski, C. (2002). *Pinus*

- sylvestris* treeline development and movement on the Kola Peninsula of Russia: pollen and stomate evidence. *Journal of Ecology*, 90, 627–638.
- Ghosh, R., Paruya, D. K., Acharya, K., Ghorai, N. y Bera, S. (2017). How reliable are non-pollen palynomorphs in tracing vegetation changes and grazing activities? Study from the Darjeeling Himalaya, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 475, 23–40.
- Gill, J. L., McLauchlan, K. K., Skibbe, A. M., Goring, S., Zirbel, C. R., Williams, J. W. y Wilson, S. (2013). Linking abundances of the dung fungus *Sporormiella* to the density of bison: implications for assessing grazing by megaherbivores in palaeorecords. *Journal of Ecology*, 101(5), 1125–1136.
- Gillet, F., Kohler, F., Vandenbergue, C. y Buttler, A. (2010). Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 135, 34–41.
- Goehry, C. y De Beaulieu, J. L. (1979). À propos de la concentration du pollen à l'aide de la liqueur de Thoulet dans les sédiments minéraux. *Pollen et Spores*, XXI(1–2), 239–251.
- Gómez Piñeiro, J. (1985). *Geografía de Euskal Herria*. Vilassar de Mar: Oikos-Tau.
- Gómez Piñeiro, J., Floristán Samanes, A., Novau, J. C., Ferrer Regales, M., García-Ruiz, J. M. y Arnáez Vadillo, J. (1999). *Geografía de España. Volumen 5. País Vasco/Navarra/La Rioja*. Planeta.
- Gosling, S. N., McGregor, G. R., y Lowe, J. A. (2009). Climate change and heat-related mortality in six cities Part 2: climate model evaluation and projected impacts from changes in the mean and variability of temperature with climate change. *International Journal of Biometeorology*, 53(1), 31–51.
- Graf, M.T. y Chmura, G. L. (2006). Development of modern analogues for natural, mowed and grazed grasslands using pollen assemblages and coprophilous fungi. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 139–149.
- Graham, A. (1962). The role of fungal spores in palynology. *Journal of Paleontology*, 36, 60–68.

- Grew, N. (1682). *Anatomy of plants*. London: W. Rawlins.
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. y Castillo-Argüero, S. (2007). Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 81, 133–139.
- Hall, V. (1989a). A comparison of grass foliage, moss polsters and soil surfaces as pollen traps in modern pollen studies. *Circaea*, 6(1), 63–69.
- Hall, V. (1989b). A study of the modern pollen rain from a reconstructed 19th century farm. *The Irish Naturalist Journal*, 23, 82–92.
- Hansen, B. C. S. (1995). Conifer stomate analysis as a paleoecological tool: an example from the Hudson Bay Lowlands. *Canadian Journal of Botany*, 73, 244–252.
- Heras Pérez, P., Infante Sánchez, M., Virgel, S., Camps, M., Aizpurua, A., Berriozabalgoitia, A. y García, I. (2006). *Cartografía y bases técnicas para la gestión de turberas. Informe técnico*. Pamplona
- Heras Pérez, P., Infante Sánchez, M., Biurrun, I., Campos, J. A. y Berastegi. (2010). Tipología, vegetación y estado de conservación de los hábitats hidroturbosos del noroeste de Navarra. *Acta Botanica Barcinonensina*, 53, 27–45.
- Hernández-Beloqui, B. (2015). *Los paisajes medievales del norte peninsular: registros paleopalinológicos de la Llanada Alavesa y la Cuenca de Treviño*. Universidad del País Vasco - Euskal Herriko Unibertsitatea.
- Herzschuh, U., Kürschner, H. y Ma, Y. (2003). The surface pollen and relative pollen production of the desert vegetation of the Alashan Plateau, western Inner Mongolia. *Chinese Science Bulletin*, 48(14), 1488–1493.
- Herzschuh, U. y Birks, H. J. B. (2010). Evaluating the indicator value of Tibetan pollen taxa for modern vegetation and climate. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(3), 197–208
- Hesse, M. y Waha, M. (1989). A new look at the acetolysis method. *Plant Systematics and Evolution*, 163(3), 147–152.

- Hicks, S., Tinsley, H. M., Pardoe, H. S. y Cundill, P. (1999). European Pollen Monitoring Programme. Supplement to the guidelines.
- Hillbrand, M., Hadorn, P., Cugny, C., Hasenfratz, A., Galop, D. y Haas, J. N. (2012). The palaeoecological value of *Diporotheca rhizophila* ascospores (Diporothecaceae, Ascomycota) found in Holocene sediments from Lake Nussbamersee, Switzerland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 186, 62–68.
- Hjelle, K. L. (1997). Relationships between pollen and plants in human-influenced vegetation types using presence-absence data in western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(1), 1–16.
- Hoogenraad, H. R. (1935). Studienüber diensphagnicolen Rhizopodenderniederländischen Fauna. *Archiv Für Protistenkunde*, 84, 1–100.
- Horowitz, A. (1992). *Palynology of arid lands*. Amsterdam: Elsevier.
- Huikari, O. (1956). Primäärinen soistumisen osuudesta Suomen soiden synnyssa. (Referat: Untersuchungen über den Anteil der primären Versumpfung an der Entstehung der finnischen Moore). *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 42, 5.
- Hyenstrand, P., Rydin, E. y Gunnerhed, M. (2000). Response of pelagic cyanobacteria to iron additions-enclosure experiments from lake Erken. *Journal of Plankton Research*, 22, 1113–1126.
- Ibarrondo-Ainz, M. J. (1996). El último proceso de cambio en el territorio del caserío. *Lurralde: Investigación y Espacio*, (19), 137–154.
- Innes, J. B., Blackford, J. J. y Simmons, I. G. (2004). Testing the integrity of fine spatial resolution palaeoecological records: microcharcoal data from near-duplicate peat profiles from the North York Moors, UK. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214, 295–307.
- Innes, J. B., Blackford, J. J. y Chambers, F. M. (2006). *Kretzschmaria deusta* and the Northwest European mid-Holocene *Ulmus* decline at Moel y Gerddi, North Wales, United Kingdom. *Palynology*, 30, 121–132.

- Innes, J. B., Blackford, J. J. y Simmons, I. G. (2010). Woodland disturbance and possible land-use regimes during the Late Mesolithic in the English uplands: pollen, charcoal and non-pollen palynomorph evidence from Bluewath Beck, North York Moors, UK. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(5–6), 439–452.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1994). *El paisaje vegetal de la Prehistoria reciente en el alto valle del Ebro y sus estribaciones atlánticas*. Universidad del País Vasco, Vitoria-Gasteiz.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1994). Estudio palinológico del nivel sepulcral del yacimiento arqueológico de Pico Ramos (Muskiz, Bizkaia). *Cuadernos de Prehistoria-Arqueología*, 5.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1997). El entorno arqueobotánico del abrigo de Peña Larga. En Fernández-Eraso, J. (Ed.), *Memorias de Yacimientos Alaveses. Peña Larga; Memoria de las excavaciones arqueológicas 1985-1989* (Vol. 4, p. 5). Vitoria-Gasteiz: Diputación Foral de Álava.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1997). El entorno vegetal del yacimiento de Buruntza (Andoain, Gipuzkoa): Datos polínicos. *MUNIBE*, 49, 135–142.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1998). Estudio palinológico de la cueva de Kobeaga II (Ispaster, Bizkaia). *Illunzar*, 4, 171.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (1998). Análisis palinológico del depósito arqueológico de Kanpanoste Goikoa (Vírgala, Álava). En Alday, A. (Ed.), *Kanpanoste Goikoa, Vírgala, Álava* (pp. 85–94). Vitoria-Gasteiz: Diputación Foral de Álava.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2001a). El entorno vegetal de los pobladores prehistóricos de Aizpea: análisis polínico. *Anejos de Veleia*, 10, 315–323.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2001b). Un caso paradigmático de antropización del medio vegetal. El poblado de la Edad del Bronce de Puy Águila I (Bardenas Reales, Navarra). *Trabajos de Arqueología Navarra*, 15, 123–136.

- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2002). Antropización del paisaje y economía de producción entre los siglos XV y IV a.C. El entorno vegetal del yacimiento de La Hoya (Laguardia, Álava). *Estudios de Arqueología Alavesa*, 19, 163–190.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2003). El Holoceno Reciente en la Sierra de Aralar: primeros registros palinológicos de la Alta Edad Media. *KOBIE*, XXVII, 151–162.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2005). El entorno vegetal del abrigo de Mendandia y su depósito arqueológico: análisis palinológico. En Alday, A. (Ed.), *El campamento prehistórico de Mendandia. Ocupaciones mesolíticas y neolíticas entre el 8500 y el 6400 BP* (Vol. 9, pp. 397–410). Fundación José Miguel de Barandiarán.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2007). El medio vegetal del osario prehistórico de San Juan Ante Portam Latinam (Laguardia, Álava). En Vegas Aranburu, J. I. (Ed.), *San Juan Ante Portam Latinam. Una inhumación colectiva prehistórica en el Valle Medio del Ebro. Memoria de las excavaciones arqueológicas 1986, 1990, 1991* (Vol. Diputación, pp. 69–81).
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2009). Vegetation landscape and the anthropization of the environment in the central sector of the Northern Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 200, 66–76.
- Iriarte-Chiapusso, M. J. (2013). La secuencia paleoambiental del taller gravetiense al aire libre de Mugarduia sur: la contribución de la Palinología. En Barandiarán-Maestu, I., Cava, A. y Aguirre-Ruiz de Gopegui, M. (Eds.), *El taller de sílex de Mugarduia sur. Una ocupación de Urbasa (Navarra) durante el Gravetiense* (Vol. 13, pp. 87–100). Bilbao: Anejos de Veleia. Series Maior.
- Iriarte-Chiapusso, M. J., Mujika-Alustiza, J. A. y Tarriño, A. (2005). HERRIKO BARRA (Zarautz-Gipuzkoa): caractérisation industrielle et économique des premiers groupes de producteurs sur le littoral basque. *Bulletin de La Société Préhistorique Française*, XXXVI, 127–136.
- Iriarte-Chiapusso, M. J., Aguirre, M., López-Quintana, J. C. y Zapata Peña, L. (2006). Poblamiento y paisaje vegetal en Urdaibai durante el Pleistoceno superior y los inicios del Holoceno. Estado de la cuestión. En Cadiñanos-Aguirre, J. A., Ibabe-

- Lujanbio, A., Lozano-Valencia, P., Meaza, G. y Onaindia-Olalde, M. (Eds.), *III Congreso Español de Biogeografía* (pp. 107–113). Isla de Txatxarramendi (Sukarrieta): Universidad del País Vasco.
- Iriarte-Chiapusso, M. J., Aranburu-Mendizabal, A., Ayerdi, M., Echazarreta-Gallego, A., Hernández-Beloqui, B., Medina-Alcaide, M. Á., Moreno-Larrazabal, A. y Portillo, M. (2017). La ausencia de evidencias no es evidencia de ausencias: la transcendencia de la materia vegetal en las sociedades prehistóricas. En Fernández-Eraso, J., Mujika-Alustiza, J.A. Arrizabalaga, Á. y García-Díez, M. (Eds.) *Miscelánea en homenaje a Lydia Zapata Peña* (pp. 155–178). Universidad del País Vasco.
- Isturiz, M. J. (1997). Análisis palinológico del yacimiento arqueológico de Kukuma (Araia, Álava). En *Memorias de yacimientos alaveses* (Vol. 3, pp. 71–73). Vitoria-Gasteiz: Diputación Foral de Bizkaia.
- Iversen, J. (1949). The influence of prehistoric man. *Danmarks Geologiske Undersogelse*, 3(6), 1–25.
- Iversen, J. (1964). Plant indicators of climate, soil, and other factors during the Quaternary. En *Vlth International Congress on Quaternary*. Warsaw.
- Jackson, S. T. y Lyford, M. E. (1999). Pollen dispersal models in Quaternary plant ecology: Assumptions, parameters, and prescriptions. *The Botanical Review*, 65(1), 39–75.
- Jankovská, V. (2000). Indicative value of *Pediastrum* and other coccal green algae in Palaeoecology. *Folia Geobotanica*, 35, 59–82.
- Jantz, N., Homeier, J., León-Yáñez, S., Moscoso, A., y Behling, H. (2013). Trapping pollen in the tropics — Comparing modern pollen rain spectra of different pollen traps and surface samples across Andean vegetation zones. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 193, 57–69.
- Jarosz, N. (2003). *Étude de la dispersion atmosphérique du pollen de maïs. Contribution à la maîtrise des risques de pollinisation croisée*. Institut National Agronomique Paris-Grignon.

- Johnson, C., Rule, S., Haberle, S., Turney, C. S. M., Kershaw, P. y Brook, B. (2015). Using dung fungi to interpret decline and extinction of megaherbivores: problems and solutions. *Quaternary Science Reviews*, 110, 107–113.
- Joosten, H. y de Klerk, P. (2002). What's in a name?: Some thoughts on pollen classification, identification, and nomenclature in Quaternary palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122(1), 29–45.
- Kendrick, B. (1996). *The Fifth Kingdom*. Focus.
- Klerk, P. de, Donner, Mn., Joosten, H., Karpov, N. S., Minke, M., Seifert, N. y Theuerkauf, M. (2009). Vegetation patterns, recent pollen deposition and distribution of non-pollen palynomorphs in a polygon mire near Chokurdakh (NE Yakurtia, NE Siberia). *Boreas*, 38, 39–58.
- Kiage, L. M. y Liu, K. (2006). Late Quaternary paleoenvironmental changes in East Africa: a review of multiproxy evidence from palynology, lake sediments, and associated records. *Progress in Physical Geography*, 5, 633–658.
- Klironomos, J. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84, 2292–2301.
- Kolaczek, P., Zubek, S., Blaszkowski, J., Mleczko, P. y Margielewski, W. (2013). Erosion or plant succession. How to interpret the presence of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) spores in pollen profiles collected from mires. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 189, 29–37.
- Kramer, A., Herzschuh, U., Mischke, S. y Zhang, C. (2010). Late Quaternary environmental history of the south-eastern Tibetan Plateau inferred from the Lake Naleng non-pollen palynomorph record. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(5), 453–468.
- Kruys, A. y Ericson, L. (2008). Species richness of coprophilous ascomycetes in relation to variable food intake by herbivores. *Fungal Diversity*, 30, 73–81.
- Kuhry, P. (1985). Transgression of a raised bog across a coversand ridge originally covered with an oak-lime forest. Paleoeological study of a Middle Holocene local vegetational succession in the Amtsven (northwest Germany). *Review of*

Palaeobotany and Palynology, 44, 303–353.

Kuhry, P. (1988). A paleobotanical and palynological study of holocene peat from the El Bosque mire, located in a volcanic area of the Cordillera Central of Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 55(1–3), 19–72.

Kuhry, P. (1997). The palaeoecology of a treed bog in western boreal Canada: a study based on microfossils, macrofossils and physico-chemical properties. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96, 183–224.

Kumar, R. N., Pasricha, R., Singh, N. y Mukerji, K. G. (1995). Taxo-ecological studies of coprophilous fungi-A review. En Mishra, P. C., Behera, N., Senapati, B. K. y Guru, B. C. (Eds.), *Advances in Ecology and Environmental Sciences* (pp. 35–55). New Delhi: Ashish Publishing House.

Large, M. F. y Braggins, J. E. (1990). Effect of different treatments on the morphology and size of fern spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 64, 213–221.

Leroi-Gourhan, A. (1966). Análisis polínico de la cueva de El Otero. *Excavaciones Arqueológicas En España*, 53, 80–85.

Leroi-Gourhan, A. (1971). Análisis polínico de cueva Morín. En González Etxegaray, J. y Freeman, L. G. (Eds.), *Cueva Morín: excavaciones 1966-1968* (pp. 359–369). Publicaciones del Patronato de las cuevas prehistóricas de la provincia de Santander.

Leroi-Gourhan, A. (1980). Analyse pollinique de la grotte du Pendo. En González Etxegaray, J. (Ed.), *El yacimiento de la cueva de El Pendo* (pp. 265–266). Biblioteca Praehistoria Hispana, XVII.

Leroi-Gourhan, A. y Renault-Miskovsky, J. (1977). La Palinologie appliquée à l'Archéologie. Méthodes, limites et résultats. *Support Bulletin de l'AFEQ*, 35–49.

Li, Y., Zhou, L. y Cui, H. (2008). Pollen indicator of human activity. *Chinese Science Bulletin*, 53(9), 1181–1293.

Life Tremedal Project. Fecha de consulta: 28 de mayo de 2018, en <https://lifetremedal.eu/humedales/belate/>

- Limaye, R., Kumaran, K. P. N., Nair, K. y Padmahal, D. (2007). Non-pollen palynomorphs as potential palaeoenvironmental indicators in the Late Quaternary sediments of the West coast of India. *Current Science*, 92(10), 1370–1382.
- Liu, H., Wang, Y., Tian, Y., Zhu, J., y Wang, H. (2006). Climatic and anthropogenic control of surface pollen assemblages in East Asian steppes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 138(3), 281–289.
- López-García, P. (1981). Los pólenes de la Cueva de El Salitre. *Trabajos de Prehistoria*, 38(1), 93–96
- López-García, P. (1982). Abauntz: análisis polínico. *Trabajos de Arqueología Navarra*, 3, 356–358.
- López-García, P. (1991). Estudio palinológico de los sedimentos del yacimiento de “La Peña.” En Cava, A. y Beguiristain, M. A (Eds.), *El yacimiento prehistórico del abrigo de La Peña (Marañón, Navarra)* (Vol. 10, pp. 97-Anexo 2). Instituto Príncipe de Viana.
- López-Sáez, J. A., van Geel, B., Farbos-Texier, S. y Diot, M. F. (1998). Remarques paléoécologiques à propos de quelques palynomorphes non-polliniques provenant de sédiments quaternaires en France. *Revue de Paléobiologie*, 17(2), 445–459.
- López-Sáez, J. A., Martín Sánchez, M. y van Geel, B. (2000). Aplicación de los microfósiles no polínicos en palinología arqueológica. En Oliveira Jorge, V. (Ed.), *Contributos das Ciências e das Tecnologias para a Arqueologia da Península Ibérica. Actas 3º congresso de Arqueologia Peninsular* (Vol. IX, pp. 11–20). Vila-Real.
- López-Merino, L., López-Sáez, J. A. y López-García, P. (2006). Estudio palinológico de la turbera litoral holocena de Las Dueñas (Cudillero, Asturias, España). *Revista Española de Micropaleotología*, 38(2–3), 299–308.
- López-Sáez, J. A., Martín Sánchez, M. y van Geel, B. (2000). Aplicación de los microfósiles no polínicos en palinología arqueológica. En V. Oliveira-Jorge (Ed.), *Contributos das Ciências e das Tecnologias para a Arqueologia da Península Ibérica. Actas 3º congresso de Arqueologia Peninsular* (IX, pp. 11–20). Vila-Real.

- López-Sáez, J. A., Galop, D., Iriarte-Chiapusso, M. J. y López-Merino, L. (2008). Paleoambiente y antropización en los Pirineos de Navarra durante el Holoceno medio (VI-IV milenios cal. BC): una perspectiva palinológica. *Veleia*, 645–653.
- López-Sáez, J. A. Iriarte-Chiapusso, M. J. y Burjachs, F. (2013). Arqueopalinología. En García-Díez, M. y Zapata, L. (Eds.), *Métodos y técnicas de análisis y estudio en Arqueología prehistórica. De lo técnico a la reconstrucción de los grupos humanos* (p. 678). Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco.
- López-Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Robles-López, S., Pérez-Díaz, S., Alba-Sánchez, F. y Nieto-Lugilde, D. (2016). Landscape dynamics and human impact on high-mountain woodlands in the western Spanish Central System during the last three millennia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 9, 203–218.
- Lundqvist, N. (1972). Nordic Sordariaceae s.lat. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 20, 1–374.
- Ma, Y., Liu, K., Feng, Z., Sang, Y., Wang, W. y Sun, A. (2008). A survey of modern pollen and vegetation along a south-north transect in Mongolia. *Journal of Biogeography*, 35, 1512–1532.
- Margulis, L. (Ed.). (1990). *Handbook of protoctista: the structure cultivation, habitats and life histories of the microorganisms: a guide to the algae, ciliates, foraminifera, sporozoa, water molds, slime molds and the other protoctists*. The Jones and Bartlett Series in Life Science.
- Marinova, E. y Atanassova, J. (2006). Anthropogenic impact on vegetation and environment during the Bronze Age in the area of Lake Durankulak, NE Bulgaria: Pollen, microscopic charcoal, non-pollen palynomorphs and plant macrofossils. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 165–178.
- Martín-Sánchez, M. y López-Sáez, J. A. (2002). Paleoecología del fuego: una aproximación a partir de microfósiles no polínicos. En Kunst, M. y Guerra, M. Á. R. (Eds.), *Sobre el significado del fuego en los rituales funerarios del Neolítico* (pp. 147–154).
- Mauquoy, D., Blaauw, M., van Geel, B., Borromei, A. M., Quattrocchio, M., Chambers, F. M. y Possnert, G. (2004). Late Holocene climatic changes in Tierra del Fuego

- based on multiproxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research*, (61), 148–158.
- Mazier, F. (2006). *Modelisation de la relation entre pluei pollinique actuelle, vegetation et pratiques pastorales en moyenne montagne (Pyrenees et Jura)*. Franche-Comté.
- Mazier, F., Galop, D., Gaillard, M. J., Rendu, C., Cugny, C., Legaz, A. y Buttler, A. (2009). Multidisciplinary approach to reconstructing local pastoral activities: an example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque). *The Holocene*, 19(2), 171
- Mazier, F., Kuneš, P., Sugita, S., Trondman, A. K., Broström, A. y Gaillard, M. J. (2010). Pollen-inferred quantitative reconstructions of Holocene land-cover in NW Europe for the evaluation of past climate-vegetation feedbacks: Evaluation of the REVEALS-based reconstruction using the Czech Republic database. *Geophysical Research Abstracts*, 12.
- McAndrews, J. H. y Turton, C. L. (2007). Canada geese dispersed cultigen pollen grains from prehistoric Iroquoian fields to Crawford Lake, Ontario, Canada. *Palynology*, 31(1), 9–18.
- Meaza, G. (1989). Caracterización fitogeográfica de las Bardenas de Navarra. *Lurralde: Investigación y Espacio*, 12, 45–69.
- Meaza, G. (2004). *Euskal Herriko Geografia*. Bilbao: Ibaizabal.
- Meaza, G., y Ruiz-Urrestarazu, E. (1994). *Eusko Lurra. V.2. Erliebea*. Donostia: ETOR.
- Medeanic, S. (2006). Freshwater algal palynomorph records from Holocene deposits in the coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141, 83–101.
- Medeanic, S. (2008). Non-pollen palynomorphs as environmental indicators in the surface samples from mangrove in Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 39, 27–51.
- Menéndez-Amor, J. (1950). Estudio de las turberas de la zona oriental asturiana. *Anales de La Asociación Española Para El Progreso de Las Ciencias*, año XV(4), 801–

816.

- Menéndez-Amor, J. y Florschütz, F. (1961). Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. Resultado del análisis palinológico de algunas series de muestras de turba, arcilla y otros sedimentos en los alrededores de: I. Puebla de Sanabria (Zamora); II. *Estudios Geológicos*, 17, 83–99.
- Menozi, B., Zotti, M. y Montanari, C. (2010). A non-pollen palynomorphs contribution to the local environmental history in the Ligurian Apennines: a preliminary study. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19, 503–512.
- Mertens, K. N. (2009). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments. The *Lycopodium* marker-grain method put to the test. *Review of Paleobotany and Palynology* 157, 238–252.
- Miehe, G., Miehe, S., Kaiser, K., Reudenbach, C., Behrendes, L., Duo, L. y Schlütz, F. (2009). How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276, 130–147.
- Mighall, T. M., Martínez-Cortizas, A., Biester, H. y Turner, S. E. (2006). Proxy climate and vegetation changes during the last five millennia in NW Iberia: Pollen and non-pollen palynomorph data from two ombrotrophic peat bogs in the North Western Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 203–223.
- Miola, A., Bondesan, A., Corain, L., Favaretto, S., Mozzi, P., Piovan, S. y Sostizzo, I. (2006). Wetlands in the Venetian Po Plain (northeastern Italy) during the Last Glacial Maximum: Interplay between vegetation, hydrology and sedimentary environment. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141, 53–81
- Miola, A. (2012). Tools for Non-Pollen Palynomorphs (NPPs) analysis: A list of Quaternary NPP types and reference literature in English language (1972-2011). *Review of Palaeobotany and Palynology* 186, 142–161.
- Misra, J. K., Tewari, J. P., Deshmukh, S. K. y Vágvolgyi, C. (2014). *Fungi from*

different substrates. CRC Press.

Moe, D., y van der Knaap, W. O. (1990). Transhumance in mountain areas: additional interpretation of three pollen diagrams from Norway, Portugal and Switzerland. En Moe D. y Hicks, S. (Eds.), *Impact of prehistoric and medieval man on the vegetation: man at the forest limit* (pp. 91–103). PACT 31.

Molina, R., Massicotte, H. y Trappe, J. M. (1992). Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: Community-ecological consequences and practical implications. En Allen, M.P. (Ed.), *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process* (pp. 357–437). New York: Chapman y Hall.

Money, N. P. (2016). Spore Production, Discharge and Dispersal. En Watkinson, S. C., Boddy, L. y Money, N. P. (Eds.), *The Fungi (Third Edition)* (Third Edit, pp. 67–97). Boston: Academic Press.

Monna, F., Galop, D., Carozza, M., Tual, A., Beyrie, F., Marembert, F. y Grouset, F. E. (2004). Environmental impact of early Basque mining and smelting recorded in high ash minerogenic peat deposit. *Science of Total Environment*, 325, 197–214.

Montoya, E. (2010). Non-pollen palynomorphs from surface sediments along an altitudinal transect of the Venezuelan Andes. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 297(1), 169–183.

Moore, P. D., Webb, J. A. y Collinson, M. E. (1991). *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Morales, R., Quintanar, A., Cabezas, F., Pujadas, A. J. y Cirujano, S. (2010). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Verbenaceae-Labiatae-Callitrichaceae)*, vol. XII. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

Moreira, M., Baretta, D., Tsai, S. M. y Cardoso, E. J. B. N. (2006). Spore density and root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in preserved or disturbed *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. ecosystems. *Scientia Agricola*, 63(4), 380–385.

Mudie, P. J. (2010). Non-pollen palynomorphs in the Black Sea corridor. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19, 531–544.

- Mudie, P. J. (2011). Non-pollen palynomorphs, indicators of salinity and environmental change in the Caspian-Black Sea-Mediterranean corridor. *The Geological Society of America, SP 473*, 89–115.
- Mulder, C. y Janssen, C. R. (1998). Application of Chernobyl caesium-137 fallout and naturally occurring lead-210 for standardization of time in moss samples: recent pollen-flora relationships in the Allgäuer Alpen, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 103(1–2), 23–40.
- Mulder, C. y Janssen, C. R. (1999). Occurrence of pollen and spores in relation to present-day vegetation in a Dutch heathland area. *Journal of Vegetation Science*, 10(1), 87–100.
- Muñoz-Garmendia, F. y Navarro, C. (1998). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Rosaceae)*, vol. VI. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Murray, J. W. (1979). British nearshore foraminiferids. Sinopsis of the British fauna (new series). *Academic Press*, 16, 1–68.
- Nabors, M. W. (2006). *Introducción a la Botánica*. Madrid: Pearson Educación.
- Nieto-Feliner, G., Jury, S. L. y Herrero, A. (2003). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Araliaceae-Umbelliferae)*, vol. X. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Nilsson, T. (1952). *Kompendium i Kvartärpaleontologi och Kvartärpaleontologiska Undersökningsmetoder*. Lund Univ.
- Normand, C. (1993). Un atelier de taille de pièces à dos à Tercis (Landes). *Archéologie Del Pyrénées Occidentales et Des Landes*, 12, 27–51.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M. y Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 724–738.
- ONDOTEK. (2005). Red de seguimiento del estado ecológico de los ríos de la

Comunidad Autónoma del País Vasco. *Gobierno Vasco, Departamento de Medio Ambiente y Ordenación Del Territorio.*

Öpik, M., Moora, M., Liira, J. y Zobel, M. (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94, 778–790.

Ortuño, T., Ledru, M.-P., Cheddadi, R., Kuentz, A., Favier, C., y Beck, S. (2011). Modern pollen rain, vegetation and climate in Bolivian ecoregions. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 165, 61–74.

Paiva, J., Sales, F., Hedge, I., Aedo, C. Aldasoro, J. J., Castroviejo, S. y Velayos, M. (2001). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Myoporaceae-Campanulaceae), vol. XIV.* Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

Panadés i Blas, X. (2013). Las Arcellinida, un bioindicador efectivo de cambios paleoclimáticos y paleoambientales. *Sem@foro* 56.

Pals, J. P. van Geel, B., y Delfos, A. (1980). Paleoecological studies in the Klokkeweel bog near hoogkarspel (prov. of Noord-Holland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 30(0), 371–418.

Parker, N. E. y Williams, J. W. (2011). Influences of climate, cattle density, and lake morphology on *Sporormiella* abundances in modern lake sediments in the US Great Plains. *The Holocene*, 22(4), 475–483.

Payne, R. J., Lamentowicz, M., der Knaap, W. O. van, van Leeuwen, J. F. N., Mitchell, E. A. D. y Mazei, Y. (2012). Testate amoebae in pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 173(0), 68–79.

Pejenaute-Goñi, J. M. (2002). *Navarra: geografía.* Gobierno de Navarra.

Peña-Chocarro, L., Zapata Peña, L., Gazólaz, J. G., Morales, M. G., Sesma Sesma, J. y Straus, L. G. (2005). The spread of agriculture in northern Iberia: new archaeobotanical data from El Mirón cave (Cantabria) and the open-air site of Los Cascajos (Navarra). *Vegetation History and Archaeobotany*, 14, 268–278.

- Peñalba, M. C. (1989). *Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocene du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. Université d'Aix-Marseille III.
- Peñalver, X., y Uribarri, E. (2002). *Intxur: Burdin Aroko herrixka*. San Sebastián: Sociedad de Ciencias Aranzadi.
- Peralta, J. (2013). *Manual de hábitats de Navarra*. Gobierno de Navarra.
- Peralta de Andrés, J., Heras Pérez, P., Infante Sánchez, M. y Berastegi Gartzandia, A. (2015). Cambios de la vegetación tras la restauración de la turbera de Belate (Navarra) observados mediante cartografía diacrónica: 2008-2013. En de la Riva, J., Ibarra, P., Montorio, R. y Rodrigues, M. (Eds.), *Análisis espacial y representación geográfica: innovación y aplicación* (pp. 1823–1831). Universidad de Zaragoza-AGE.
- Pérez-Díaz, S. (2012). *El paisaje vegetal durante la Prehistoria reciente en la vertiente mediterránea de Euskal Herria*. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea.
- Pérez-Díaz, S., Ruiz-Alonso, M., López Sáez, J. A. y Zapata Peña, L. (2010). *POLEN*. Departamento de Biología Vegetal y Ecología, División de Botánica, Universidad de Córdoba.
- Pérez-Díaz, S. y López-Sáez, J. A. (2014a). Prados de Randulanda peat bog (Basque Country, Northern Iberian Peninsula, Spain). *Grana*, 23.
- Pérez-Díaz, S. y López-Sáez, J. A. (2014b). Fuente del Vaquero peat bog (Basque Country, Northern Iberian Peninsula, Spain). *Grana*, 54.
- Pérez-Díaz, S., Ruiz-Alonso, M., López-Sáez, J. A., Solaun, J., Azkarate, A. y Zapata, L. (2015). A palaeoenvironmental and palaeoeconomic approach to the Early Middle Age record from the village of Gasteiz (Basque Country, Northern Iberian Peninsula). *Vegetation History and Archaeobotany*, 24, 683-697.
- Pérez-Díaz, S., López-Sáez, J. A., Pontevedra-Pombal, X., Souto-Souto, M. y Galop, D. (2016). 8000 years of vegetation history in the northern Iberian Peninsula inferred from the palaeoenvironmental study of the Zalama ombrotrophic bog (Basque-

- Cantabrian Mountains, Spain). *Boreas*, 45, 658–672.
- Pirozynski, K. A. (1989). Methods in Quaternary ecology 9. Fungi. *Geoscience Canada*, 16, 183–189.
- Polo-Díaz, A. y Fernández-Eraso, J. (2008). Aportación de la micromorfología a la determinación de los rediles prehistóricos en el Alto Valle del Ebro: el caso de los Husos II. *C yG*, 22(3–4), 159–171.
- Polo-Díaz, A., Alonso Eguíluz, M., Ruiz-Alonso, M., Pérez-Díaz, S., Mújika, J. A., Albert, R. M. y Fernández-Eraso, J. (2016). Management of residues and natural resources at San Cristóbal rock-shelter: Contribution to the characterisation of chalcolithic agropastoral groups in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 414, 202–225.
- Pons, A. (1970). *Le pollen*. Presses Universitaires de France.
- Prager, A. (2012). Pollen and non pollen palynomorphs as tools for identifying alder carr deposits. A surface sample from NE-Germany. *Review of Palaeobotany and Panynology* 186, 22–37.
- Prager, A. y Barthelmes, A. (2006). Non-pollen palynomorphs from modern Alder cars and their potential for interpreting microfossil data from peat. *Review of Palaeobotany and Panynology*, 141, 7–31.
- Pragowski, J. (1970). The effects of pre-treatment and the embedding media on the shape of pollen grains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 10(3), 203–208.
- Prentice, I. C. (1985). Pollen representation, source area and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 23, 76–86.
- Prentice, I. C. y Parsons, R. W. (1983). Maximum likelihood linear calibration of pollen spectra in terms of forest composition. *Biometrics*, 39(4), 1051–1057.
- Qinghai, X., Yuecong, L., Xiaolan, Y., Jule, X., Wendong, L. y Yanjia, P. (2005). Source and distribution of pollen in the surface sediment of Daihai Lake, inner Mongolia. *Quaternary International*, 136(1), 33–45.
- Raper, D. y Bush, M. B. (2009). A test of *Sporormiella* representation as a predictor of

- megaherbivore presence and abundance. *Quaternary Research*, 71, 490–496.
- Regalado-Bueno, E., San Pedro Calleja, Z., Zapata Peña, L., Gallaga, I., García-Rojas, M. y Pérez, A. (2011). Cueva de Balzola. IV Campaña. *Arkeoikuska*, 2011, 238–240.
- Reille, M. (1990). *Leçon de palynologie et d'analyse pollinique*. Paris: CNRS.
- Reille, M. (1999). *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie.
- Reitsma, T. (1969). Size modification of recent pollen grains under different treatments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 9(3), 175–202.
- Revelles, J., Cho, S., Iriarte, E., Burjachs, F., van Geel, B., Palomo, A y Terradas, X. (2015). Mid-Holocene vegetation history and Neolithic land-use in the Lake Banyoles area (Girona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 70–85.
- Richard, H. (1994). Évaluation de l'impact de l'homme sur la végétation: l'apport de la palynologie. *Historire et Mesure*, 9(3–4), 305–316.
- Richard, H. (1999). La palynologie. En Bourquin-Mignot, C., Brochier, J. E., Chabal, L., Crozat, S., Fabre, L., Guibal F. y I. Théry-Parisot (Eds.), *La Botanique* (pp. 9–42). Paris: Editions Errance.
- Richardson, M. (2001). diversity and occurrence of coprophilous fungi. *Mycological Research*, 105(4), 387–402.
- Rico, E., Crespo, M. B., Quintanar, A., Herrero, A. y Aedo, C. (2013). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Liliaceae-Agavaceae)*, vol. XX. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Riera, S., López-Sáez, J. A. y Julià, R. (2006). Lake responses to historical land use changes in northern Spain: The contribution of non-pollen palynomorphs in a multiproxy study. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1–2), 127–137.
- Rotherham, I. (2013). *Trees, forested landscapes and grazing animals. A European perspective on woodlands and grazed treescapes*. Routledge.

- Rudolph, K. (1917). Untersuchungen über den Aufbau böhmischer Moore. Aufbau und Entwicklungsgeschichte südböhmischer Hochmoore. *Abhandlungen Der Kaiserlich- Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft*, 9(4), 1–116.
- Ruiz-Alonso, M. y Zapata, L. (2003). Análisis antracológico del yacimiento arqueológico de Peña Parda. *Cuadernos de Arqueología de Navarra*, 11, 217–252.
- Ruiz-Urrestarazu, E. y Galdós-Urrutia, R. (2008). *Geografía del País Vasco*. Donostia: Nerea.
- Ruiz-Zapata, M. B. (2006). Detección de la actividad antrópica durante el Holoceno reciente, a través de la asociación de palinomorfos polínicos y no polínicos en dos depósitos higroturbosos (El Berrueco y Rascafría) en la Sierra de Guadarrama, Madrid. *Revista Española de Micropaleontología*, 38 (2-3), 355–366.
- Rull, V., López-Sáez, J. A. y Vegas-Vilarrúbia, T. (2008). Contribution of non-pollen palynomorphs to the paleolimnological study of a high-altitude Andean lake (Laguna Verde Alta, Venezuela). *Journal of Paleolimnology*, 40, 399–411.
- Sáenz de Buruaga, A. (2004). Las primeras manifestaciones del Paleolítico superior antiguo de Araba y la explotación de las materias primas silíceas: algunas reflexiones. *Estudios de Arqueología Alavesa*, 21, 1–16.
- Sáenz de Buruaga, A., Rojas, M. G. y Arrieta, I. R. (2005). Aproximación a la interpretación tecnotipológica del conjunto industrial de tradición gravetiense de Prado (Burgeta, Araba). *Estudios de Arqueología Alavesa*, 22, 51–68.
- Sáenz de Rivas, C. (1976). Sobre la nomenclatura palinológica: la esporodermis. *Anales Del Insituto Botánico A.J. Cavanilles*, 33, 159–177.
- Sáenz de Rivas, C. (1978). *Polen y esporas: introducción a la Palinología y vocabulario palinológico*.
- Sáez, J. A. (1998). *Ama lur: geografía física y humana de Euskalherria. I, Gipuzkoa*. Lur.
- Sáez, J. A. (1998a). *Nosotros los vascos. Ama Lur: geografía física y humana de Euskalherria. I, Gipuzkoa*. Donostia: Lur Argitaletxea.

- Sáez, J. A. (1998b). *Nosotros los vascos. Ama Lur : geografía física y humana de Euskalherria. II, Alava - Lapurdi - Benavarra*. Donostia: Lur Argitaletxea.
- Sáez, J. A. (1999). *Nosotros los vascos. Ama Lur : geografía física y humana de Euskal Herria. IV, Bizkaia - Navarra*. Donostia: Lur Argitaletxea.
- Sánchez-Goñi, M. F. (1992). *Analyses palynologiques des remplissages de grotte de Lezetxiki, Labeko et Urtiaga (pays Basque Espagnol). Leur place dans le cadre des séquences polliniques de la côte Cantabrique et des Pyrénées Occidentales* (Vol. 1991). París.
- Sánchez-Goñi, M. F. (2004). La vegetación contemporánea de los grupos mesoneolíticos y neo-calcolíticos de Kanpanoste (Vírgala, Álava). En Cava A. (Ed.), *Kanpanoste (Vírgala, Álava)* (Memorias de yacimientos alaveses, 9, pp. 161–169; 10).
- Schönfeld, J., Alve, E., Geslin, E., Jorissen, F., Korsun, S., Spezzaferri, S. y miembros del grupo FOBIMO (2012). The FOBIMO (Foraminiferal Bio-Monitoring) initiative - Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology*, 94/95, 1–13.
- Schubler, A., Schwarzott, D. y Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105(12), 1413–1421.
- Shahack-Gross, R. (2011). Herbivorous livestock dung: formation, taphonomy, methods for identification, and archaeological significance. *Journal of Archaeological Science*, 38(2), 205–218.
- Sen Gupta, B. K. y Machain-Castillo, M. L. (1993). Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology*, 20, 183–201.
- Sigala, I., Lozano-García, S., Escobar, J., Pérez, L. y Gallegos-Neyra, E. (2016). Testate amoebae (Amebozoa: *Arcellinida*) in Tropical Lakes of Central Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 377–397.
- Sikes, B., Cottenie, K. y Klironomos, J. (2009). Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology*,

97, 1274–1280.

Stevens, E. y Hume, I. D. (1995). *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System* (Vol. 81). Cambridge University Press.

Stockmarr, J. (1971). Tablets et spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13, 615–621.

Stutz, S. (2010). Late Holocene climate and environment of the SE Pampa grasslands, Argentina, inferred from biological indicators in shallow, freshwater Lake Nahuel Ruca. *Journal of Paleolimnology*, 761–775.

Sugita, S. (1993). A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research*, 39, 239–244.

Sugita, S. (1994). Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82(4), 881–897.

Sugita, S. (2007a). Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene*, 17(2), 229–241.

Sugita, S. (2007b). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene*, 17(2), 243–257.

Sugita, S., Gaillard, M. J. y Broström, A. (1999). Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9, 409–421.

Sugita, S., Hicks, S. y Sormunen, H. (2010a). Absolute pollen productivity and pollen–vegetation relationships in northern Finland. *Journal of Quaternary Science*, 25(5), 724–736.

Sugita, S., Hicks, S. y Sormunen, H. (2010b). Absolute pollen productivity and pollen–vegetation relationships in northern Finland. *Journal of Quaternary Science*, 25(5), 724–736.

Talavera, S., Aedo, C., Castroviejo, S., Romero-Zarco, C., Sáez, L., Salgueiro, F. J. y Velayos, M. (1999). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Leguminosae)*, vol. VII (1). Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

- Talavera, S., Aedo, C., Castroviejo, S., Herrero, A., Romero-Zarco, C., Salgueiro, F. J. y Velayos, M. (2000). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Leguminosae)*, vol. VII (2). Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Talavera, S., Gallego, M. J., Romero-Zarco, C. y Herrero, A. (2010). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Butomaceae-Juncaceae)*, vol. XVII. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Tapia, J., Arrizabalaga, Á., Iriarte-Chiapusso, M. J. y Calvo, A. (2009). The gravettian camp-site of Ametzagaina (San Sebastián, Spain). A first analysis on the site. *MUNIBE*, 60, 99–115.
- Tauber, H. (1965). Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Raekke* 2, 89, 1–69.
- Thiessen, R. y Voorhees, A. W. (1922). A microscopic study of the Freeport Coal bed, Pennsylvania. *Carnegie Institution of Washington Technology Bulletin*, 2, 75.
- Trautmann, W. (1953). Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der mitteleuropäischen Coniferen. *Flora Oder Allgemeine Botanische Zeitung*, 140(4), 523–533.
- Trondman, A. K., Gaillard, M. J., Mazier, F., Sugita, S., Fyfe, R. M., Nielsen, A. B. y Wick, L. (2015). Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene regional vegetation cover (plant-functional types and land-cover types) in Europe suitable for climate modelling. *Global Change Biology*, 21(2).
- Turton, C. L. y McAndrews, J. H. (2006). Rotifer loricas in second millennium ediment of Crawford Lake, Ontario, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141, 1–6.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. y Valentine, D. H. (1964). *Flora Europaea (Psilotaceae-Platanaceae)*, vol. I. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. y Valentine, D. H. (1968). *Flora Europaea (Rosaceae-Umbelliferae)*, vol. II. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. y Valentine, D. H. (1972). *Flora Europaea (Diapensiaceae-Myoporaceae)*, vol. III. Cambridge: Cambridge University Press.

- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. y Valentine, D. H. (1976). *Flora Europaea (Plantaginaceae-Compositae and Rubiaceae)*, vol. IV. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. y Valentine, D. H. (1980). *Flora Europaea (Alismataceae-Orchidaceae)*, vol. V. Cambridge: Cambridge University Press.
- Van Asperen, E. N., Kirby, J. R. y Hunt, C. O. (2016). The effect of preparation methods on dung fungal spores. Implications for recognition of megafaunal populations. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 229, 1–8.
- Van Dam, H., van Geel, B., van der Wijk, A., Geelen, J. F. M., van der Heijden, R. y Dickman, M. D. (1988). Palaeolimnological and documented evidence for alkalization and acidification of two moorland pools (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 55(4), 273–316.
- Van der Heijden, R., Bardgett, R. y Van Straalen, N., (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(6), 296–310.
- Van der Heijden, R. y Horton, T. (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97, 1139–1150.
- Van der Waal, C., Kool, A., Meijer, S. S., Kohi, E., Heitkönig, I. M. A., de Boer, W. F., van Langevelde, F., Grant, R.C., Peel, M., Slotow, R., de Knegt, H., Prins, H. y de Kroon, H. (2011). Large herbivores may alter vegetation structure of semi-arid savannas through soil nutrient mediation. *Oecologia*, 165(4), 1095–1107.
- Van Der Wiel, A. M. (1982). A palaeoecological study of a section from the foot of the Hazendonk (Zuid-Holland, The Netherlands), based on the analysis of pollen, spores and macroscopic plant remains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38(1–2), 35–90.
- Van Geel, B. (1976). Fossil spores of Zygnemataceae in ditches of a pre-historic settlement in Hoogkarspel (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22(4), 337–344.

- Van Geel, B. (1978). A palaeoecological study of holocene peat bog sections in Germany and The Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25(1), 1–120.
- Van Geel, B. (2001). Non-Pollen Palynomorphs. En Smol, J. P., Birks, H. J. B., Last, W. M., Bradley, R. S. y Alverson, K. (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators* (pp. 99–119). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Van Geel, B. (2003). Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science*, 30, 873–883.
- Van Geel, B. y van der Hammen, T. (1978). Zygnemataceae in quaternary Columbian sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25(5), 377–391.
- Van Geel, B., Bohncke, S. J. P. y Dee, H. (1981). A palaeoecological study of an upper late glacial and holocene sequence from “de borchert”, The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 31(0), 367–448.
- Van Geel, B., Hallewas, D. P. y Pals, J. P. (1983). A late holocene deposit under the Westfriese Zeedijk near Enkhuizen (Prov. of Noord-Holland, The Netherlands): Palaeoecological and archaeological aspects. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38(3–4), 269–335.
- Van Geel, B., Klink, A. G., Pals, J. P. y Wiegers, J. (1986). An Upper Eemian lake deposit from Twente, eastern Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 47(1–2), 31–61.
- Van Geel, B., Coope, G. R. y van Der Hammen, T. (1989). Palaeoecology and stratigraphy of the lateglacial type section at Usselo (the Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60(1–2), 25–129.
- Van Geel, B., Mur, L. R., Ralska-Jasiewiczowa, M. y Goslar, T. (1994). Fossil akinetes of *Aphanizomenon* and *Anabaena* as indicators for medieval phosphate-eutrophication of Lake Gosciąz (Central Poland). *Review of Palaeobotany and*

- Palynology*, 83(1–3), 97–105.
- Van Geel, B. y Aptroot, A. (2006). Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia*, 82(3–4), 313–329.
- Van Geel, B., Zazula, G. D. y Schweger, C. E. (2007). Spores of coprophilous fungi from under the Dawson tephra (25,300 14C years BP), Yukon Territory, northwestern Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(3–4), 481–485.
- Van Geel, B., Bos, J. A. A., van Huissteden, J., Pals, J. P., Schatz, H., van Mourik, J. M. y van der Plicht, J. (2010). Palaeoecological study of a Weichselian wetland site in the Netherlands suggests a link with Dansgaard-Oeschger climate oscillation. *Netherlands Journal of Geosciences*, 89(3–4), 187–201.
- Van Geel, B., Gelorini, V., Lyaruu, A., Aptroot, A., Rucina, S., Marchant, R., Sinnigüe-Damsté, J.S. y Verschuren, D. (2011). Diversity and ecology of tropical African fungal spores from a 25000 year palaeoenvironmental record in southeastern Kenya. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164(3–4), 174–190.
- Van Hove, M. L. y Hendrikse, M. (1998). *A study of non-pollen objects in pollen slides. International Report*, Utrecht.
- Vergès, J. M., Burguet-Coca, A., Allué, E., Expósito, I., Guardiola, M., Martín, P. y Vallverdú, J. (2016). The Mas del Pepet experimental programme for the study of prehistoric livestock practices: Preliminary data from dung burning. *Quaternary International*, 414, 304-315.
- Von Post, L. (1916). Forest tree pollen in south Sweden bog deposits. *Pollen et Spores*, 9, 375–401.
- Vuorela, I. (1973). Relative pollen rain around cultivated fields. *Acta Botanica Fennica*, 102, 1–27.
- Walton, W. R. (1952). Techniques for recognition of living foraminifera. *Contribution to Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 3, 56–60.
- Wick, L. (1994). Early-Holocene reforestation and vegetation change at a lake near the Alpine forest limit: Lago Basso (2250m asl), Northern Italy. *Dissertationes*

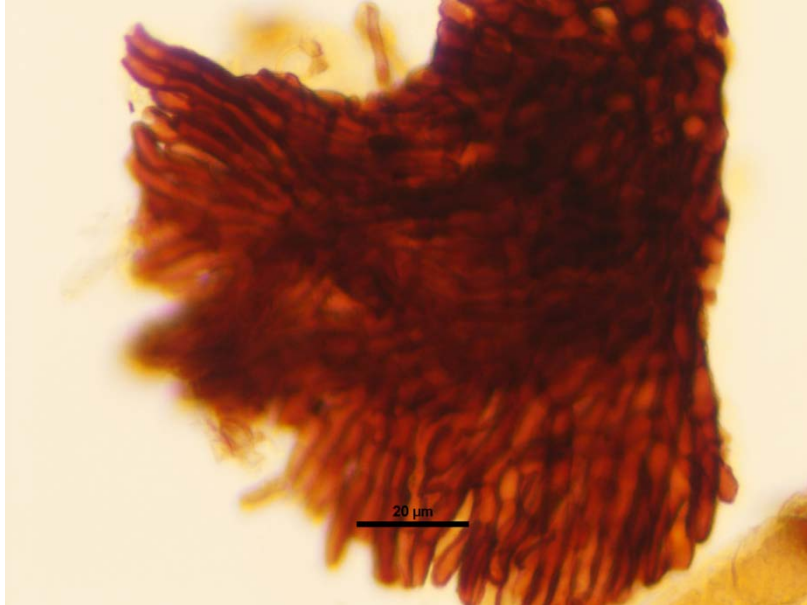
Botanicae, 234, 555–563.

- Wilmshurst, J. M., y McGlone, M. S. (2005). Origin of pollen and spores in surface lake sediments: Comparison of modern palynomorph assemblages in moss cushions, surface soils and surface lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136(1), 1–15.
- Wodehouse, R. P. (1935). *Pollen grains*. New York and London: McGraw-Hill Book Company.
- Wood, J., Wilmshurst, J., Worthy, T. y Cooper, A. (2011). *Sporormiella* as a proxy for non-mammalian herbivores in island ecosystems. *Quaternary Science Reviews*, 30, 915–920.
- Wood, J. R. y Wilmshurst, J. M. (2012). Wetland soil moisture complicates the use of *Sporormiella* to trace past herbivore populations. *Journal of Quaternary Science*, 27, 254–259.
- Wood, J. R. y Wilmshurst, J. M. (2013). Accumulation rates or percentages? How to quantify *Sporormiella* and other coprophilous fungal spores to detect late Quaternary megafaunal extinction events. *Quaternary Science Reviews*, 77, 1–3.
- Yeloff, D., Charman, D. J., van Geel, B. y Mauquoy, D. (2007). Reconstruction of hydrology, vegetation and past climate change in bogs using fungal microfossils. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146(1–4), 102–145.
- Yu, G., Prentice, I. C., Harrison, S. P. y Sun, X. (1998). Pollen-based biome reconstructions for China at 0 and 6000 years. *Journal of Biogeography*, 25, 1055–1069.
- Yu, G., Tang, L., Yang, X., Ke, X. y Harrison, S. P. (2001). Modern pollen samples from alpine vegetation on the Tibetan Plateau. *Global Ecology y Biogeography*, 10, 503–519.
- Zapata, L. (2006). Cueva de Balzola (Dima, Bizkaia). I campaña de sondeos. *Arkeoikuska*, 2006, 142–145.

VIII. ANEXOS

VIII.1. DESCRIPCIÓN DE NUEVOS NPP

VIII.1.1. EHU-020



Color: interior marrón, pared de color marrón oscuro

Dimensiones: c. 8x3.5 μm cada celda; c. 12x3.5 μm la celda final

Forma: partición de ascomas (ostiolo y pelos terminales). Conjunto de hifas, alargadas

Pared/superficie: gruesa y lisa

Aperturas: dos septa dividen tres celdas de largos similares

Otros: con frecuencia se encuentran por separado en las láminas

VIII.1.2. EHU-021



Color: amarillo/marrón

Dimensiones: c. 50x32 µm cada celda

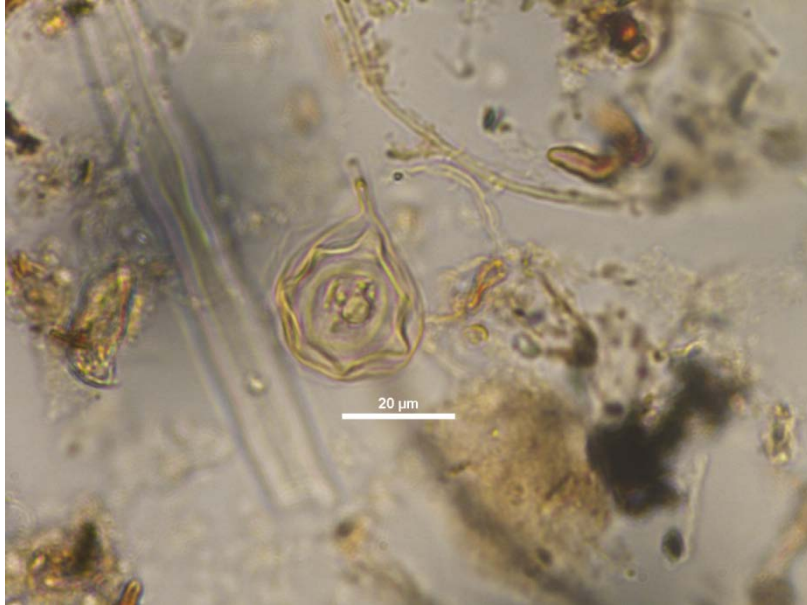
Forma: celdas cuadrangulares (extremo redondeado)

Pared/superficie: paredes gruesas con irregularidades

Aperturas: espora subdividida, probablemente fragmentada

Otros: --

VIII.1.3. EHU-022



Color: translúcido a amarillo pálido

Dimensiones: c. 27 µm de diámetro

Forma: globosa. Parte central esférica rodeada por capas (¿velum doblado?)

Pared/superficie: muy fina

Aperturas: sin aperturas

Otros: --

VIII.1.4. EHU-023



Color: amarillo oscuro

Dimensiones: c. 17 μm núcleo central; c. 30 μm con el aura espinosa

Forma: globoso

Pared/superficie: espinulada. Las espinas son apuntadas y a veces bífidas

Aperturas: sin aperturas

Otros: --

VIII.1.5. EHU-024



Color: marrón claro

Dimensiones: c. 10 μm de diámetro cada celda; celda final: c. 17x4 μm

Forma: grupo de microrrestos fúngicos pluricelulares, compuesto por celdas obovoideas

Pared/superficie: oscura y lisa

Aperturas: sin aperturas

Otros: --

VIII.1.6. EHU-025



Color: marrón claro a amarillento

Dimensiones: c. 65x20 μm en total; c. 10 μm de diámetro cada celda

Forma: clúster/asca alargada

Pared/superficie: gruesa

Aperturas: esporas divididas por un septum

Otros: --

VIII.1.7. EHU-026



Color: amarillo

Dimensiones: c. 32x28 μm

Forma: oval a elipsoide

Pared/superficie: lisa

Aperturas: sin opérculo

Otros: oocito?

VIII.1.8. EHU-027



Color: hialino/amarillo

Dimensiones: c. 49x34 μm cada celda

Forma: uniones de celdas ovoideas

Pared/superficie: gruesa y más oscura, sin ornamentación

Aperturas: celdas separadas por un septum grueso

Otros: --

VIII.1.9. EHU-029



Color: hialino a marillento

Dimensiones: c. 31µm de diámetro

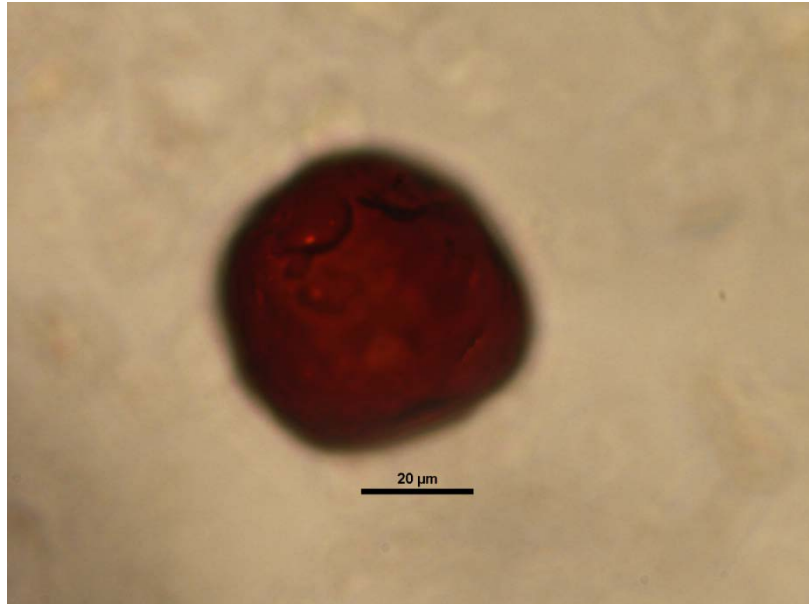
Forma: globoso

Pared/superficie: reticulado

Aperturas: sin aperturas

Otros: --

VIII.1.10. EHU-030



Color: marrón vivo a rojizo

Dimensiones: c. 52 μm de diámetro

Forma: amerospora globulosa, más o menos angulosa

Pared/superficie: irregularidades dispuestas de manera desordenada sobre la pared

Aperturas: pequeñas perforaciones

Otros: --

VIII.2. BASE DE DATOS DE NPP

VIII.3. DIAGRAMA – LOS HUSOS I

VIII.4. DIAGRAMA – LOS HUSOS II

VIII.5. DIAGRAMA – BELATE⁹

⁹ Los Anexos VIII.2, VIII.3, VIII.4, VIII.5 se hallan en la carpeta adjunta de la presente Tesis Doctoral por razones de espacio.

