

CAMBIOS MILENARIOS EN LOS ECOSISTEMAS DE PARQUES NACIONALES INSULARES: PERTURBACIONES, RESILIENCIA Y TENDENCIAS SEGÚN EL ARCHIVO DE LAS FANERÓGAMAS MARINAS (PALEOPARK)

MIGUEL ÁNGEL MATEO^{1,7}, CARMEN LEIVA-DUEÑAS¹, NEREA PIÑERO-JUNCAL^{1,4},
OSCAR SERRANO^{1,7}, SANTIAGO GIRALT², PETER LEAVITT³,
ANTONIO MARTÍNEZ-CORTIZAS⁴, TERESA BUCHACA¹, STEPHAN SCHOUTEN⁵,
GABRIELE PROCACCINI⁶, PAUL LAVERY^{7,1}, ANNA THORAN¹, AMBRA MILANI¹,
ANNA SANS¹, MANEL BOLIVAR¹, NORMA PÉREZ⁸, LOURDES LÓPEZ-MERINO⁹,
MONTSERRAT SOLER¹, MANEL BOLIVAR¹, JAIME FRIGOLA¹⁰, ANTONIO DELGADO¹¹,
PERE MASQUÉ¹², JORDI GARCIA-ORELLANA¹², FERNANDO BARREIRO¹³,
BLAS L. VALERO¹³, EDUARD SERRANO¹, PAULA BALLESTEROS-ARIAS¹⁴,
MATEU RIERA¹⁵, MANUEL MALDONADO¹, EMILIO ORTEGA-CASAMAYOR¹,
DANIEL MARTIN¹

RESUMEN

La densidad humana a lo largo de las costas del planeta ocasiona intensas y continuadas perturbaciones en los ecosistemas de la franja costera. Estas perturbaciones, junto con las naturales, son los principales motores del cambio en los ecosistemas, un cambio que ocurre a múltiples escalas espaciotemporales.

¹ Centro de estudios Avanzados de Blanes, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Acceso Cala S. Francesc 14, 17300 Blanes, España. mateo@ceab.csic.es

² Instituto de Ciencias de la Tierra Jaume Almera, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Lluís Solé i Sabarís, s/n, 08028 Barcelona, España.

³ Limnology Laboratory, Department of Biology, University of Regina, Regina, Saskatchewan, S4S 0A2, Canadá.

⁴ EcoPast (GI-1553), Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, España.

⁵ NIOZ Royal Institute for Sea Research, Department of Marine Microbiology and Biogeochemistry, Utrecht University, Texel, Holanda.

⁶ Department of Integrative Marine Ecology, Stazione Zoologica Anton Dohrn, Naples, Italia.

⁷ School of Natural Sciences, Centre for Marine Ecosystems Research, Edith Cowan University, Joondalup, WA, Australia.

⁸ Igeotest Marine Geoscience, Ausiàs March, 17600 Figueres, Girona, España.

⁹ ENVIROVEG, Unidad de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid, Plaza de Ramón y Cajal, s/n, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, España.

¹⁰ Departament de dinàmica de la Terra i el Oceà, Facultat de Ciències de la Terra. Martí i Franquès, s/n. Barcelona, España.

¹¹ Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC), Camino del Jueves s/n, 18100 Armilla, Granada, España.

¹² Institut de Ciència i Tecnologia Ambientals, Universitat Autònoma de Barcelona, España.

¹³ Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana, 1005. Zaragoza 50059, España.

¹⁴ Instituto del Ciencias del Patrimonio (CSIC), Avda. de Vigo, s/n, 15705 Santiago de Compostela, España.

¹⁵ Departamento de Ciencias de la Antigüedad y de la Edad Media, Universidad Autónoma de Barcelona. Campus de la UAB, Plaça Cívica, 08193 Bellaterra, España.

Por un lado, la discriminación entre cambios de estado reales y ciclos o tendencias, es a menudo difícil o imposible sin la perspectiva temporal adecuada. Por otro, establecer cuáles son los valores de referencia (normales, pre-antrópicos, etc.) para las diferentes variables de estado del ecosistema es imposible sin esa perspectiva. Por este motivo, disponer de series de datos largas, detalladas y fiables de variables estructurales y funcionales relevantes del ecosistema es una prioridad para los gestores de reservas naturales. La aproximación paleo-ambiental puede proporcionar información de gran valor sobre estos impactos y sobre cómo responden los ecosistemas. No obstante, la virtual inexistencia de archivos paleo-ambientales en zonas costeras expuestas ha impedido un mayor desarrollo de la paleoecología en estos ambientes. PALEOPARK ha reunido un equipo internacional formado por 25 investigadores para estudiar una selección de indicadores o *proxies* geológicos, químicos, paleontológicos, moleculares, genéticos, palinológicos e isotópicos atrapados en los sedimentos marinos de los dos parques nacionales marítimo-terrestres españoles, junto con información histórica y arqueológica. Los resultados del proyecto demuestran que los sedimentos de fanerógamas marinas, frecuentes en estos ambientes, constituyen archivos detallados de la historia natural de los ecosistemas tanto costeros como terrestres. Sus sedimentos, 'turbosos' y anóxicos, atesoran información que abarca, al menos, los últimos 6000 años con resoluciones entre 1 y 17 años/cm.

Palabras clave: Paleoecología, archivo sedimentario, paleo-reconstrucción, *Posidonia oceanica*, ecosistemas costeros.

MILLENARY CHANGES IN THE ECOSYSTEMS OF INSULAR NATIONAL PARKS: DISTURBANCES, RESILIENCE, AND TRENDS AFTER THE SEAGRASS ARCHIVE (PALEOPARK)

ABSTRACT

Human density along the planet's shores causes intense and continuous disturbances in the coastal strip ecosystems. These disturbances, along with those of natural origin, are the main drivers of change in ecosystems, a change that occurs on multiple spatial-temporal scales. On the one hand, discrimination between real ecosystem state changes and cycles or trends is often difficult or impossible without the proper temporal perspective. On the other hand, setting the reference values (normal, pre-anthropogenic, etc.) for the different ecosystem state variables is impossible without that perspective. For this reason, having long, detailed and reliable data series of relevant structural and functional variables of the ecosystem is a priority for natural reserve managers. The paleo-environmental approach can provide high-value information about these impacts and how ecosystems respond. However, the virtual absence of paleo-environmental archives in exposed coastal areas has prevented further development of paleoecology in these environments. PALEOPARK has assembled an international team of 25 researchers to study a selection of geological, chemical, paleontological, molecular, genetic, palynological and isotopic indicators or proxies trapped in the marine sediments of the two Spanish maritime-terrestrial national parks, along with historical and archaeological information. The results of the project show that marine phanerogam sediments, common in these environments, constitute detailed archives of the natural history of both coastal and terrestrial ecosystems. Their peaty and anoxic sediments, treasure information covering at least the last 6000 years with resolutions between 1 and 17 years/cm.

Keywords: Paleoecology, sedimentary archive, paleo-reconstruction, *Posidonia oceanica*, coastal ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Entre las prioridades de la Red de Parques Nacionales se reconoce expresamente la importancia que, para un área protegida, cualquiera que sea su figura de protección, tiene el contribuir al conocimiento científico básico para su aplicación al diagnóstico, seguimiento y conservación de los sistemas que representa. Puesto que la mayoría de los procesos de cambio en los ecosistemas se verifican a largo plazo, la correcta gestión de un sistema natural debería pasar necesariamente por el análisis de largas series temporales de datos.

El término *largo plazo* es una de las claves cuando se trata de conocer el funcionamiento y los patrones de cambio de cualquier ecosistema (LUO *et al.* 2011). Al ser el resultado de infinitos procesos interactuando a muy diferentes escalas espaciales y temporales, la evaluación, el diagnóstico y los planes de gestión de todo ecosistema necesitan información lo más detallada posible sobre esas escalas de variabilidad.

El término *normal* es otra de las claves. Si bien consideramos que los ecosistemas deben ser gestionados para maximizar su resiliencia y la de los servicios que prestan a la sociedad (beneficios en sentido amplio), una de las grandes preguntas que se hace todo gestor es cuáles eran las condiciones iniciales, pre-industriales, pre-antrópicas, prístinas, etc. del ecosistema que está gestionando. De nuevo, es vital tener series temporales suficientemente largas para poder distinguir (i) entre verdaderos valores de referencia y patrones cíclicos y (ii) entre perturbaciones naturales y antrópicas (p.ej. SERRANO *et al.* 2012).

Las estrategias para poder disponer de las herramientas valiosas que representan las largas series temporales son dos. Una es establecer planes de monitorización a largo plazo. La información que proporcionan es de extraordinario valor y puede ser muy detallada. Sin embargo, su implementación es costosa y resultan, a menudo, en la observación de sólo unas pocas variables, especies o comunidades, o se interrumpen por falta de fondos en tiempos de crisis. La otra estrategia es acudir a registros ya existentes. Estos pueden tener formas muy diversas: (i) el conocimiento tradicional transmitido verbalmente, (ii) la do-

cumentación histórica, (iii) los restos arqueológicos, o (iv) los registros paleo-ambientales. Un claro ejemplo, bien conocido por todos, sobre la utilidad de los registros del pasado, lo constituye la constatación y demostración del calentamiento global. Sólo los registros históricos de temperatura y, posteriormente, los registros geológicos y biológicos más antiguos permitieron reconstruir los patrones de cambio de la temperatura y la concentración de CO₂ en la atmósfera del planeta, despejando dudas sobre su existencia y sus causas (SCLESINGER & BERNHARDT 2013).

La aplicación de técnicas paleo-ambientales en el contexto del estudio del cambio y la gestión de ecosistemas ha sido criticada por considerarse excesivamente cualitativa, imprecisa, costosa, requerir una alta especialización o tener escasa relevancia para los procesos de conservación o gestión en sí mismos (WILLIS & BIRKS 2006). Comprensiblemente, los gestores, cuyas directrices vienen definidas por marcos y políticas de gestión, necesitan concretar objetivos y, por ello, demandan datos y evaluaciones cuantitativas. Sin embargo, las cosas han cambiado. Los grandes avances en las técnicas paleo-ambientales, en particular el desarrollo de técnicas de reconstrucción cuantitativas, como las ecuaciones de transferencia, el emparejamiento con análogos modernos y, más recientemente, las redes neuronales y las técnicas Bayesianas (TOVOINEN *et al.* 2001), permiten ya que la aproximación paleo-ambiental proporcione datos cuantitativos precisos del pasado, tanto de tipo químico como biológico. Hoy en día, un registro adecuado permite reconstruir cambios en especies, poblaciones o comunidades, los procesos biogeoquímicos asociados y, por tanto, hacer inferencias sobre las interacciones entre ellos.

A parte del rápido aumento en la sofisticación de los medios analíticos, su relativo abaratamiento está permitiendo afrontar las reconstrucciones paleo-ambientales, utilizando más de un indicador o 'proxy'. Esta aproximación multi-proxy es otro de los principales responsables del gran avance de las técnicas de reconstrucción paleo-ambiental (p.ej. PALACIOS-FEST *et al.* 2006). Las complementariedades, redundancias parciales o totales entre proxies, permite 'enfocar' correctamente la información sobre la biota o sobre los procesos que se están reconstruyendo.

Obviamente, esta aproximación no está carente de limitaciones. Encontrar el registro ambiental adecuado, disponer de la tecnología analítica, el muestreo necesario y el personal especializado, y conocer los 'idiomas' en que la información está contenida en los registros, son algunas de ellas (BENNION & BATTARBEE 2007).

El macrófito marino sumergido *Posidonia oceanica* es una fanerógama endémica del Mar Mediterráneo que forma un cinturón verde, más o menos continuo, desde prácticamente la superficie hasta unos 40 metros de profundidad. Las praderas que forma esta planta, una de las que presenta la menor tasa de renovación de las aproximadamente 70 especies de fanerógamas marinas conocidas, desarrollan unas estructuras rizomatosas masivas derivadas del crecimiento de sus órganos hipogeos (p.ej. SERRANO *et al.* 2012). Las bases de las hojas (vainas) en esta especie permanecen unidas al rizoma después de la abscisión del limbo foliar. Tanto los pecíolos como los rizomas y las raíces son altamente resistentes a la descomposición, dando lugar a la formación de un depósito orgánico conocido como 'matte' o 'mata' (según los autores franceses que lo describieron; p.ej. BOUDOURESQUE & MEINESZ 1982), que puede persistir en el sedimento durante varios miles de años (MATEO *et al.* 1997). Se ha demostrado que la estratigrafía de estos depósitos, cuya potencia puede alcanzar hasta 10 m (LO IACONO *et al.* 2008), refleja de forma precisa la cronología de deposición.

En sí mismos, los depósitos de *P. oceanica* son una constatación excepcional de la capacidad de persistencia plurimilenaria del ecosistema a que da lugar (MATEO *et al.* 2002). Más aún, el buen estado de preservación de los tejidos de la planta en estos depósitos (incluyendo componentes moleculares como el ADN; RANIELLO & PROCACCINI 2002), y su naturaleza compacta que impide la pérdida de los restos de muchas especies de la fauna asociada al ecosistema o invasoras, ofrecen muchas posibilidades, aunque vastamente inexploradas, de extraer información sobre la estructura, funcionalidad y resiliencia del ecosistema formado por *P. oceanica* y de las costas y cuencas adyacentes, durante un periodo de tiempo de extensión y resolución sin precedentes, en ambientes costeros expuestos o resguardados (LÓPEZ-SÁEZ *et al.* 2009; SERRANO *et al.* 2011). En definitiva, los

sedimentos en zonas marinas muy protegidas o bajo praderas de *P. oceanica* reúnen las características deseables en todo registro paleo-ambiental: estabilidad, buenas condiciones para la preservación del material, recoge periodos de tiempo muy relevantes para estudiar las perturbaciones de origen pre-antrópico, pre-industrial, y postindustrial, lo hace con elevada resolución temporal, e integrando procesos terrestres, marinos, locales y regionales.

Con el proyecto PALEOPARK hemos dotado a los parques nacionales marítimo-terrestres de España con una riqueza de series temporales paleo-ambientales de variables biológicas, oceanográficas y meteorológicas clave (tanto del ámbito marino como del terrestre). El periodo de tiempo que se ha documentado es de entre 2000 años (Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera; en adelante PNMTAC) y 6000 años (el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia; en adelante PNMTIAG), con una resolución temporal para la información de entre 1 (PNMTIAG) y 17 (PNMTAC) años por cada centímetro de sondeo.

Debido a la abundante información que se ha derivado de este proyecto, en este artículo presentaremos dos historias, una para cada parque nacional, que compendian una gran parte de los trabajos realizados, metodologías aplicadas y resultados obtenidos durante sus cuatro años de duración. Por un lado, veremos cómo el Lago Dos Nenos, en el PNMTIAG, ha sido escenario de al menos 4 cambios de estado del ecosistema durante los últimos 6000 años. Por otro, descubriremos los componentes local y global que han gobernado el cambio en la estructura de productores primarios de las praderas marinas del PNMTAC durante los últimos 1800 años.

MATERIAL Y MÉTODOS

Zonas de estudio

El Lago Dos Nenos se encuentra en las Islas Cíes, el archipiélago más meridional de los tres que conforman el PNMTIAG (junto con Ons y Sálvora), entre las islas de Monteagudo y del Faro (Fig. 1). Se trata de una laguna de agua salada de

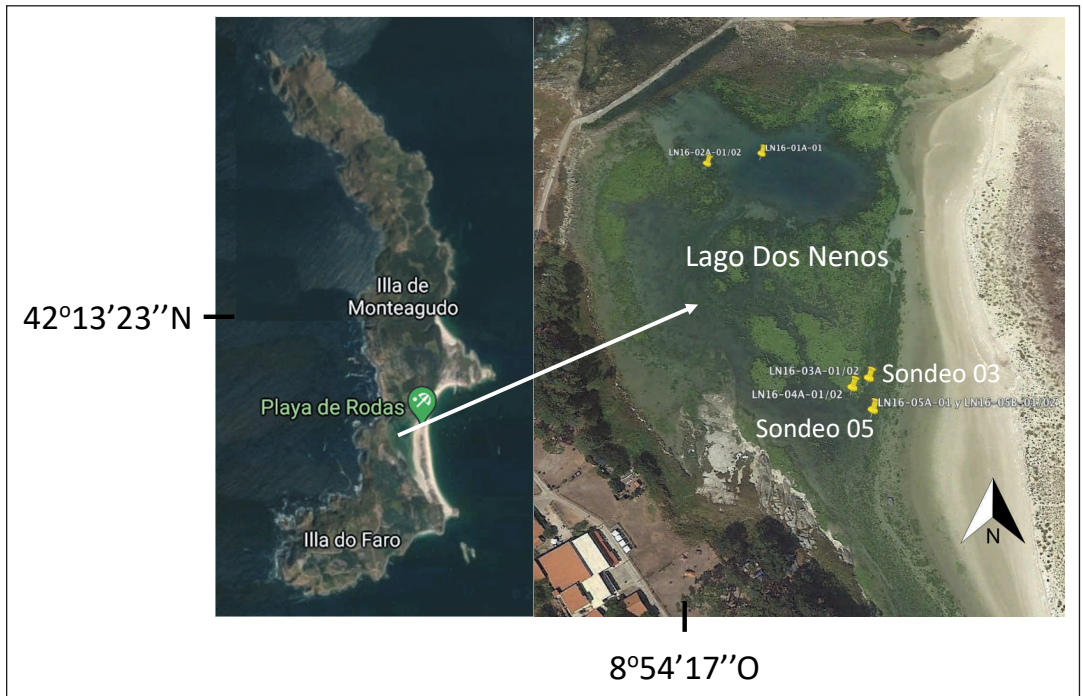


Figura 1. Localización de los puntos de sondeo en el lago Dos Nenos. En los puntos de sondeo situados en el interior de la laguna (LN16-01 y LN16-02) no se pudieron extraer los testigos al tratarse de sedimentos muy arenosos que el sondeador de pistón no retenía adecuadamente. Los testigos finalmente analizados han sido el LN16-03 y el LN16-05.

Figure 1. Coring sites in Lake Dos Nenos. At the sites inside the lagoon (LN16-03 and LN16-02) the coring was not successful as the sediments were too sandy for the piston corer to retain them. The cores analyzed in this project were LN16-03 and LN16-05.

unos 3000 m² de superficie, con una profundidad media de 1.5 m (sobre el nivel medio del mar en la zona), una comunicación efímera con el mar abierto y una lenta renovación del agua. No obstante, las frecuentes invasiones de agua del mar exterior, debidas a temporales, provocan una gran alternancia de situaciones de dinamismo en el sistema, convirtiendo al Lago Dos Nenos en un laboratorio excepcional para estudios de paleoecología, de máximo interés para el PNMTIA, que lo reconoce como "ecosistema de especial valor ecológico por sus características excepcionales". Cabe destacar que, debido a la proximidad de las Islas Cíes a la Ría de Vigo, el registro paleo-ambiental del Lago dos Nenos recoge también fenómenos hidrológicos y oceanográficos de extraordinaria relevancia a nivel regional, lo que constituye un valor añadido para evaluar el vínculo entre fenómenos que ocurren en la Península Ibérica y los procesos de las Islas.

La isla de Cabrera es la más grande del PNMTAC, situada al sur de Mallorca (Islas Baleares) en el Mediterráneo occidental (Fig. 2). Su clima es semiárido, con una temperatura media anual del aire de 14.6°C y precipitaciones medias anuales de 195-555 mm (para el período 1950-1971; ALCOVER *et al.* 1993). Aunque la precipitación es baja, Cabrera tiene varias pequeñas cuencas hidrográficas que están activas durante los períodos de precipitaciones intensas. La cuenca hidrográfica principal apenas supera el kilómetro de longitud (1,5 km²) y drena en la bahía de Es Port (RODRÍGUEZ-PEREA & SERVERA 1993). Las aguas costeras que rodean el PNMTAC son cálidas (rango anual de 14.5-27.5°C), con un contenido de nutrientes muy bajo en relación con otras aguas costeras mediterráneas (BALLESTEROS & ZABALA 1993).

La geología de la cuenca está compuesta principalmente por brechas y dolomitas triásicas,

calizas jurásicas medias y tardías, margas del Cretácico Inferior y conglomerados de calizas y lutitas del Eoceno. Además, a lo largo de la red principal de drenaje existen depósitos aluviales y coluviales cuaternarios en forma de guijarros y rocas. La vegetación de la isla consiste principalmente en matorral esclerófilo mediterráneo.

Los estudios se realizaron en dos de las bahías del PNMTAC: Santa María (SM) y Es Port (EP). SM es una bahía relativamente expuesta, con una superficie de 1.14 km² y 55 m de profundidad máxima, que está conectada al mar abierto por una abertura de 1.2 km de ancho. Por el contrario, EP tiene una superficie de 0,8 km² y 45 m de profundidad máxima, y forma un entorno relati-

vamente protegido, con una abertura más estrecha de 650 m (Fig. 2). El tiempo de residencia del agua en las condiciones de viento dominantes es de aproximadamente 7-15 días para EP y 4 días para SM (MARBÀ et al. 2002).

En ambas bahías, *P. oceanica* crece en sedimentos biogénicos, ricos en carbonato y deficientes en hierro (HOLMER et al. 2005). Alrededor del 42% del bentos de SM está cubierto por praderas densas y continuas de *P. oceanica*, que se extienden hasta 43 m de profundidad. El área ocupada por las praderas en EP es menor (36%) y más superficial (33 m de profundidad; MARBÀ et al. 2002). Las tasas de acumulación de sedimentos son un 50% mayores en EP que en SM (MARBÀ

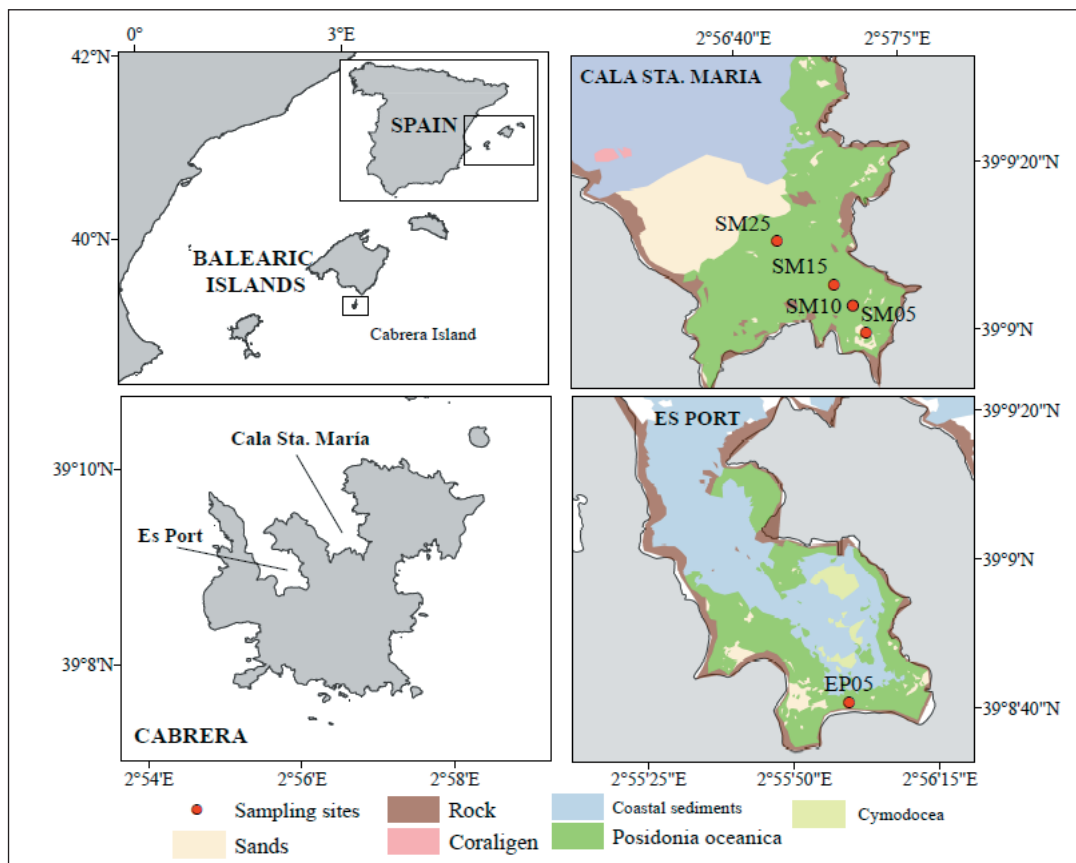


Figura 2. Localización del Parque Nacional de Cabrera junto con la extensión de las praderas de *Posidonia oceanica* en las calas de Santa María (SM) y Es Port (EP). Los puntos rojos indican los puntos de muestreo de los testigos. El número en cada punto indica la profundidad de la columna de agua.

Figure 2. Location of the Cabrera National Park along with the distribution of the *Posidonia oceanica* meadows in the coves of Santa María (SM) and Es Port (EP). The red dots indicate the coring sites. The number at each point shows the depth of the water column.

et al. 2002). El análisis demográfico indica que mientras que las praderas *P. oceanica* en SM están en buenas condiciones, las de EP presentan síntomas de estrés, incluyendo tasas de producción de hojas y alargamiento vertical del rizoma más bajas, reclutamiento de haces muy bajo, mayor mortalidad y tasas elevadas de reducción de sulfatos. Las diferencias entre ambas bahías se han atribuido a los tiempos de residencia de agua contrastados, así como a las actividades antropogénicas más intensas en EP (MARBÀ *et al.* 2002). La profundidad máxima de las praderas de *P. oceanica* en SM se considera de las mayores conocidas para esta especie en el Mediterráneo, y se atribuye a las aguas excepcionalmente transparentes de esta bahía (MARBÀ *et al.* 2002).

Muestreo de sedimento

Entre el 20 y el 24 de junio de 2016 se realizaron 5 sondeos en el Lago Dos Niños del PNMTIAG, dos en su extremo norte y tres en su extremo sur (Fig. 1), mediante una torre de sondeo y un sondeador por percusión Uwitec®, instalado sobre una plataforma flotante. Los sondeos recuperados se mantuvieron en posición vertical hasta su estabilización, antes de extraer el exceso de agua de la parte superior. Dos de los sondeos obtenidos en el extremo sur, LN16-03A y LN16-05B, con 220 y 200 cm de longitud, respectivamente, resultaron ser los más completos e informativos, por lo que fueron seleccionados para sucesivos análisis y estudio.

Los sondeos en el PNMTAC se llevaron a cabo en junio de 2015. Se realizaron manualmente por submarinistas, utilizando tubos de PVC de alta densidad (de 1 a 1.5 m de longitud y 7 cm de diámetro interno), equipados con cestillos de retención y borde de ataque afilado y dentado. Los tubos se hincaron, mediante percusión y rotación, lentamente en el sedimento, con el fin de minimizar la compresión del material recuperado. Para calcular la compresión final, se midieron las longitudes interior y exterior, desde la superficie del sedimento hasta el borde superior del tubo. Se obtuvieron un total de 5 sondeos: uno en EP a 5 m de profundidad y 4 más en SM a 5, 10, 15 y 25 m de profundidad (Fig. 2). Los sondeos se mantuvieron en posición vertical, a 5°C y en la oscuridad hasta su procesado en el laboratorio.

Tratamiento en laboratorio de muestras del PNMTIAG

Tras observación y fotografiado digital de alta resolución, se alzaron los correspondientes perfiles litológicos de los sondeos LN16-03A y LN16-05B, a fin de establecer la estrategia de submuestreo para sucesivos análisis. De las muestras seleccionadas, se analizaron la densidad, el contenido en materia orgánica y carbonatos, la composición elemental (XRF-Core Scanner) y granulométrica, el contenido en palinomorfos y pigmentos (ver *Tratamiento en laboratorio de muestras del PNMTAC*) y la susceptibilidad magnética.

Los sondeos se cortaron longitudinalmente y se abrieron en dos mitades. La composición elemental de una mitad de cada sondeo se analizó con un XRF-Core-Scanner Avaatech (Laboratorio CORELAB, Universidad de Barcelona). La susceptibilidad magnética (EM) se obtuvo con un sensor de puntos MS2E *Bartington instruments*, montado en un multi-sensor Geotek. Las submuestras (secciones de 1 cm de grueso) se secaron a 60°C hasta peso constante, excepto una selección de éstas que se congelaron para la posterior extracción de pigmentos. Las partículas orgánicas de más de 2 mm (después del tamizado) fueron separadas y pesadas para obtener el contenido de materia orgánica gruesa (COM) y, a continuación, se devolvieron al conjunto de la submuestra. La totalidad fue homogeneizada usando un mortero de ágata (Mortar Grinder RM-200 RETSCH, CEAB-CSIC). El contenido total de materia orgánica (OM) se estimó por combustión en mufla a 450°C durante 5 h. Se realizaron análisis elementales (carbono orgánico) e isotópicos cuantitativos adicionales en el Laboratorio Analítico UH Hilo de la Universidad de Hawái, empleando un espectrómetro de masas de relación de isotópica Thermo-Finnegan Delta V IRMS, junto con un analizador elemental Costech y en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC), utilizando un analizador elemental NA 1500 2.

La composición granulométrica se determinó digiriendo las muestras con peróxido de hidrógeno al 30% para eliminar la materia orgánica, tamizando a <1 mm y usando la técnica de difracción láser (Mastersizer2000, Malvern Instruments, CEAB-

CSIC). Las fracciones de tamaño de grano obtenidas fueron arcilla (<0.002 mm), limos (0.002-0,050 mm) y arena fina (0.05-0.50 mm, FSand), media (0.5-1.0 mm, MSand) y gruesa (>1 mm, CSand).

El análisis palinológico de las muestras se llevó a cabo en el Laboratorio de Paleocología de la *Brunel University of London*, siguiendo protocolos estándar (LÓPEZ-MERINO *et al.* 2017). Consistió en una primera etapa de tratamiento químico para la extracción de los palinomorfos y una segunda de identificación microscópica. Se analizaron un total de 100 muestras (50 del PN-MTIAG y 50 del PNMTAC).

Tratamiento en laboratorio de muestras del PNMTAC

Dentro de 5-10 días tras el muestreo, los sondeos se cortaron longitudinalmente y se abrieron en dos mitades. Una mitad de cada sondeo fue fotografiada a alta resolución y analizada a intervalos de 1 cm mediante XRF-Core-Scanner (ver arriba). La otra mitad se cortó en secciones de 1 cm y se dividió en submuestras para análisis posteriores. Las submuestras fueron centimétricas a lo largo de los primeros 30 cm y bicentimétricas por debajo de los 30 cm de sondeo. Se analizaron alícuotas para el contenido de materia orgánica, distribución granulométrica, composición elemental e isotópica (C y N), tetraéteres de glicerol diacyl isoprenoides (GD-GTs; para el índice BIT; SCHOUTEN *et al.* 2007), pigmentos biomarcadores y geocronología del suelo. Otras submuestras se secaron a 60°C hasta peso constante, para determinar su densidad y posteriormente homogeneizadas usando un mortero de ágata automatizado (Mortar Grinder RM-200 RETSCH). El contenido de materia orgánica, la granulometría y la composición isotópica se obtuvieron según el protocolo indicado para el PNMTIAG.

Daticiones y modelos cronológicos

Se seleccionaron detritos de *P. oceanica* (PN-MTAC) y sedimento total (PNMTIAG) a 2-9 niveles en cada sondeo, para ser datados mediante carbono 14 (DirectAMS). Los 30 cm superiores de cada sondeo fueron datados por mediante ²¹⁰Pb

(Laboratori de Radioactivitat Ambiental, Universitat Autònoma de Barcelona). Ambos métodos de datación se combinaron para obtener modelos cronológicos utilizando el enfoque de modelado bayesiano Bacon (BLAAW & CHRISTEN 2011) en el entorno estadístico R (versión 3.6.0; R CORE TEAM 2019).

Análisis de pigmentos fósiles

Las submuestras congeladas para pigmentos se liofilizaron durante 24 h a 0.1 Pa. Los pigmentos se extrajeron de ~1-4 g de muestra seca de sedimento, utilizando una mezcla estándar de acetona:metanol:agua (80:15:5, por volumen; LEAVITT & HODGSON 2001). Todas las extracciones se llevaron a cabo bajo iluminación indirecta. Los pigmentos y sus derivados fueron aislados, identificados y cuantificados utilizando cromatografía líquida de alto rendimiento (HPLC) en la Universidad de Regina, siguiendo métodos estándar (LEAVITT & HODGSON 2001). Los pigmentos se identificaron comparando con estándares certificados (DHI Países Bajos) y una biblioteca de pigmentos aislados de cultivos de algas puros.

La luteína de clorófitos y plantas superiores, así como la zeaxantina de cianobacterias no se resolvieron de forma completa en nuestro sistema HPLC, por lo que se presentan juntas como luteína-zeaxantina (LEAVITT & HODGSON 2001). En los ecosistemas marinos, la luteína-zeaxantina también representa al grupo de los rodófitos (ESTEBAN *et al.* 2009). Finalmente, los cistos de dinoflagelados se identificaron como parte del recuento de palinomorfos no polínicos, siguiendo el protocolo descrito para las muestras del PNMTIAG.

Procedimientos numéricos

Se utilizaron técnicas de estadística multivariante para explorar los conjuntos de datos a largo de las secuencias sedimentarias elegidas. En particular, el análisis de componentes principales (PCA) se utilizó para explorar asociaciones potenciales en la comunidad de productores primarios, según lo registrado por las concentraciones de pigmentos fósiles en las muestras estudiadas.

El hecho de que los datos de pigmentos fósiles se expresan en unidades de concentración (es decir, contribuciones relativas a un todo), y están compuestos de valores positivos, es indicativo de que se trata de datos composicionales (AITCHISON 1986). Por ello se utilizó la transformación \ln en los datos de pigmentos (FILZMOSE *et al.* 2010). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico R (R CORE TEAM 2018).

Para determinar cuáles eran las mejores variables ambientales para explicar los cambios observados en la composición de pigmentos, se ejecutó otro PCA incluyendo factores climáticos locales y globales. Los factores locales incluyen factores bióticos, como la producción primaria total (Chl-a, β -caroteno o el contenido de materia orgánica de los sedimentos), el reciclado de nutrientes y el flujo de materia orgánica (isótopos estables C y N e índice BIT), así como descriptores abióticos (textura de sedimentos y composición elemental, incluyendo C, N y elementos medidos mediante XRF). Los factores climáticos externos incluidos fueron la irradiancia solar total (TSI, VIEIRA *et al.* 2011), la temperatura del hemisferio norte (NHT, KOBASHI *et al.* 2013) y la oscilación del atlántico norte (NAO; OLSEN *et al.* 2012), siendo la NAO una condición atmosférica que afecta a la variabilidad hidrológica en el Mediterráneo occidental (ROBERTS *et al.* 2012). La distribución granulométrica y la composición elemental se incluyeron en este segundo PCA, teniendo en cuenta el carácter composicional de cada grupo.

Los modelos aditivos generalizados (GAMs) se utilizaron para estimar las tendencias temporales en los *scores* de los componentes principales y las concentraciones de quistes de dinoflagelados. Estos modelos aditivos incorporan funciones de suavizado del tiempo y, por tanto, son capaces de modelar relaciones no lineales entre el tiempo y la respuesta y pueden gestionar el espaciado irregular en el tiempo típico en series temporales paleoecológicas (SIMPSON 2018). Los GAMs se realizaron utilizando el paquete *mgcv* (WOOD, 2004, 2017). *time series generated from lake sediments or other similar stratigraphic sequences are irregularly spaced in time, which complicates formal analysis using classical statistical time series models. In lieu, statistical analyses of trends*

in palaeoenvironmental time series, if done at all, have typically used simpler linear regressions or (non-recent studies in the UK have shown that full basin records of trace metals are not showing the decline expected as a result of the massive reduction in emissions since the 1970s. As trends in metal deposition across Europe are known to be declining, this 'additional' trace metal input to upland lakes can only be the result of mobilisation from catchment storage. We undertook a multiple sediment core, multi-pollutant study at nine lakes across Scotland to test hypotheses that this additional input was a result of (i

RESULTADOS

Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia (PNMTIAG)

Una primera observación de los dos sondeos estudiados del Lago Dos Nenos ya evidencia una alternancia de composición, tanto en coloración como en texturas. En ambas distinguimos unas 4 unidades litológicas en función de esos cambios. El primer medio metro del sondeo LN16-03A (en adelante 03) está compuesto por arenas silíceo-clásticas de finas a medias, de color claro, bien calibradas y con abundancia de bioclastos (Fig. 3). Le sigue otro medio metro algo más heterogéneo similar al anterior, pero con la práctica ausencia de bioclastos. La siguiente unidad corresponde a una sección de unos 90 cm homogéneos, dominados por sedimentos oscuros arcillosos con abundancia de macrodetritos vegetales. A partir de ahí, un tramo restante de unos 12 cm repite la composición de la segunda unidad.

Por su parte, el sondeo LN16-05B (en adelante, 05) presenta una estructura muy similar al sondeo 03, pero con la aparente ausencia de la totalidad de la unidad 2. Así, los primeros 40 cm están compuestos de nuevo por arenas silíceo-clásticas de finas a medias, de color claro, bien calibradas y con abundancia de bioclastos, seguidos de 1 metro de sedimentos oscuros arcillosos con abundancia de macrodetritos vegetales y de 60 cm de arenas silíceo-clásticas finas a medias, de color claro, bien calibradas, pero con muy escasos bioclastos.

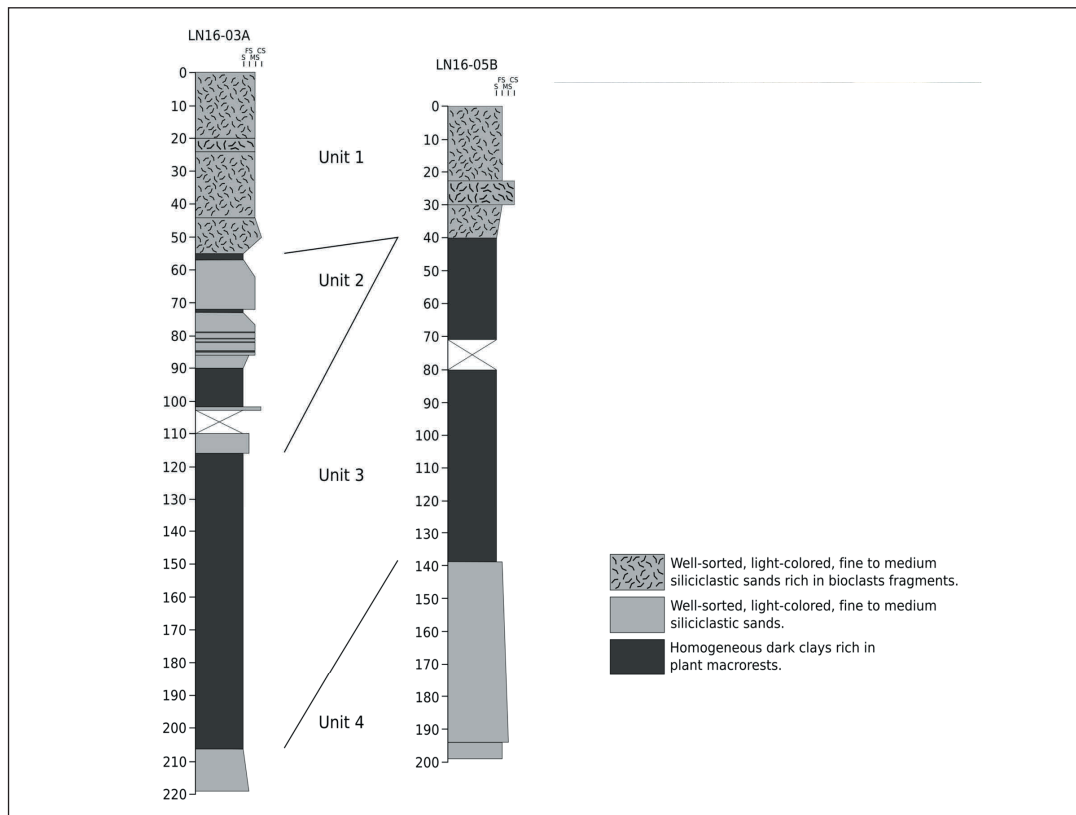


Figura 3. Columnas lito-estratigráficas de los sondeos LN16-03A (03) y LN16-05B (05) muestreados en el lago Dos Nenos, en las Islas Cíes.

Figure 3. Chronostratigraphic columns for the cores LN16-03A (03) y LN16-05B (05) sampled at the Lake Dos Nenos, in the Cíes Islands.

Cronología

El modelo cronológico basado en las dataciones de carbono 14 (los intentos de datación mediante plomo 210 fueron infructuosos) muestran una imagen interesante, que se repite en ambos sondeos (Fig. 4). El sondeo 03 abarca un máximo de 6170 años (edad calibrada antes del presente, en adelante AP) y ha acrecionado unos 8 mm de sedimento al año durante los últimos 800 años (Fig. 5). En ese momento, a unos 60 cm de la superficie, parece sufrir un periodo de unos 2200 años, en que la acreción es nula o se da un fenómeno de progradación. En adelante, la secuencia mantiene la coherencia cronoestratigráfica hasta los 220 cm, acrecionando a unos 5.2 mm anuales.

El sondeo 05 abarca un periodo similar al anterior (6087 años) y presenta la interrupción, en este caso de unos 3000 años, entre los años 612 y 3626 AP aproximadamente. Los tramos anterior y posterior a la interrupción acrecionan a ritmo similar al sondeo 03, entorno a 7 mm anuales (Fig. 5).

Sedimentología

La exploración sedimentaria básica muestra una gran heterogeneidad a lo largo de ambos perfiles estudiados (Fig. 6). La densidad global del sondeo 03 empieza con valores máximos superiores a 1.5 gcm³ hacia los 6000 años AP, que descienden

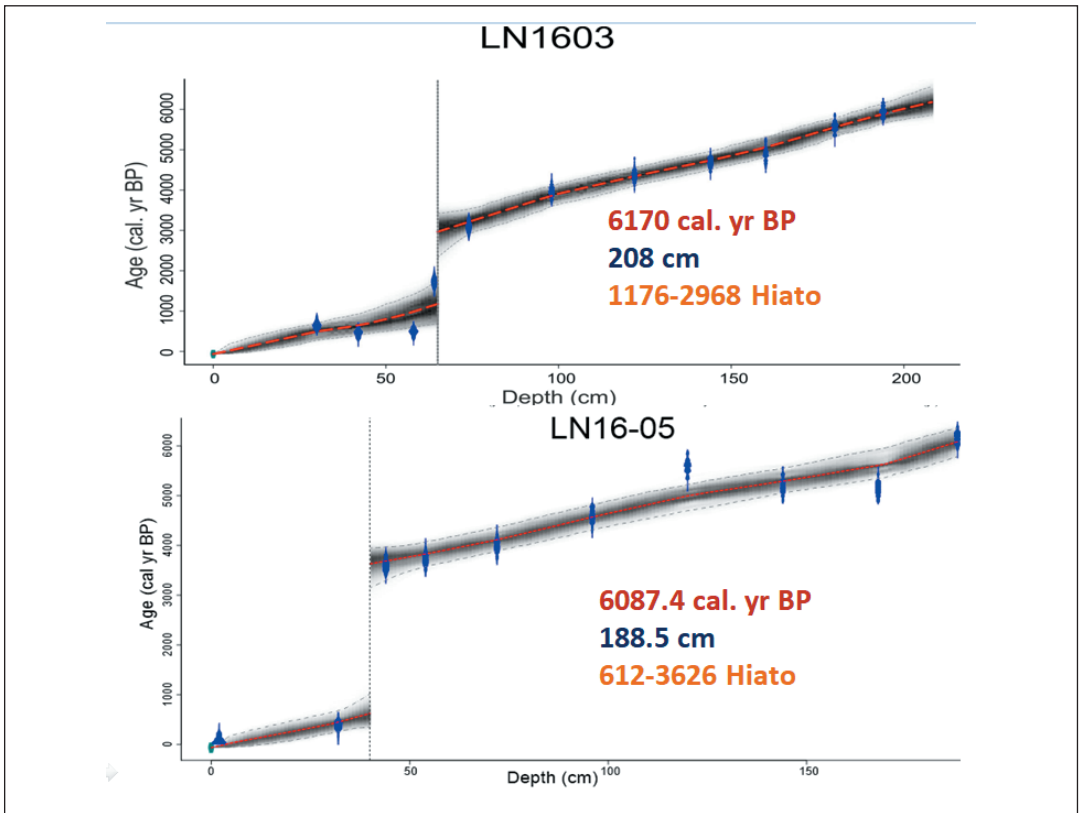


Figura 4. Modelos cronoestratigráficos de los sedimentos de los sondeos de la Laguna Dos Nenos. Elaborados mediante software Bacon.R (Blaauw & Christen, 2011) usando sólo dataciones radiocarbónicas. La zona sombreada en negro-gris, representa el rango del 95.4% de probabilidad. De las dataciones individuales de radiocarbono se muestran los rangos de probabilidad calibrados en azul. Las líneas verticales de puntos indican hiatus temporales, presentes en ambos sondeos.

Figure 4. Chronostratigraphic models of the sediments of the Lake Dos Nenos probes using Bacon.R software (Blaauw & Christen, 2011) with only radiocarbon dates. The black-grey shaded area represents the range of the 95.4% probability. The calibrated probability ranks for the individual radiocarbon datings are shown in blue. Vertical dotted lines indicate temporary hiatus, present in both cores.

abruptamente a valores de 0.2 gcm^3 entre 5800 y 4500 años AP. La materia orgánica (MO; LOI en la Fig. 6) presenta una correlación especular con la densidad global, alcanzando máximos de hasta el 60% y mínimos de prácticamente cantidades residuales. El contenido en carbonatos presenta dos claros escenarios, prácticamente inexistentes entre los 6000 y los 3000 años AP, hasta máximos de más del 80% inmediatamente después de la interrupción. Esos máximos disminuyen rápidamente hacia la actualidad llegando a valores entorno al 10% en el momento más reciente registrado por el sondeo. La granulometría mues-

tra dominancia de fangos que correlacionan con el contenido en MO en el periodo anterior a la interrupción, para pasar a estar dominado por arenas medias y gruesas en el periodo posterior, coincidiendo con la presencia masiva de carbonatos.

La sedimentología del sondeo 05 presenta una considerable similitud con el anterior tanto en patrones de cambio como en valores. Como principales diferencias hay que destacar que el inicio de la acumulación masiva de MO ocurre unos 400 años más tarde en el sondeo 05 que en el 03.

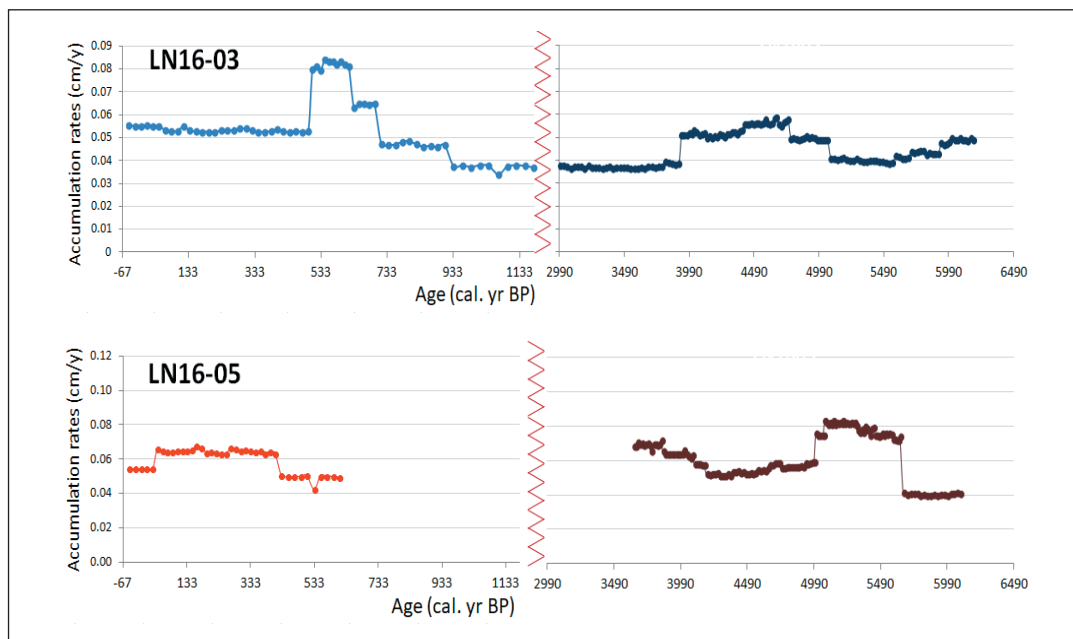


Figura 5. Tasas de acumulación del sedimento frente a la edad de cada uno de los sondeos muestreados en las Islas Cíes. La línea roja en zig-zag indica el hiato temporal del sondeo LN16-03A (03).

Figure 5. Sediment accretion rates vs age for each one of the cores taken in Dos Nenos. The red line indicates the temporal hiatus for core LN16-03A (03).

Composición elemental e isotópica

Los cambios en el contenido en C y N orgánico elemental y en la composición isotópica de ambos elementos a lo largo de los dos sondeos es similar (Fig. 7), aunque por simplificación se presenta solo para el sondeo 03. El periodo más reciente (tras la interrupción) muestra un sedimento muy pobre en contenido orgánico hasta hace unos 500-600 años AP, en que aparece un pico de C de hasta el 3%. Dado que el N no responde de igual manera (se mantiene en valores casi nulos) y que se observa un pico en los valores de $d^{13}C$, es altamente probable que ese pico de C se corresponda a la presencia de carbono inorgánico en las muestras, por una acidificación incompleta. Los valores dominantes de $d^{13}C$ (-18‰) y $d^{15}N$ (3‰) son compatibles con material algal de origen marino. El tramo posterior a la interrupción presenta valores de hasta el 5 y 1.5% para el C y el N, respectivamente, coincidiendo con los periodos de máxima abundancia de MO. Asimismo, las

relaciones isotópicas del C y el N muestran valores próximos al -30 y 0‰ , respectivamente, indicando un origen terrestre y de agua dulce para la materia orgánica.

XRF

Por simplificación, de las series obtenidas mediante fluorescencia de rayos X, se destacan los perfiles correspondientes al Mn (indicador de estados redox), Si y Ba (indicadores de productividad) para el sondeo 03 (Fig. 8). El sondeo 05 presenta un comportamiento similar. En periodos entre 40 y 250 años atrás se observa una mayor disponibilidad de O_2 , claramente compatible con la conductividad hidráulica del sedimento, debida a la dominancia de fracciones gruesas. El periodo 3600-5900 AP, coincidente con los máximos de contenido en MO, muestran los valores más bajos de Mn, indicando un ambiente altamente reductor (con dominancia de fangos). En la parte inferior del sondeo (5900-6200 años AP) los valores se recuperan, coincidiendo con el cambio ha-

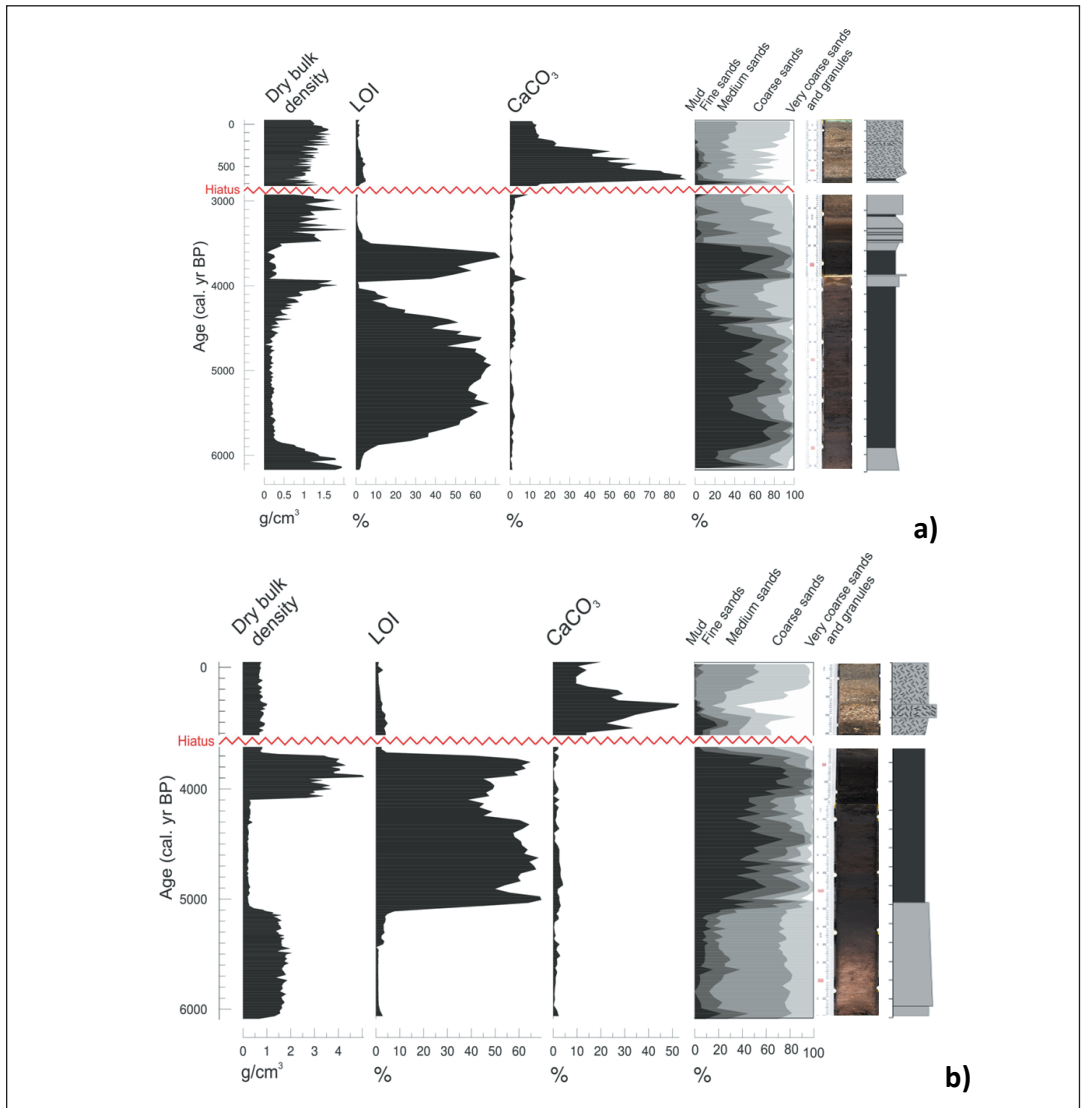


Figura 6. Series temporales de las variables de caracterización básica de los dos sondeos estudiados de las Islas Cíes: densidad del sondeo, contenido total de materia orgánica, de carbonatos, distribución granulométrica y las facies diferenciadas.

Figure 6. Temporal series of the basic variables for the two cores obtained in Cíes Islands: bulk density, total organic matter, carbonate content, grain size distribution, and facies.

cia fracciones más gruesas del sedimento. Tanto el Si como el Ba, ambos indicadores de productividad marina, muestran patrones casi idénticos, excepto en el tramo más reciente (últimos 200 años), en que los valores de Si se recuperan, aunque los de Ba se mantienen constantes.

Pigmentos

Los periodos más antiguos recogidos por los sondeos (últimos 1500 años) no presentan prácticamente flujos de entradas de pigmento alguno o están reflejando un grado bajo de conservación. Durante los primeros 1000 años de la facie orgá-

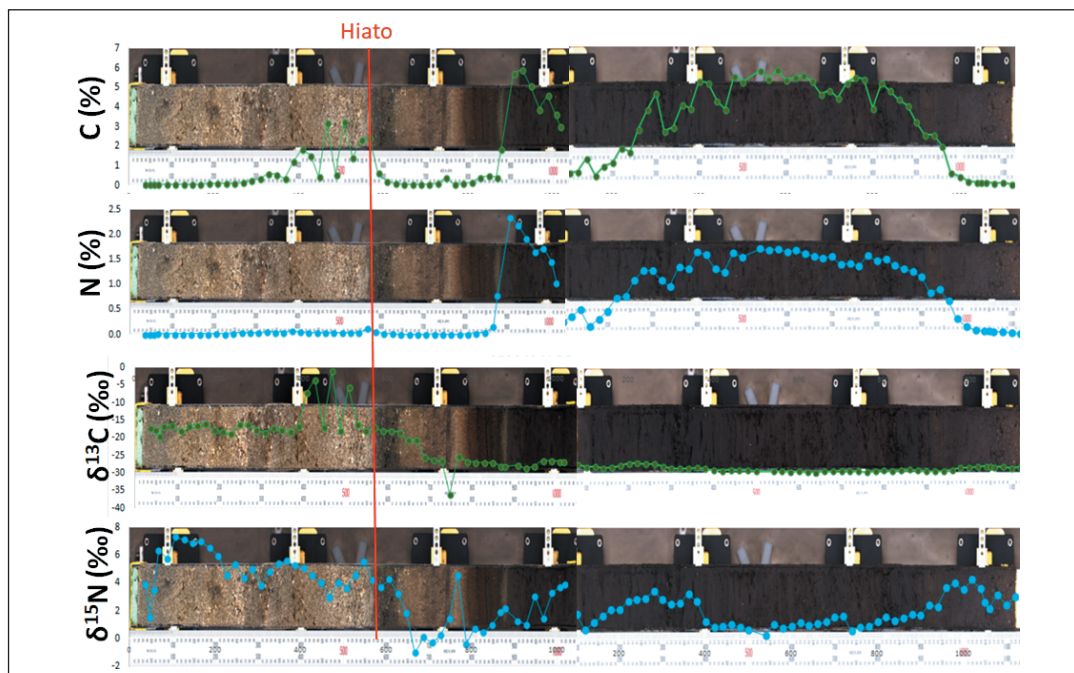


Figura 7. Ejemplo de series temporales del carbono orgánico, el nitrógeno total, los isótopos estables del carbono y el nitrógeno a lo largo del sondeo LN16-03A representados a lo largo de la profundidad en el sedimento, siendo la zona más profunda del sondeo la situada a la derecha de la imagen.

Figure 7. Example of time series of organic carbon, total nitrogen, stable isotopes of carbon and nitrogen throughout the LN16-03A core represented along the depth in the sediment, with the deepest area of the core being located to the right of the image.

nica (turba), sólo se observan flujos elevados de feoforbidos y muy bajos de clorofilas.

El análisis multidimensional de las proporciones de pigmentos en el sondeo 03 proporciona tres variables de síntesis (Fig. 9): la primera agrupa a dinoflagelados contra cianobacterias (PC1); la segunda refleja los cambios en la proporción de cianobacterias contra las luteínas (PC2) y la tercera los cambios en la proporción de clorófitos y diatomeas conjuntamente (PC3).

De las tendencias más reseñables en los cambios de composición de pigmentos, cabe destacar el aumento de las cianobacterias en la laguna durante los últimos 1000 años, el descenso de diatomeas y clorófitos, y un ligero aumento de los dinoflagelados desde hace unos 500 años.

Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (PNMTAC)

Cronología

Los modelos de profundidad/edad según las dataciones radiocarbónicas muestran que el sondeo SM15 data aproximadamente de 1900 años AP, mientras que los sondeos SM25 y EP05 datan de ~1700 años AP (Fig. 10). De los sondeos SM10 y SM05 se han recuperado secciones más recientes, ~700 y ~100 años AP, respectivamente. En general, las tasas de acumulación han oscilado entre 0.02 y 2 cm/año y mostraron diferencias significativas entre sondeos (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$; Figs. 11 y 12). Una comparación múltiple no paramétrica (prueba de Dunn, $p < 0.05$) confirmó que todas las tasas medias son significativamente diferentes, con la excepción

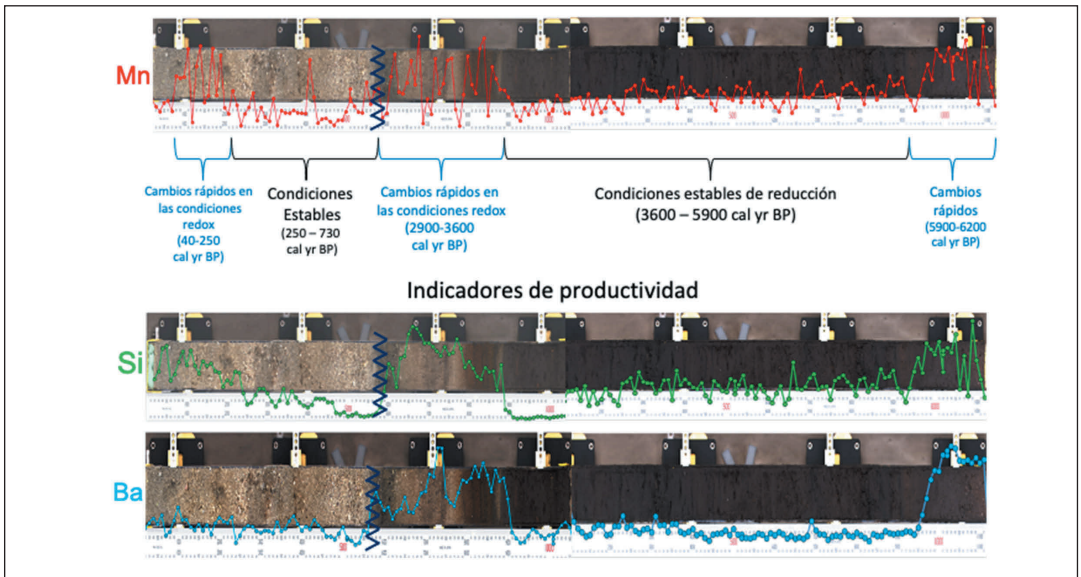


Figura 8. Ejemplo de series obtenidas mediante fluorescencia de rayos X en los sondeos de Cies. Se muestran los perfiles correspondientes al Mn (indicador estados redox), Si y Ba (indicadores de productividad) para el sondeo 03 (el sondeo 05 presenta un comportamiento similar).

Figure 8. Example of series obtained by X-ray fluorescence in the cores taken in Lake Dos Nenos. The profiles corresponding to the Mn (redox state indicator), Si and Ba (productivity indicators) for core 03 (core 05 has similar behavior) are displayed.

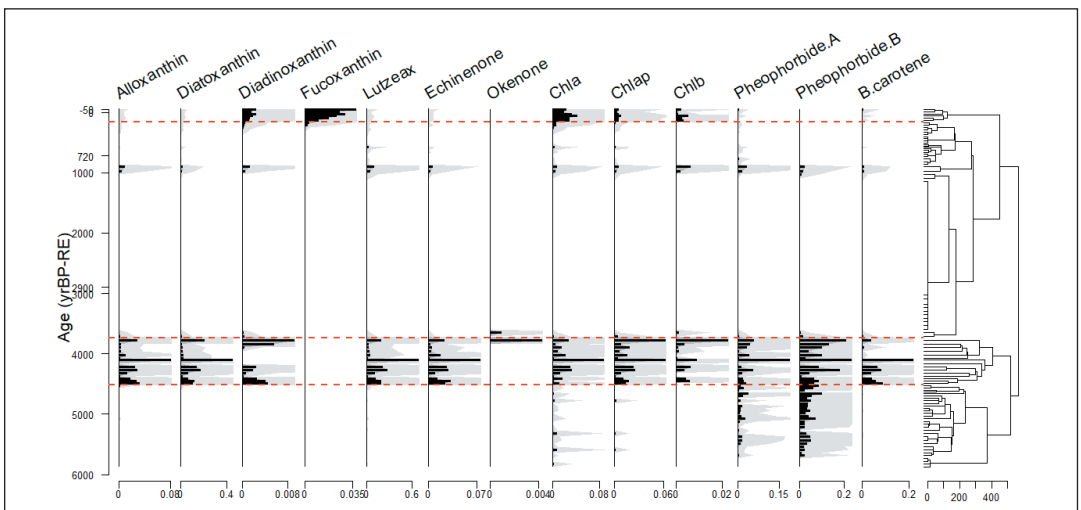


Figura 9. Evolución temporal de los flujos de todos los pigmentos identificados en el testigo LN16-03A (03) expresados en micro moles de pigmento por cm^2 y año. Se ha realizado un análisis clúster jerárquico limitado con método CONISS y se ha establecido el número de grupos (separados entre sí por las líneas punteadas rojas) mediante el modelo de broken stick.

Figure 9. Time evolution of the flows of all pigments identified in core LN16-03A (03) expressed in micro moles of pigment per cm^2 and year. A limited hierarchical cluster analysis has been performed using CONISS method and the number of groups (separated by red dotted lines) has been set using the broken stick model.

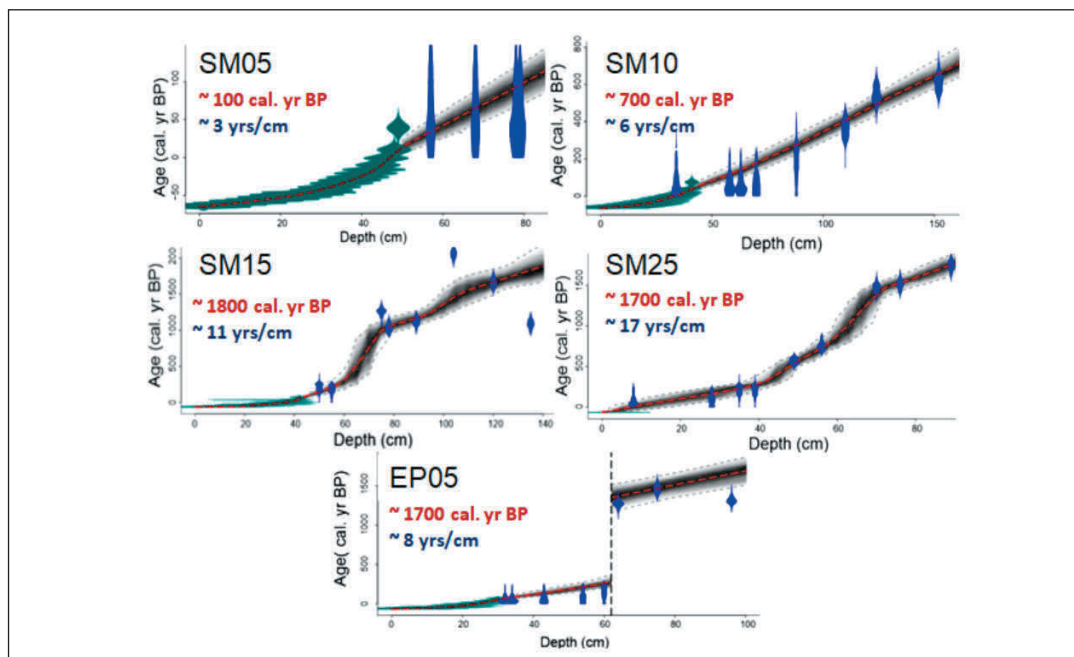


Figura 10. Modelos cronoestratigráficos de los sedimentos en la pradera de *P. oceanica* de Cabrera. Elaborados mediante software Bacon.R (Blaauw & Christen, 2011) usando dataciones radiocarbónicas y de ^{210}Pb . La zona sombreada en negro-gris, representa el rango del 95.4% de probabilidad. De las dataciones individuales de radiocarbono se muestran los rangos de probabilidad calibrados en azul, mientras que las dataciones de ^{210}Pb se representan como los rangos de probabilidad en verde.

Figure 10. Chronostratigraphic models for the sediments in the *P. oceanica* meadows in Cabrera using Bacon.R software (Blaauw & Christen, 2011) combining radiocarbon and ^{210}Pb dating. The black-grey shaded area represents the range of the 95.4% probability. The calibrated probability ranks for the individual radiocarbon datings are shown in blue, while the ^{210}Pb datings are represented as the probability ranges in green.

del par formado por EP05 y SM15 ($p=0.754$). Las tasas de acumulación disminuyen con la profundidad del agua en SM, siendo la más alta la del sondeo a 5 m de profundidad (SM05, media de 0.36 cm/año) y la más baja a 25 m de profundidad (SM25, media de 0.06 cm/año) (Fig. 12). En la mayoría de los sondeos, el ritmo de deposición de sedimentos es más o menos continuo, con la excepción de EP05, que presenta un hiato entre los 300 y 1250 años AP, basado en un gran salto de ~ 950 años calibrados, observado entre dos dataciones de radiocarbono a 60 y 64 cm (Figs. 11 y 12).

Composición de productores primarios

Las tendencias comunes en la composición de pigmentos en todos los sondeos quedan

bien recogidas por un PCA con dos ejes principales, que explican el 91% de la varianza total (Fig. 13). El primer componente principal (PC1) explica el 78%, con elevadas influencias positivas de la diadinoxantina (dinoflagelados, diatomeas y crisófitos) y negativas moderadas de la equinenona (cianobacterias totales), luteína-zeaxantina (clorófitos, plantas superiores, rodófitos y cianobacterias) y cantina (Nostocales –cianobacterias–). El segundo componente principal (PC2) explica el 13% de la varianza y muestra elevadas influencias positivas para la diatoxantina (principalmente diatomeas) y luteína-zeaxantina (lutzeax; clorófitos, plantas superiores, cianobacterias y rodófitos), y efectos negativos de altos a moderados para la equinenona (cianobacterias totales) y la cantina (Nostocales –cianobacterias–) (Fig. 13).

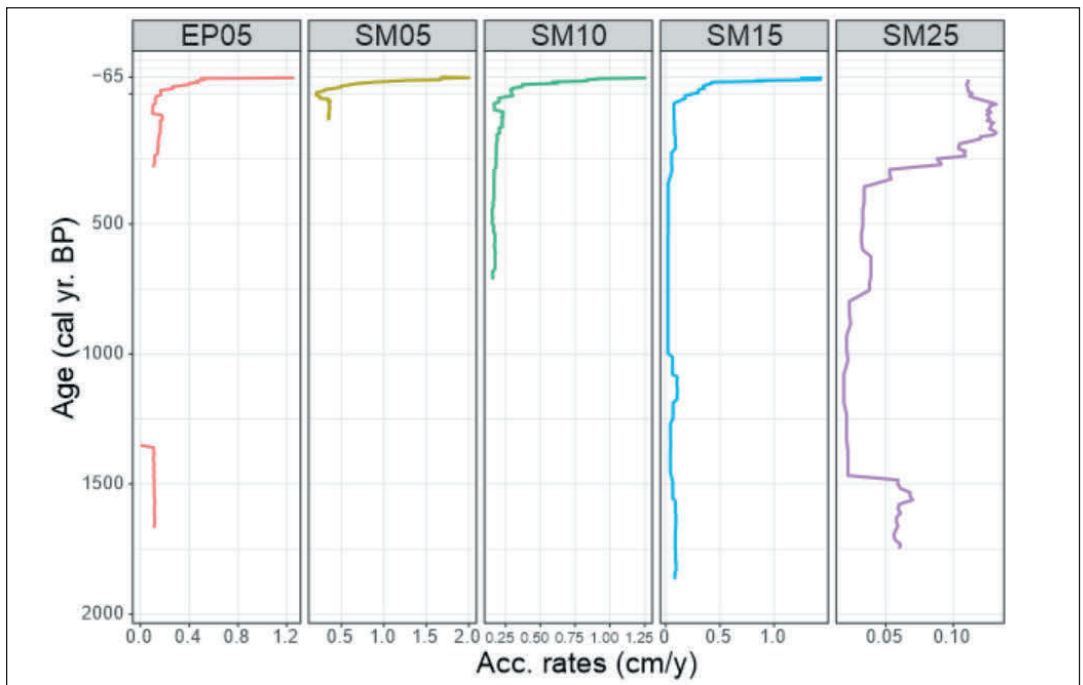


Figura 11. Tasas de acumulación del sedimento frente a la edad de cada uno de los sondeos de Cabrera.

Figure 11. Sediment accretion rates vs age for each one of the cores taken in Cabrera.

La tendencia temporal principal observada fue un aumento en las puntuaciones (*scores*) del PC1 hacia el presente durante los últimos 150-300 años en todos los sondeos. Esta tendencia común refleja principalmente el aumento de las concentraciones de diadinoxantina (Fig. 14). Las puntuaciones de las muestras para el PC2 no mostraron un cambio constante con el tiempo, aunque sí un patrón espacial, con diferente composición pigmentaria entre bahías (SM y EP). En concreto, las puntuaciones de las muestras de SM están orientadas hacia el cuadrante superior del eje PC2, en comparación con las puntuaciones de las muestras de EP, lo que indica una mayor proporción de diatoxantina y luteína-zeaxantina en SM, mientras que la cantina y la equinenona dominan en EP. Dentro de SM, las puntuaciones para la estación más somera (SM05) aparecen en la parte superior del PC2 y están claramente separadas del resto de estaciones en SM, un patrón que mostró una mayor abundancia de diatoxan-

tina y luteína-zeaxantina en la zona menos profunda de la bahía (Fig. 14).

Pigmentos y factores ambientales

El PCA explicó el 57% de la varianza en la composición de pigmentos fósiles, utilizando una combinación de variables predictivas locales y a gran escala (Fig. 15). El primer eje explica el 31% de la varianza global y sugiere que los indicadores climáticos, incluyendo la TSI y el NHT, están correlacionados fuerte y positivamente con la diadinoxantina. La $\delta^{13}\text{C}$, las concentraciones de chl-a, y el índice de preservación de pigmentos también aparecen positiva, aunque moderadamente, correlacionadas con el contenido de diadinoxantina. La abundancia de equinenona y luteína-zeaxantina se correlaciona de forma moderada y negativa con la diadinoxantina (Fig. 15).

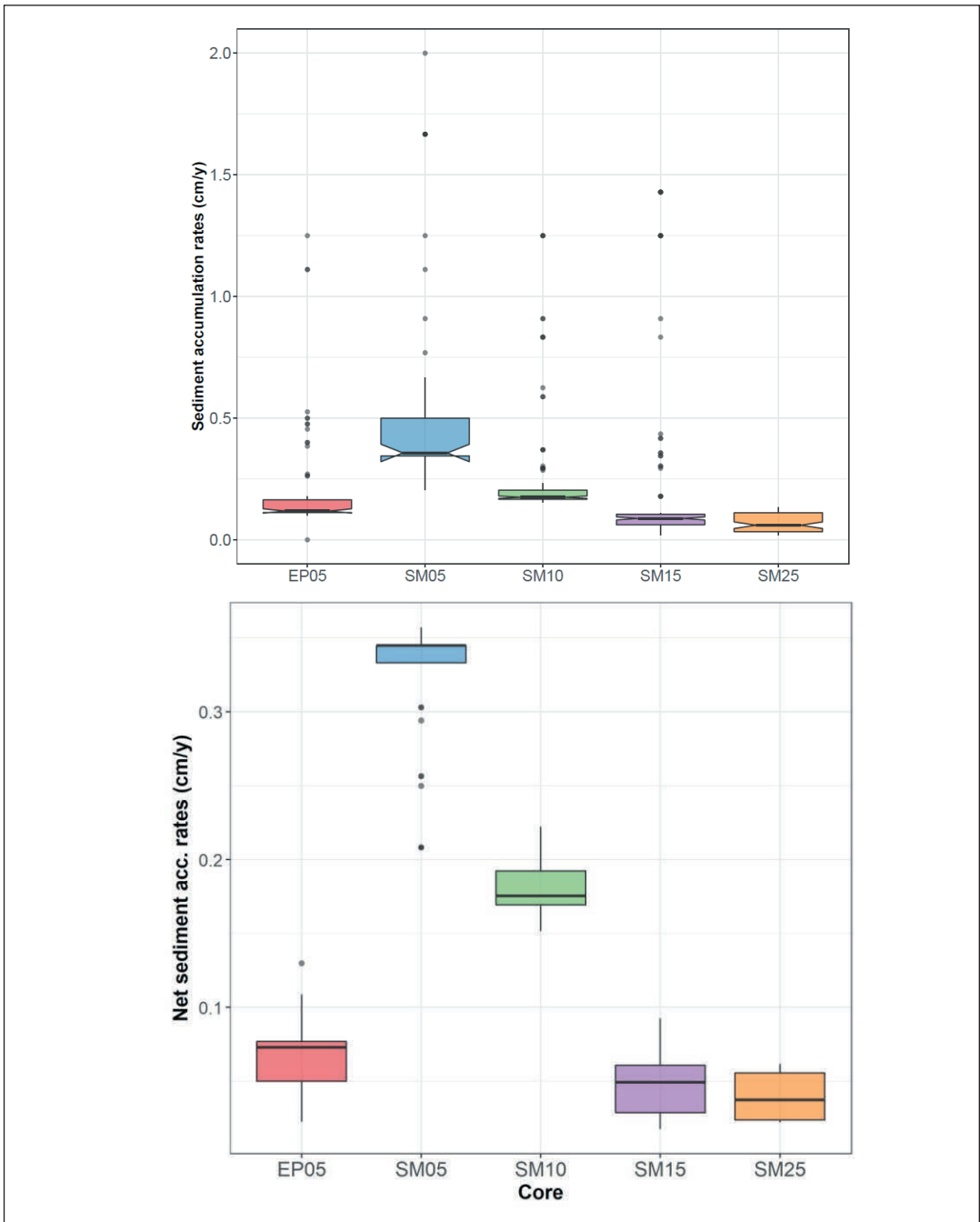


Figura 12. Diagrama de cajas de las tasas de sedimentación para todo el sondeo (arriba) y ‘netas’ (abajo; es decir, considerando sólo los valores estabilizados de cada sondeo), correspondientes los sondeos obtenidos en Cabrera.

Figure 12. Box-plots for the sedimentation rates for the entire core (above) and ‘net’ (below; that is, considering only the stabilized values for each core), corresponding the cores obtained in Cabrera.

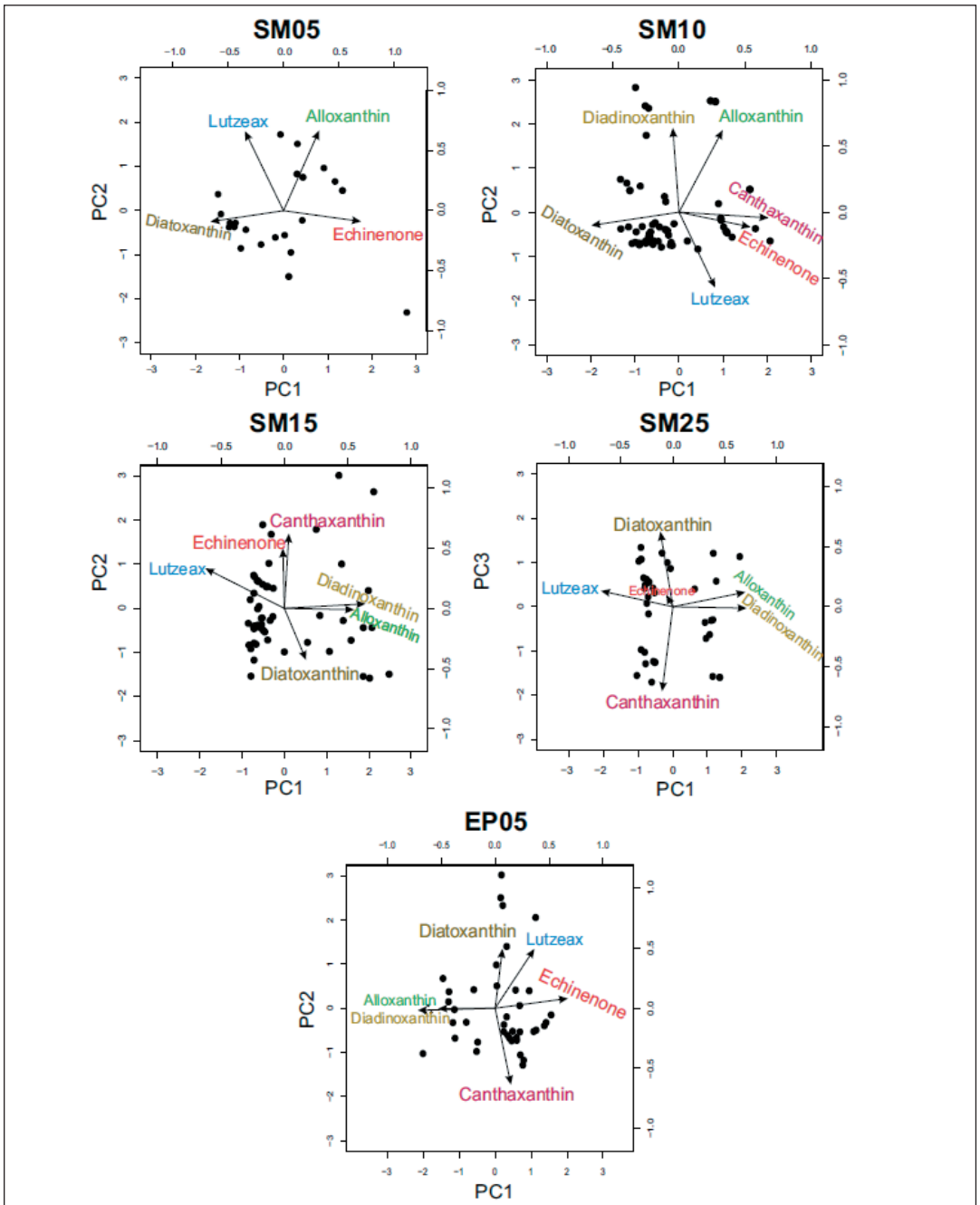


Figura 13. Biplots de las componentes principales (variables de síntesis) obtenidas mediante análisis multidimensional de la proporción de pigmentos para cada uno de los sondeos de Cabrera.

Figure 13. Biplots of the main components (synthesis variables) obtained by multidimensional analysis of the proportion of pigments for each one of the Cabrera cores.

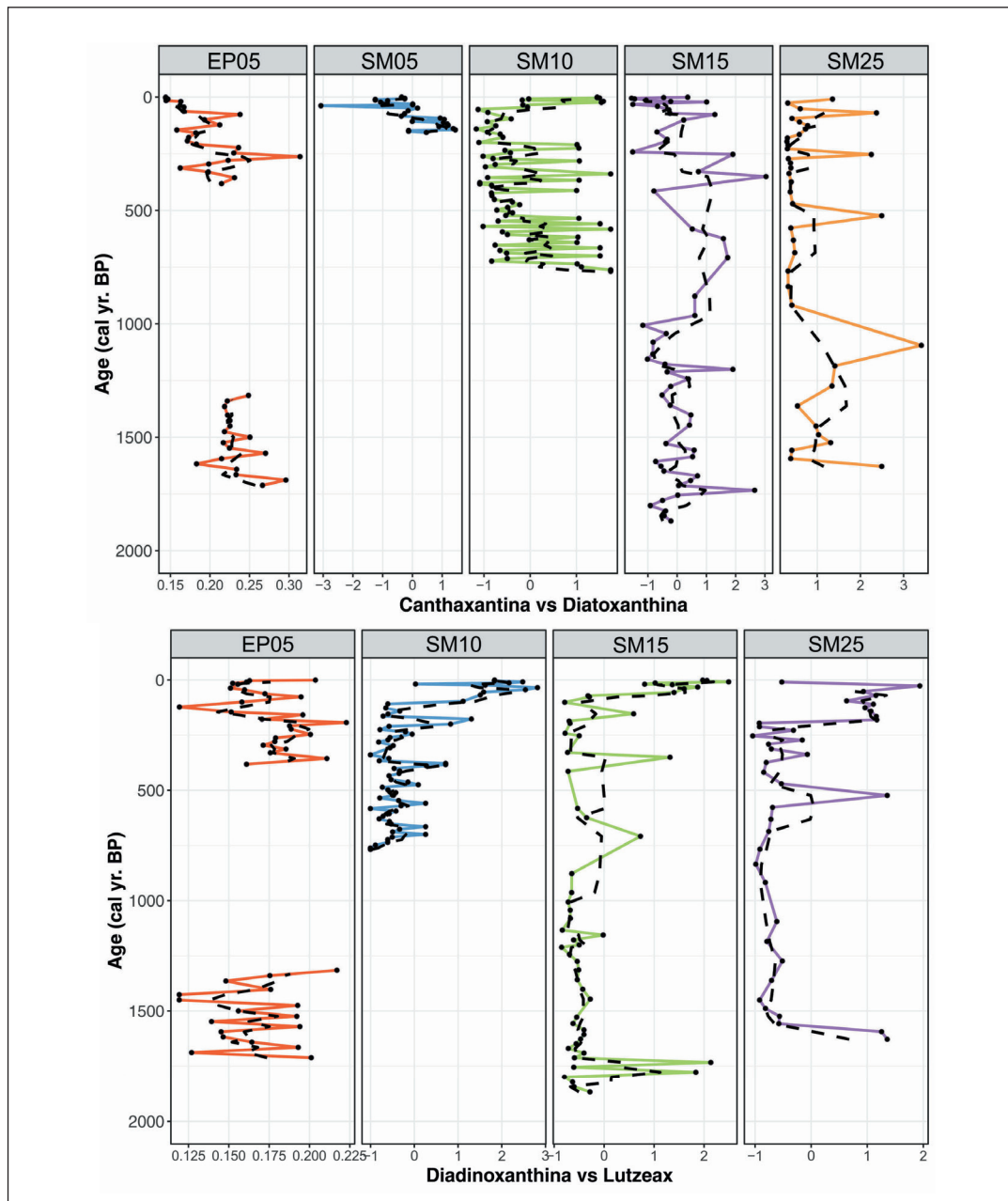


Figura 14. PCA exploratorio de las asociaciones potenciales en la comunidad de productores primarios según lo registrado por las concentraciones de pigmentos fósiles a lo largo de los sondeos estudiados en Cabrera. Clr-biplot con las muestras coloreadas según el ID del sondeo. La elipse roja indica muestras de Es Port (EP) y la elipse azul indica muestras de Santa María (SM). Según Leiva-Dueñas et al 2020.

Figure 14. PCA run to explore potential associations in the community of primary producers as recorded by fossil pigment concentrations along the cores. Clr-biplot with samples coloured based on core ID. Red ellipse indicates samples from Es Port (EP) and blue ellipse indicates samples from Santa María (SM). After Leiva-Dueñas et al 2020.

El PC2 explica el 26% del total de la varianza y mostró que el cloro, junto con arenas medias y finas, el índice de preservación de pigmentos y el contenido de chl-a, se correlacionan positivamente con la abundancia de diatouxantina, luteína-zeaxantina y negativamente con cantaxantina y equinenona. Por el contrario, el contenido de materia orgánica, la $\delta^{15}\text{N}$, el índice BIT, las fracciones de arenas gruesas y el β -caroteno (algas fotótrofas totales) se correlacionan positivamente con la equinenona y la cantina y negativamente con la diatouxantina y la luteína-zeaxantina (Fig. 15).

Cistos de dinoflagelados

Se identificaron cinco taxones de dinoflagelados a partir de cistos bien conservados a lo largo de los sondeos estudiados, todos ellos de afinidad autotrófica. En cada uno de los sondeos analizados, las concentraciones de cistos más elevadas fueron para *Spiniferites* spp. y *Lingulodinium machaerophorum*. Los cistos de *L. machaerophorum* son producidos por el dinoflagelado *Lingulodinium poliedrum*, un taxón potencialmente tóxico, conocido por producir yesotoxinas (p.ej. ARM-

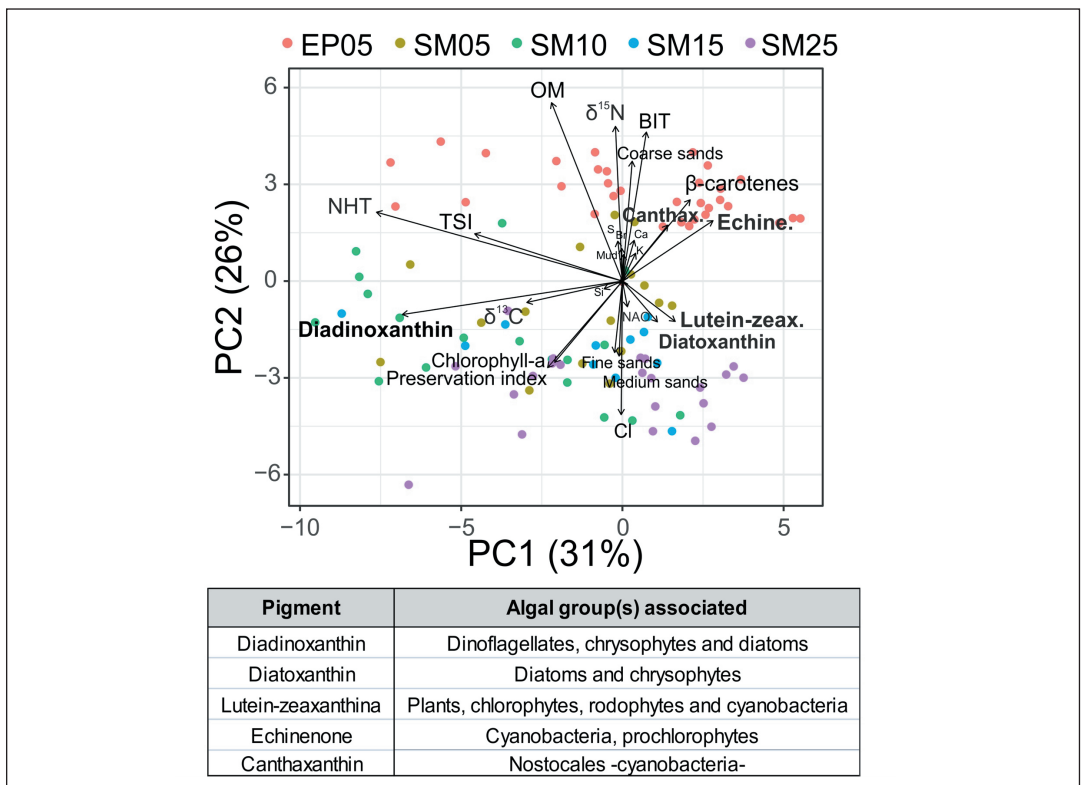


Figura 15. PCA para descifrar las relaciones entre la composición de pigmentos fósiles y las variables explicativas: Índice BIT obtenido a través de alquenonas de los sondeos, Irradiancia Solar Total (TSI; Índice de Oscilación del Atlántico Norte (NAO, Hurrell, 2003; Olsen et al., 2012 y Trouet et al., 2009), Temperatura del hemisferio norte (NHT, Kobashi et al., 2013), distribución del tamaño del grano, contenido de materia orgánica (OM), elementos medidos por XRF (Fe, Si, Ti, K, Ca y Br), isótopos estables de carbono y nitrógeno, clorofila-a y β -carotenos, y un índice de preservación de pigmentos (relación clorofila-a/ feofitina). Clr-biplot con las muestras coloreadas según el ID del sondeo (según Leiva-Dueñas et al 2020).

Figure 15. PCA run to decipher relationships between fossil pigment composition and explicative variables: BIT index obtained through alkenones of the cores, Total Solar Irradiance (TSI, Vieira et al., 2011), Index of North Atlantic Oscillation (NAO, Hurrell, 2003; Olsen et al., 2012 and Trouet et al., 2009), Northern-Hemisphere Temperature (NHT, Kobashi et al., 2013), grain-size distribution, content of organic matter (OM), XRF-measured elements (Fe, Si, Ti, K, Ca and Br), carbon and nitrogen stable isotopes, Chlorophyll-a and β -carotenos, and a pigment preservation index (Chlorophyll-a/ pheophytin ratio). Clr-biplot with samples coloured based on core ID (from Leiva-Dueñas et al 2020).

STRONG & KUDELA 2006), que habitan estuarios y bahías costeras de muchas partes del mundo, incluyendo el Mar Mediterráneo (PENNA *et al.* 2006). Bacillariophyceae and Raphidophyceae. Oligonucleotide primers were designed based on Internal Transcribed Spacer (ITS

Las concentraciones de cistos de dinoflagelados fueron 1 ó 2 órdenes de magnitud mayores en EP05 que en SM25. *Spiniferites* spp. y *L. machae-roforo* y *Operculodinium* spp., así como las concentraciones totales de cistos de dinoflagelados, aumentaron en las muestras más modernas de ambos sondeos.

DISCUSIÓN

Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia (PNMTIAG)

Escenarios

El análisis multidimensional de los sondeos LN16-03 (03) y LN16-05 (05), según el XRF, proporciona tres factores para cada sondeo (Fig. 16): el PC1 agrupa en ambos sondeos a elementos relacionados con presencia de materia orgánica (Cl, S, Br), lo que se ratifica con la elevada correlación que presentan; el PC2 indica la presencia

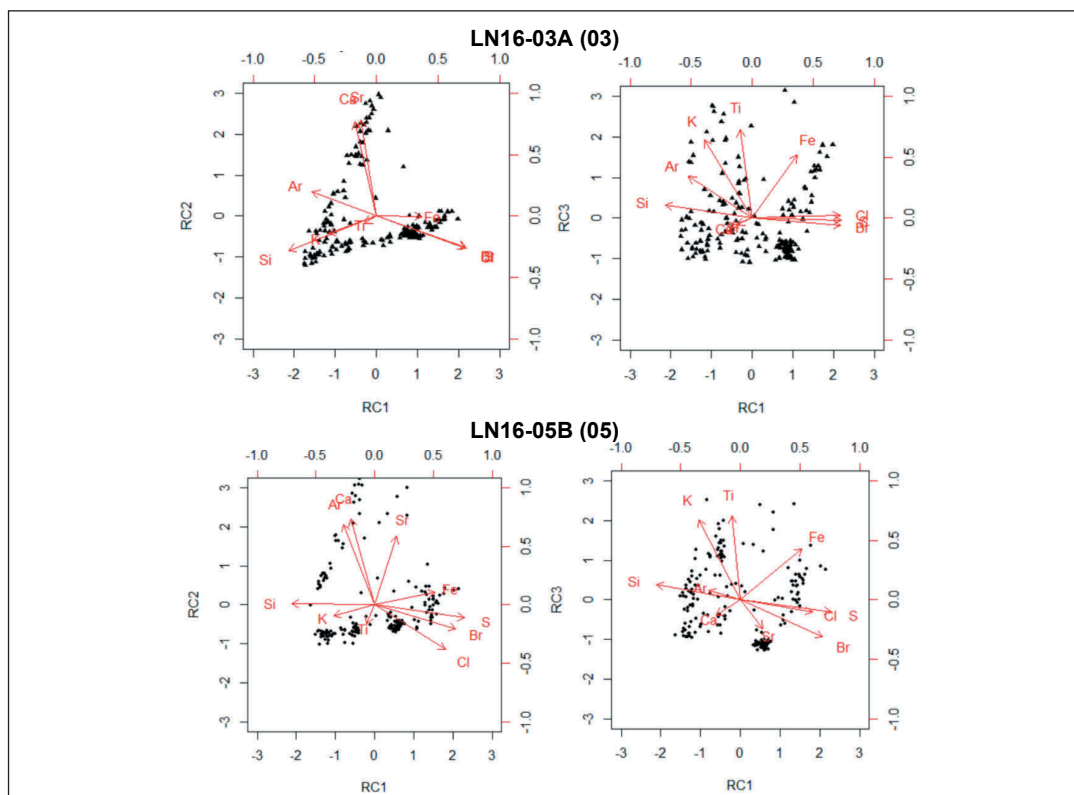


Figura 16. Biplots de las tres componentes principales obtenidos mediante análisis multidimensional de los elementos analizados con difracción de rayos X en el sondeo LN16-03 (arriba) y en el LN16-05 (abajo). Las gráficas a la izquierda presenta los valores de las variables resúmenes PC1 vs a los de PC2. Las gráficas a la derecha presenta los valores del PC1 vs a los de PC3. Cada una de los elementos del XRF está representado mediante las flechas, cuya dirección indica en qué componente principal, y en qué dirección de éste, tienen más peso.

Figure 16. Biplots of the three main components obtained by multidimensional analysis of the elements analyzed with X-ray diffraction in core LN16-03 (above) and in LN16-05 (below). The graphs on the left present the values of the PC1 vs. PC2. The graphs on the right present the values of PC1 vs. PC3. Each of the XRF elements is represented by the arrows, whose direction indicates in which main component, and in which direction of the component, they have the highest weight.

de carbonatos de origen biogénico, al agrupar los elementos de Ca y Sr (el carbonato biogénico tiene más contenido de Sr que el inorgánico); el PC3 agrupa al Fe, el Ti y el K, elementos característicos de entradas terrestres; su comparación con la susceptibilidad magnética indica una elevada correlación entre ambas (Figs. 16, 17 y 18).

El ambiente de la laguna ha sido muy dinámico (COSTAS *et al.* 2009). Se observan tres unidades sedimentarias básicas, cuya alternancia define las distintas fases que ha atravesado la laguna (Fig. 3). En el Océano Atlántico, el nivel del mar en los últimos 6000 años ha sufrido variaciones importantes, con oscilaciones que se estiman de 3 a 8 m. El ascenso del nivel del mar hacia el presente es el que marca la evolución de la laguna. La primera facie que se distingue, entre 5100 y 6170 años AP, presenta una baja proporción de materia orgánica, menor al 5% y con un 80% de arenas siliciclásticas, principalmente arenas medias bien seleccionadas (Fig. 6). Esta fase corresponde con el establecimiento de una laguna de agua dulce estacional, con aportes sedimentarios eólicos por la erosión de una barrera fósil adyacente. Esta primera facie dura 700 años más en el sondeo 05 (hasta 5100 años AP) que en el 03 (hasta 5800 años AP), lo que puede deberse a una expansión espacial diferencial, de manera que en puntos más profundos y lejanos de la barra de arena fósil, como en el sondeo 03, el establecimiento de la laguna de manera permanente se produjo antes que en puntos más cercanos a la costa.

La facie de turba en el sondeo 03 (3600-5800 años AP) es un material arcilloso muy compacto de color oscuro, con laminación paralela y con restos vegetales fácilmente distinguibles, con una proporción de barro del 50% y una proporción de materia orgánica que llega a alcanzar el 60%. Toda esta facie de turba se corresponde con una laguna que sigue siendo de agua dulce, pero de carácter más permanente. Dentro de esta misma facie, se observa un aumento de las arenas entre 3800-4500 años AP, que puede deberse posiblemente a un periodo más árido (Fig. 6)

Entre 3000 y 3500 años AP, observamos una alternancia entre la facies de turba y la facie de arenas bien seleccionadas sin material biogénico. Du-

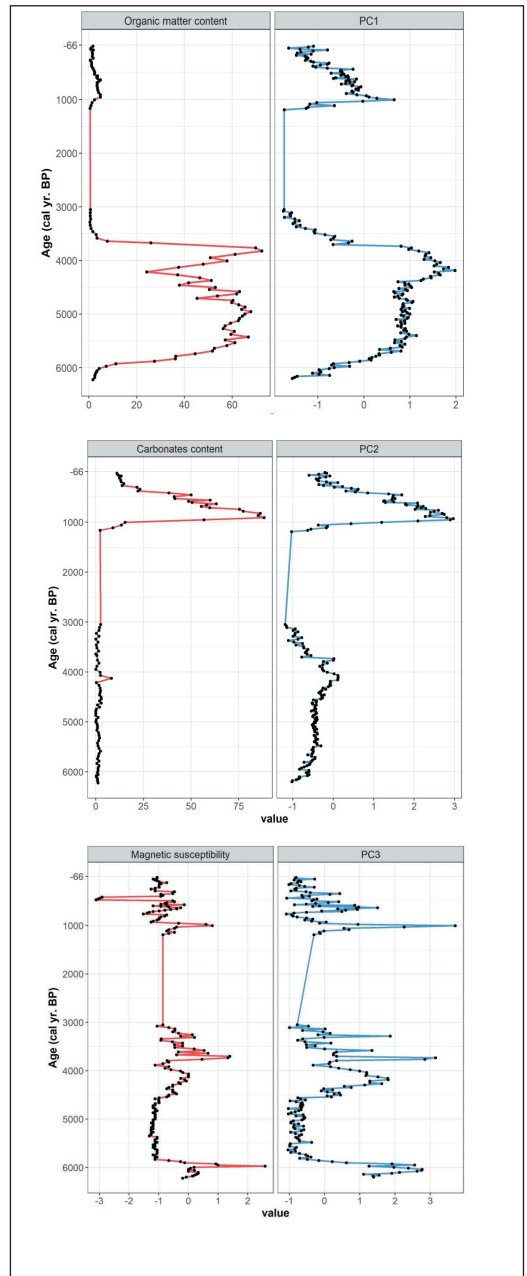


Figura 17. Comparación de los componentes principales obtenidos con el PCA de la figura 16 para el sondeo 03, con otros proxies relacionados también con las interpretaciones realizadas para estos componentes.

Figure 17. Comparison of the main components obtained with the PCA in Figure 16 for the core 03, with other proxies also related to the interpretations made for these components.

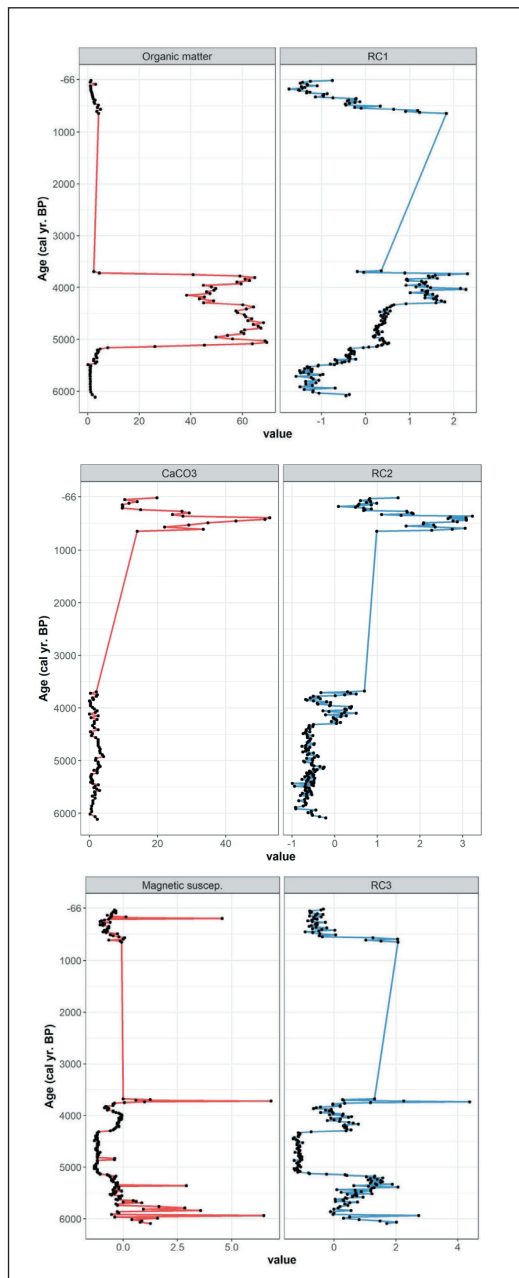


Figura 18. Comparación de los componentes principales obtenidos con el PCA de la figura 16 para el sondeo 05, con otros proxies relacionados también con las interpretaciones realizadas para estos componentes.

Figure 18. Comparison of the main components obtained with the PCA in Figure 16 for the core 05, with other proxies also related to the interpretations made for these components.

rante este periodo se producirían aportes de sedimentos eólicos de la barrera fósil, probablemente porque era una época más árida, que facilitó su erosión. Se formó, por tanto, un sistema dunar dentro de la laguna, que posiblemente era inundado por charcas de agua dulce estacionales, de ahí las franjas puntuales de materia orgánica. La última fase, ya después del hiato en ambos sondeos, corresponde a los últimos 1000 años. Una vez el nivel del mar ha subido tanto que ya penetra en la laguna, está constituida por arenas bien seleccionadas con gran cantidad de fragmentos bioclásticos, debido, presumiblemente, a la producción de organismos calcificadores marinos. El mayor porcentaje de arenas medias y gruesas se deben a estos organismos y a depósitos de tormenta, por procesos de desborde de la barra de arena hacia la laguna (Fig. 6).

Inicialmente, con el establecimiento de la laguna de agua dulce de carácter temporal, la acumulación de carbono y nitrógeno en el sistema sería baja (Fig. 7), pues la degradación de la materia orgánica es mayor cuando el encharcamiento es temporal, más aún si se combina esto con unos tamaños de grano mayores, que facilitan la difusión del oxígeno. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son muy negativos y estables, en torno a un -30‰ , durante todo este periodo y hasta prácticamente el final de la facie de turba, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ muestran mayor variabilidad, dentro del rango $0\text{-}3\text{‰}$ (Fig. 7). Es interesante señalar que entre 3800 y 4500 años AP se produce un aumento del isótopo del nitrógeno en ambos sondeos, lo que podría indicar una mayor entrada de nutrientes, coincidente con los mayores aportes terrestres durante esos años, tal y como indicaba la susceptibilidad magnética. En general, los valores de ambos isótopos a lo largo de este primer periodo indican que mientras que la laguna fue de agua dulce, la principal fuente de materia orgánica al sistema era terrestre. Los mayores porcentajes de carbono y nitrógeno elemental se dan a lo largo del periodo durante el cual la laguna era de agua dulce estable (Fig. 7). Este período corresponde a la facie de turba, coherente con una mayor productividad del sistema (una entrada más rápida de la materia orgánica favorece además su mejor conservación, al estar menos tiempo expuesta al oxígeno disuelto de las capas más superficiales). Durante el periodo en el cual

se establece un sistema dunar en la laguna, con encharcamientos temporales y mayor tamaño de grano, se dificulta la acumulación de carbono y nitrógeno, pues las condiciones tan cambiantes y la mayor porosidad, con presencia variable de agua, exponen de manera periódica la materia orgánica, permitiendo una mayor degradación. Esa alternancia en las condiciones ambientales se ve reflejada en las subidas y bajadas del isótopo estable del nitrógeno durante este periodo, posiblemente respondiendo a cambios en las entradas de materia orgánica o a cambios en el potencial reductor del sedimento. Posteriormente, con las entradas de agua marina, la proporción de carbono y nitrógeno disminuyen. Al inicio de esta fase se observan valores de carbono orgánico en torno al 2% y valores muy positivos de $\delta^{13}\text{C}$, entre -10 y -5‰, señal excesivamente positiva para tratarse de materia orgánica. Es muy probable que, en estos niveles, la acidificación de la muestra no haya sido completa, dejando carbonatos que han influido en el %C y en el $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 7). El resto de valores de isótopos estables que se observan durante este periodo de influencia marina, reflejan el rango de fuentes de materia orgánica de origen marino. Sin embargo, el C% y el N% son mínimos, lo que probablemente refleje una elevada degradación de la materia orgánica en estos sedimentos de arenas tan gruesas, más que una baja producción.

Pigmentos

La fase inicial con carácter de laguna de agua dulce temporal no presenta prácticamente flujos de entradas de pigmento alguno. Al tratarse de un humedal estacional, las frecuentes oscilaciones del sistema, exponiendo la materia orgánica acumulada, harían que la conservación de los pigmentos fuese baja. Durante los primeros 1000 años de la facie de turba, sólo se observan elevados flujos de feoforbidos y muy bajos de clorofilas. Los feoforbidos son pigmentos derivados de la degradación de la clorofila, con lo que sus altos flujos en estos primeros mil años de laguna permanente reflejan que el sistema era productivo, aunque menos que en el período 3800-4500 años AP. Los flujos de entrada de pigmentos son ya mucho más elevados durante los últimos 1000 años de la facie de turba, probablemente reflejo

de un periodo excepcionalmente productivo de la laguna de agua dulce permanente. Esta gran productividad y/o buena conservación de los pigmentos, puede explicarse por el aumento de las entradas terrestres y de los nutrientes (observado en la variable de susceptibilidad magnética y en la del isótopo del nitrógeno). Estas entradas traerían consigo una mayor cantidad de nutrientes, lo que aumentaría la productividad y conllevaría un ligero aumento en las tasas de acumulación de sedimento, facilitando el enterramiento de los pigmentos y disminuyendo su degradación. Los primeros 100 años de la laguna, una vez se registra la influencia marina, y especialmente los últimos 160 años, también se manifiestan como periodos muy productivos y/o con una muy buena preservación de los pigmentos.

El análisis multidimensional de los porcentajes de pigmentos en el sondeo 03 proporciona dos variables de síntesis (Fig. 19): la primera de ellas agrupa a cianobacterias (equinenona y cantaxantina) frente a diatomeas y luteína (diatoxantina y luteoxantina) (PC1); y la segunda refleja los cambios en la proporción de criptófitos (aloxantina) frente a clorófitos (luteoxantina; PC2).

De las tendencias más reseñables en los cambios de composición de pigmentos, cabe destacar la mayor presencia de diadinoflagelados, cianobacterias y criptófitos en la laguna durante los periodos de 5800 a 4600 años AP, de 3500 a 3200 años AP y en los últimos 100 años AP. La presencia de cianobacterias probablemente se deba a su mayor eficiencia ante bajas concentraciones de N, frente a otros productores primarios (Fig. 20). Los pesos negativos del componente agrupan a las diatomeas con la luteína, esta última relacionada posiblemente con las entradas de material de plantas superiores terrestres. Se ve que durante el período de 4600 a 3500 años AP hay más diatomeas y material terrestre, que en los últimos 1000 años, en los que los valores son elevados al principio, pero van disminuyendo.

El segundo componente principal está relacionado con la mayor presencia de productores primarios de tipo planctónico (criptófitos), frente a entradas de pigmentos de plantas superiores (luteína). La presencia de criptófitos es relativamente elevada durante la fase de laguna de agua

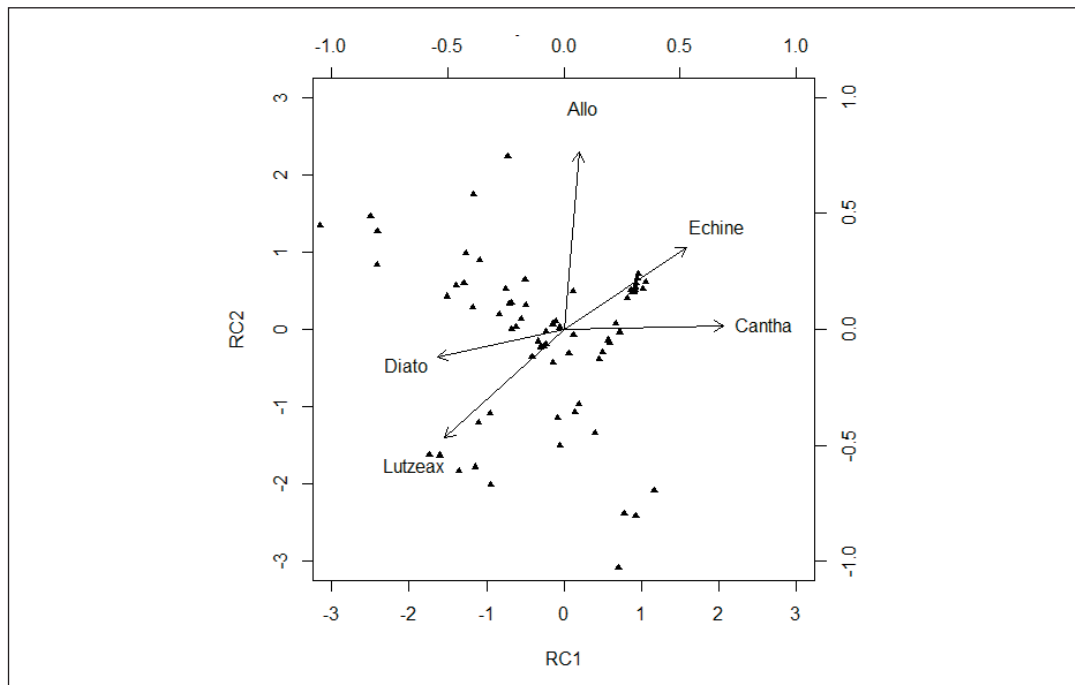


Figura 19. Biplots de los dos componentes principales obtenidos mediante análisis multidimensional de la proporción de pigmentos en el sondeo 03. Cada una de los pigmentos está representado mediante las flechas, cuya dirección indica en qué componente principal, y en qué dirección de éste, tienen más peso. Diato es diatoxantina, echine es echinenone, cantha es canthaxantina, lutzeax es luteína+zeaxantina y allo es alloxantina.

Figure 19. Biplots of the two main components obtained by multidimensional analysis of the proportion of pigments in core 03. Each of the pigments is represented by the arrows, whose direction indicates in which main component, and in which direction of the main component, they have the highest weight. Diato is diatoxanthine, echine is echinenone, cantha is canthaxanthine, lutzeax is lutein+zeaxanthine and allo is alloxanthine.

dulce, con un descenso hacia más entradas de material terrestre durante el periodo entre 4600 y el 3500 años AP (Fig. 20). Los criptófitos disminuyen considerablemente en los primeros 600 años de la fase marina de la laguna, indicando esto una elevada entrada de material terrestre. En los últimos 600 años de la laguna se observa que la entrada de material terrestre es notablemente menor respecto a los organismos planctónicos, llegando a alcanzar los criptófitos los valores más elevados en la laguna desde hace 600 años (Fig. 20).

Polen

El espectro polínico es diverso y abundante, internamente coherente y variado a lo largo de su estratigrafía. Es notable la inusual riqueza polí-

nica, rara en secuencias de la Región Eurosiberiana, en la que aparecen taxones propios de los ambientes de la Iberia templada (i.e. *Quercus caducifolia*), pero también taxones mediterráneos (i.e. *Cistus*, *Phillyrea*) y de gran interés biogeográfico (i.e. *Castanea*, *Betula*, *Corylus*).

La secuencia palinológica de la Laguna dos Nenos presenta dos secciones palinológicamente bien diferenciadas y coherentes con la principal discontinuidad litológica, que demarca un paquete inferior orgánico (de 3000 a 6000 años AP), sobre el que se asienta un horizonte arenoso (los últimos 1000 años AP) de origen litoral.

La sección inferior está caracterizada por presentar altísimas concentraciones polínicas por gramo de sedimento (>30.000 palinomorfos g⁻¹). Destaca un espectro rico en flora acuática, en el

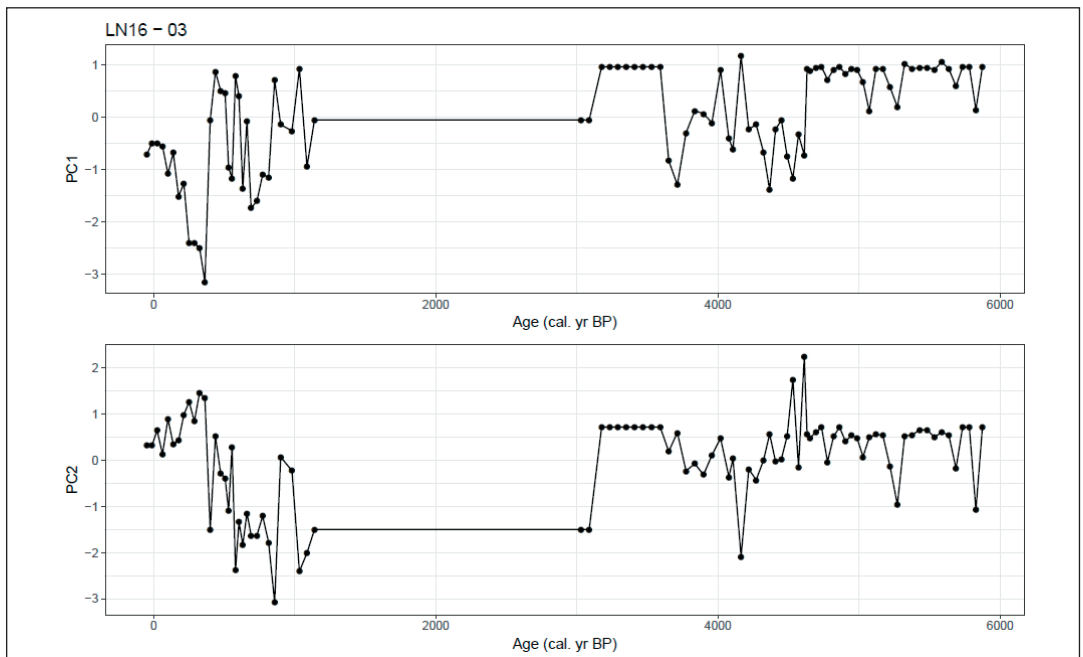


Figura 20. Evolución temporal de los dos componentes principales obtenidos en el análisis multidimensional de las proporciones de pigmento del sondeo 03. PC1 refleja los cambios de cianobacterias (valores más positivos), frente a las diatomeas y luteína (valores más negativos); PC2 refleja los cambios de criptófitos (valores más positivos), frente a la luteína (valores más negativos).

Figure 20. Time evolution of the two main components obtained in the multidimensional analysis of the pigment proportions for core 03. PC1 reflects changes in cyanobacteria (more positive values), compared to diatoms and lutein (more negative values); PC2 reflects changes in cryptophytes (more positive values), versus lutein (more negative values).

que aparecen helófitos (i.e. *Polygonum persicaria*, *Typha*, Cyperaceae), macrófitos (i.e. *Myriophyllum alterniflorum* tipo) y algas (i.e. *Botryococcus*, *Gloeotrichia*, *Zygnemataceae*). En su conjunto, la presencia de estos taxones define para la laguna un ambiente dulceacuícola, mientras que su variación, bastante acusada para esta sección, sugiere cambios en la forma, hidroperiodo y trofia de las aguas de la laguna. Por otro lado, los ambientes terrestres están dominados por formaciones densas de *Quercus caducifolios*, cuyo espesor decrece a partir de 4500 años AP, dando paso a formaciones más abiertas en las que la participación de arbustos (i.e. Ericaceae, Genisteae) es mayor.

La sección superior presenta un espectro palinológico muy diferente. La presencia y gran abundancia de foraminíferos, crisófitos y quistes de dinoflagelados, en concordancia con la textura arenosa de este horizonte, ponen de manifiesto

su deposición en un contexto litoral o sub-litoral, en el que el mar habría invadido la antigua laguna de agua dulce. Este cambio es notable a partir de 1070 años AP, justo antes del hiato sedimentario. Los ambientes terrestres a lo largo de esta sección son mucho más constantes, con escasa participación de especies arbóreas. En este caso, el espectro polínico terrestre presenta ligeras fluctuaciones entre Ericaceae y Poaceae, los principales taxones arbustivo y herbáceo, respectivamente. No obstante, no se han podido recuperar palinomorfos de los primeros 60 cm del testigo, correspondientes a los últimos 600 años AP. La esterilidad de esta fracción superficial probablemente se deba a la instauración de condiciones plenamente litorales.

En su conjunto, la aproximación multiproxy empleada con los dos sondeos estudiados en el lago Dos Nenos nos ha permitido recrear la evolución de ese ecosistema durante los últimos 6 milenios,

evidenciando 3 cambios fundamentales de estado de ecosistema y un último cambio en que la laguna perdería su vegetación bentónica dominante (*Zostera marina*; Fig. 21).

Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (PNMTAC)

Comunidad de autótrofos

La composición de pigmentos sedimentarios reconstruida es coherente con la estructura esperada para productores primarios típicamente observados en las praderas de *P. oceanica*. Entre las principales especies macroalgales modernas en las praderas, las más características pertenecen a los rodófitos calcáreos y ocrófitos no calcáreos, mientras que los epífitos microalgales se componen, en orden de abundancia, por diatomeas, dinoflagelados y cianófitos (AGAWIN *et al.* 2017). Del mismo modo, el fitoplancton moderno en praderas de *P. oceanica* se compone principalmente de diatomeas y dinoflagelados (MONCER *et al.* 2017), mientras que la columna de agua cerca de Cabrera es conocida por albergar una gran abundancia de pico y nanoplancton, dinoflagelados, cocolitofóridos y diatomeas (VIVES 1993). Por último, creemos que los rodófitos de las praderas serían la principal fuente del tándem luteína-zeaxantina, ya que es el carotenoide más abundante en *P. oceanica* (CASAZZA & MAZELLA 2002).

El reciente aumento de dinoflagelados

El análisis multivariante revela un cambio temporal reciente (últimos 150-300 años), hacia un aumento en la abundancia de dinoflagelados y algas silíceas, como el carotenoide diadinoxantina, un patrón temporal observado en todos los sondeos (Fig. 14). Esta tendencia parece reflejar la influencia del cambio climático global, particularmente de las entradas de energía como la irradiación y el calor (Fig. 15). Los resultados también sugieren que la diadinoxantina es más abundante durante los episodios de alta TSI y NHT y de producción del ecosistema ligeramente más alta (es decir, altas cargas –loadings– para la $\delta^{13}\text{C}$ y chl-a; Fig. 15).

El dominio de los dinoflagelados en períodos de irradiación solar elevada es consistente con la observación de que los dinoflagelados marinos producen cantidades sustanciales de compuestos protectores contra los rayos UV (HANNACH & SIGLEO 1998), proporcionando así una ventaja competitiva bajo una alta irradiación solar. Además, la diadinoxantina está presente en algunas especies de rafidofíceas, como *Heterosigma akashiwo* y *Chattonella subsalsa*, algas fototróficas que predominan en entornos con UV elevados (WELLS *et al.* 2015). Del mismo modo, se sabe que la diadinoxantina actúa como pigmento accesorio fotoprotector, por lo que se espera que sea más abundante en entornos de luz elevada (LAVIALE & JACQUES 2011). Las temperaturas elevadas del agua también pueden favorecer el crecimiento de dinoflagelados epífitos y diatomeas en praderas marinas (FRANCOVICH *et al.* 2005). Además, varios registros sedimentarios de cistos mostraron que *L. polyedrum* y *Spiniferites* spp. pueden ser indicadores de aguas más cálidas y de condiciones de estratificación en las zonas costeras. Se dan importantes aumentos en *L. polyedrum* en el último siglo (LEROY *et al.* 2013), apoyando la tendencia creciente observada, así como la correlación entre dinoflagelados, temperatura e irradiación solar (Fig. 15).off Southern California

Nuestros resultados encierran un potencial predictivo para la respuesta de las asociaciones de autótrofos en praderas marinas ante el calentamiento global. Específicamente, anticipamos un aumento de los dinoflagelados en estas praderas como consecuencia del calentamiento global. Hasta ahora se desconocen las consecuencias exactas de este cambio en la composición de los productores primarios, aunque nuestro estudio apunta a que una mayor contribución de los dinoflagelados autotróficos podría conducir a un aumento de la producción global del ecosistema (Fig. 15). Siempre que los dinoflagelados no superen ciertos límites en que pudieran competir con la fanerógama marina, este aumento global de la productividad podría favorecer el secuestro de carbono en el suelo de la pradera (WASMUND *et al.* 2017).

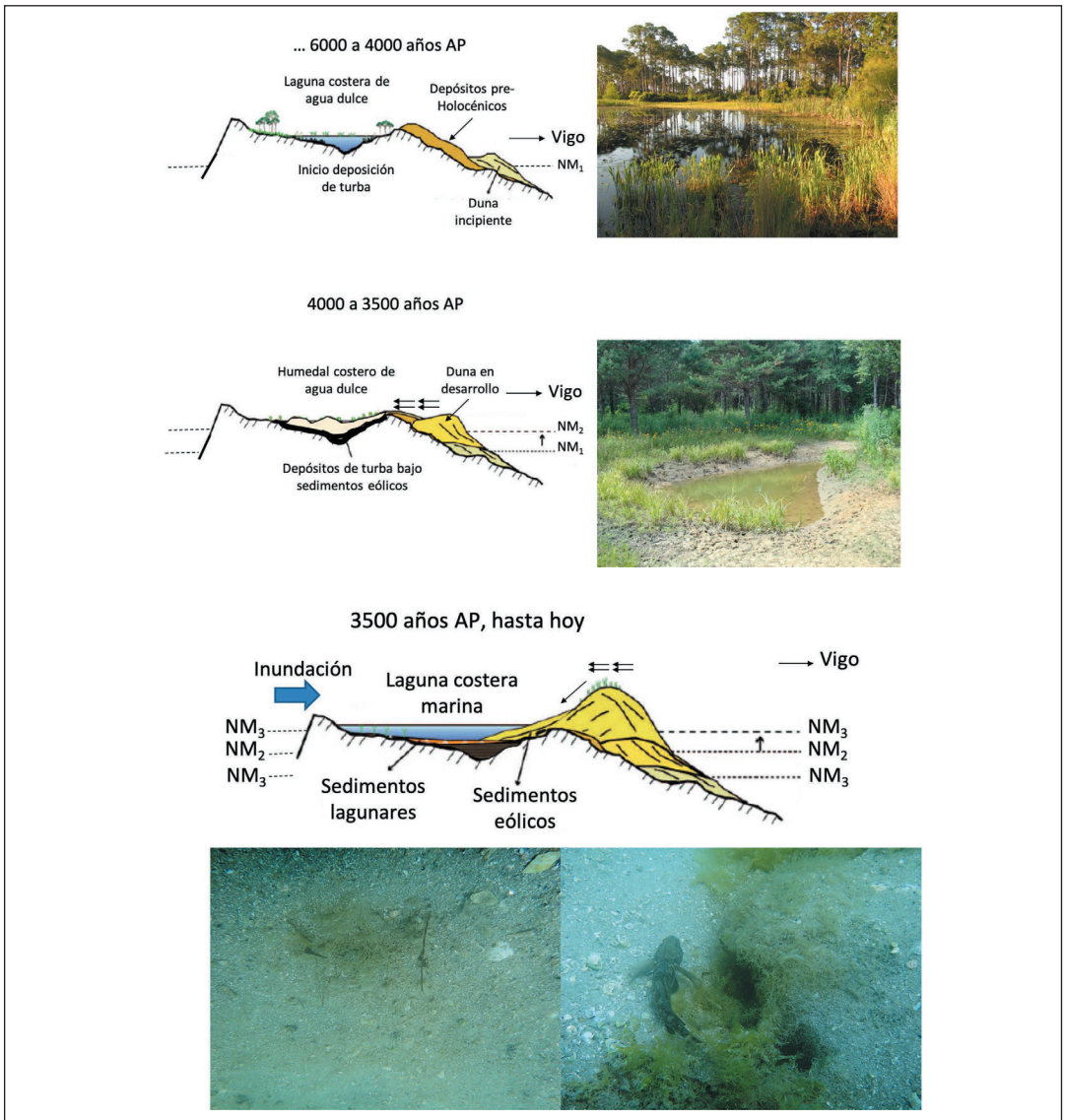


Figura 21. Recreación de los cambios de ecosistema experimentados por la laguna Dos Nenos en las Islas Cíes. Arriba: nivel del mar bajo; ecosistema lagunar de agua dulce; duna incipiente. Empieza a acumularse gran cantidad de materia orgánica iniciándose la formación de la turbera. Centro: el nivel del mar asciende; la laguna es ahora un humedal costero. La duna progresa y empieza a colmar la laguna de sedimentos eólicos que se superponen a los depósitos de turba. Abajo: el nivel del mar ha ascendido inundando la laguna. Formación de una laguna costera de agua salada. Inicialmente con fanerógamas marinas. Actualmente, por desconexión parcial de las mareas, el sedimento de la laguna está desprovisto de fanerógamas marinas. Las fotografías superiores son recreaciones. Las inferiores son imágenes reales del fondo de la laguna obtenidas en el verano de 2016.

Figure 21. Recreation of ecosystem changes experienced by Lake Dos Nenos in the Cíes Islands. Above: low sea level; freshwater lagoon ecosystem; proto dune. A large amount of organic matter begins to accumulate, starting the formation of the peatland. Center: the sea level rises; the lagoon is now a coastal wetland. The dune progresses and begins to fill the lagoon with aeolian sediments that overlap the peat deposits. Below: sea level has risen flooding the lagoon. Formation of a coastal saltwater lagoon. Initially with marine phanerogams. Currently, by partial disconnection from tides, the sediment of the lagoon is devoid of marine phanerogams. Photographs in the top panel are recreations. The ones below are real images of the lagoon bottom obtained in the summer of 2016.

Diferencias espaciales (entre bahías y batimétricas)

Mientras que en EP la comunidad de productores está dominada principalmente por cianobacterias como la cantaxantina y la equinonona, en la bahía menos perturbada de SM las diatomeas, como diatoxantina, los clorófitos, los rodófitos y, muy probablemente, la propia fanerógama marina (luteína-zeaxantina) aparecen como dominantes. Los patrones pueden ser debidos a diferencias específicas de los usos y características de la cuenca en relación con las entradas de materia orgánica y nutrientes terrestres.

La mayor riqueza en cianobacterias de EP sería consecuencia de mayores entradas de materia orgánica y nutrientes, principalmente de origen terrestre (como muestran los elevados pesos –loadings– para el índice BIT, $\delta^{15}\text{N}$ y contenido de materia orgánica; PC2 en la Fig. 15). Una mayor descomposición microbiana de la materia orgánica en EP también explicaría el aumento del $\delta^{15}\text{N}$ en relación con SM (CRAINE *et al.* 2015). Además de la alta disponibilidad de nutrientes, las aguas de EP tienen otras condiciones físicas favorables a la proliferación de cianobacterias, como una mayor estratificación y tiempo de residencia del agua, en comparación con SM (PAERL & HUISMAN, 2008). Nuestras observaciones apoyan las de HOLMER *et al.* (2004, 2003), que describen un enriquecimiento orgánico y mayores tasas de mineralización en EP, así como una producción neta de la comunidad significativamente mayor que en SM, debido a una mayor disponibilidad de luz, menores entradas terrestres y mayores tasas de renovación del agua.

Es sabido que las comunidades de fitoplancton marino se enriquecen en cianobacterias cuando hay disponibilidad de amonio, mientras que las diatomeas proliferan en concentraciones de nitrato más altas (GLIBERT *et al.* 2014). Las cianobacterias generalmente se consideran afines al NH_4^+ por tener cinéticas de captación más elevadas para esta forma del nitrógeno (LINDELL & POST 2001). Así pues, el predominio de las cianobacterias en EP parece derivarse de una afluencia más elevada de amonio y otras formas del N, como resultado de una mayor descomposición de la materia orgánica en esta bahía (HOLMER *et al.* 2004) y/o de una mayor disponibilidad de materia orgánica disuelta.

Las mayores entradas de materia orgánica y nutrientes son una consecuencia natural de la exposición a descargas de la cuenca principal de la isla de Cabrera (RODRÍGUEZ-PEREA & SERVEIRA 1993) y del mayor tiempo de residencia del agua en EP. En conjunto, estas circunstancias favorecerían la sedimentación de partículas y una mayor contribución de la materia orgánica alóctona a los suelos de las praderas. De hecho, MAZARRASA *et al.* (2017) observaron que el carbono total en las praderas de EP era superior al de otras praderas de las Islas Baleares, incluyendo SM.

En la estación más superficial de SM (SM05; Fig. 14), la composición de pigmentos estaría mostrando una comunidad con dominio de diatomeas (diatoxantina), fanerógamas marinas, clorófitos y/o rodófitos (luteína-zeaxantina), en comparación con las estaciones más profundas. Una mayor abundancia de diatomeas en las zonas más someras se puede explicar porque estas algas se desarrollan mejor en aguas turbulentas y bien mezcladas (MABROUK *et al.* 2011), mientras que una mayor abundancia de pigmentos de fanerógamas marinas a menos profundidad podría explicarse por una mayor disponibilidad de luz y, por lo tanto, mayores tasas de fotosíntesis y de producción (ALCOVERRO *et al.* 2001).

COMENTARIOS FINALES

El proyecto PALEOPARK nos ha permitido explorar y poner a punto una gran cantidad de *proxies* no empleados o escasamente estudiados con anterioridad en registros sedimentarios de praderas de fanerógamas marinas (pigmentos, polen, FTIR, XRF, TEX_{86} y BIT, entre otros). Hemos confirmado la bondad y necesidad de aplicar una aproximación *multi-proxy* para abordar las reconstrucciones paleoambientales realizadas. El uso de varios *proxies* que proporcionan información parcial o ampliamente redundante, permite proponer escenarios pasados y futuros con un alto grado de plausibilidad.

Ha quedado claro que los ecosistemas estudiados en ambos parques nacionales han experimentado cambios de moderados a radicales

durante los últimos milenios. Los estudios realizados han permitido conocer las dinámicas de estos ecosistemas costeros a larga escala temporal y las posibles causas de estos cambios.

En el PNMTAC se ha mostrado cómo las praderas de *P. oceanica* de la bahía de Santa María no han sufrido cambios importantes en los últimos 2000 años y que los ligeros cambios que se observan vienen determinados por la irradiación solar. En la bahía de Es Port, mucho más vulnerable por los cambios que se han producido en su cuenca terrestre, se observa que la salud de la pradera es buena, pero que su resiliencia podría estar comprometida desde hace 300 años AP, manteniendo una tendencia al descenso en su productividad general hacia el presente.

En el PNMTIAG se ha observado que el ecosistema de la laguna es un ecosistema muy cambiante, que ha sufrido cambios drásticos durante los últimos 6000 años, como consecuencia de los cambios climáticos y las perturbaciones humanas ocurridos en la zona. El último, no deseable, aunque no irreversible, se debe a que la comunicación de la laguna con el mar está parcialmente interrumpida desde la construcción del dique/pasarela a poniente, favoreciendo su colmatación y la acumulación de nutrientes del camping que hay en las Islas Cíes. La recuperación del ecosistema marino de la laguna pasará por una reducción de la entrada de nutrientes y por aumentar su tasa de renovación de agua, mejorando la comunicación con las aguas del mar adyacente.

PALEOPARK ha respondido a las preguntas esenciales y puede contribuir a mejorar la gestión basada en el conocimiento científico de los parques nacionales marítimo-terrestres de España: ¿Cuál es el estado normal de sus ecosistemas? ¿Cómo eran esos estados en épocas anteriores? ¿Cuál ha sido su trayectoria a lo largo de periodos relevantes para la dinámica de un

ecosistema? ¿Cuáles son los principales factores que han gobernado esa trayectoria? y ¿Cuál será su posible evolución en el futuro?

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a toda la familia que gestiona el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia, José Antonio Fernández Bouzas (Peppín), Vicente Piorno, los Vigilantes y Guardas del parque, y la tripulación del Cabalo de Cíes, su cálida acogida y total disposición para ayudar al equipo de PALEOPARK a realizar sus tareas de campo en el lago Dos Nenos. Hicieron que nuestra estancia en las Cíes fuera a la vez productiva y grata.

El Dr. Blas Valero, del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), facilitó el equipo de sondeo empleado en el lago.

María Santiso y Xose Luís Otero prestaron apoyo técnico desde la Universidad de Santiago de Compostela.

Francisco Romero (Igeotest-Marina/Romero Oleohidráulica), y su equipo, fueron responsables de la apuesta a punto y la eficaz ejecución de las operaciones de sondeo pesadas, decisivas para la obtención de los sondeos largos de Cabrera.

Pere Buhigas y su equipo, de RTVE, realizaron un magnífico reportaje de la campaña de muestreo en Cabrera para el programa Lab24, contribuyendo eficazmente a la divulgación de los objetivos del proyecto y de la importancia de las praderas marinas y los parques nacionales.

Desde el OAPN se prestó ayuda constante y eficaz para facilitar el desarrollo de las múltiples y complejas tareas que se han requerido en este proyecto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AITCHISON, J. 1986. *The Statistical Analysis of Compositional Data*. London: Chapman & Hall, Ltd.
- ALCOVER, J. A., BALLESTEROS, E., & FORNÓS J. J. 1993. *Historia Natural del Archipiélago de Cabrera*. Palma de Mallorca: Editorial Moll - CSIC. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, 2.
- ALCOVERRO, T., CERBIAN, E. & BALLESTEROS, E. 2001. The photosynthetic capacity of the seagrass *Posidonia oceanica*: influence of nitrogen and light. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 107-120.
- ARMSTRONG, M. & KUDELA, R. 2006. Evaluation of California isolates of *Lingulodinium polyedrum* for the production of yessotoxin. *African Journal of Marine Science* 28.
- AGAWIN, N. S. R., FERRIOL, P., SINTES, E. & MOYÀ, G. 2017. Temporal and spatial variability of in situ nitrogen fixation activities associated with the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* meadows. *Limnology and Oceanography*, 62(6), 2575-2592. <https://doi.org/10.1002/lno.10591>
- BALLESTEROS, E. & ZABALA, M. 1993. El bentos: El marc físic. En: J. A. Alcover, E. Ballesteros, & J. J. Fornós (eds.) *Història Natural de l'arxipèlag de Cabrera*. pp. 663-685. Madrid. Moll. Monogr. Soc. Hist. Nat. Balears 2.
- BENNION, H. & BATTARBEE, R., 2007. The European Union Water Framework Directive: opportunities for palaeolimnology. *Journal of Paleolimnology* 38: 285-295.
- BLAAUW, M. & CHRISTEN, J. 2011. Flexible Paleoclimate Age-Depth Models Using an Autoregressive Gamma Process. *Bayesian Analysis* 6: 457-474.
- BOUDOURESQUE, C.-F. & MEINESZ, A. 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cahier Parc National de Port-Cros, Hyères*, pp. 1-79.
- CASAZZA, G. & MAZELLA, L. 2002. Photosynthetic pigment composition of marine angiosperms: Preliminary characterization of Mediterranean seagrasses. *Bulletin of Marine Science* 71: 1171-1181.
- CRAINE, J. M., BROOKSHIRE, E. N. J., CRAMER, M. D., HASSELQUIST, N. J., KOKA, K., MARIN-SPIOTTA, E. & WANG, L. 2015. Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. *Plant and Soil* 396: 1-26.
- GLIBERT, P., WILKERSON, F., DUGDALE, R., PARKER, A., ALEXANDER, J., BLASER, S. & MURASKO, S. 2014. Phytoplankton communities from San Francisco Bay Delta respond differently to oxidized and reduced nitrogen substrates - even under conditions that would otherwise suggest nitrogen sufficiency. *Frontiers in Marine Science*: 1: 1-16.
- HANNACH, G. & SIGLEO, A. 1998. Photoinduction of UV-absorbing compounds in six species of marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 174: 207-222.
- COSTAS S., SOBRINO C. M., ALEJO I. & PÉREZ-ARLUCEA M. 2009 Holocene evolution of a rock-bounded barrier-lagoon system, Cíes Islands, northwest Iberia. *Earth Surface Processes and Land Form* 34: 1575-1586.
- ESTEBAN, R., MARTÍNEZ, B., FERNÁNDEZ-MARÍN, B., BECERRIL, J. M. & GARCÍA-PLAZAOLA, J. I. 2009. Carotenoid composition in Rhodophyta: insights into xanthophyll regulation in *Corallina elongata*. *European Journal of Phycology* 44: 221-230.
- FILZMOSE, P., HRON, K., & REIMANN, C. 2010. The bivariate statistical analysis of environmental (compositional) data. *Science of The Total Environment*, 408: 4230-4238.
- FOURQUREAN, J. W., DUARTE, C. M., KENNEDY, H., MARBÀ, N., HOLMER, M., MATEO, M. A., APOSTOLAKI, E. T., KENDRICK, G.A., KRAUSE-JENSEN, D., MCGLATHERY, K.J. & SERRANO, O. 2012. *Nature* Geosciences 5: 505-509.
- FRANKOVICH, T., GAISER, E., ZIEMAN, J. & WACHNICKA, A. 2006. Spatial and temporal distributions of epiphytic diatoms growing on *Thalassia testudinum* Banks ex König: relationships to water quality. *Hydrobiologia* 569: 259-271.
- HOLMER, M., DUARTE, C., BOSCHKER, H. & BARRÓN, C. 2004. Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquatic Microbial Ecology* 36: 227-237.
- HOLMER, M., DUARTE, C. M., & MARBÀ, N. 2003. Sulfur cycling and seagrass (*Posidonia oceanica*) status in carbonate sediments. *Biogeochemistry*, 66(3), 223-239. <https://doi.org/10.1023/B:BIOG.0000005326.35071.51>
- HOLMER, M., DUARTE, C. M. & MARBÀ, N. 2005. Iron additions reduce sulfate reduction rates and improve seagrass growth on organic-enriched carbonate sediments. *Ecosystems* 8: 721-730.
- KENNEDY H, BEGGINS J., DUARTE, C. M., FOURQUREAN, J. W., HOLMER, M., MARBÀ, N. & MIDDELBURG, J. J. 2010. Seagrass sediments as a global carbon sink: isotope constraints. *Global Biogeochemical Cycles* 24: 4026.
- KOBASHI, T., GOTO-AZUMA, K., BOX, J., GAO, C. & NAKAEGAWA, T. 2013. Causes of Greenland temperature variability over the past 4000 yr: implications for northern hemispheric temperature changes. *Climate of the Past* 9: 2299-2317.
- LAIVALE, M. & JACQUES, N. 2011. Relationships between pigment ratios and growth irradiance in 11 marine phytoplankton species. *Marine Ecology Progress Series* 425: 63-77.
- LEROY, S. A. G., LAHIJANI, H. A. K., REYSS, J.-L., CHALIÉ, F., HAGHANI, S., SHAH-HOSSEINI, M., ... & MAKHLUGH, A. 2013. A two-step expansion of the dinocyst *Lingulodinium machaerophorum* in the Caspian Sea: the role of changing environment. *Quaternary Science Reviews* 77: 31-45.

- LINDELL, D. & POST, A. F. 2001. Ecological aspects of ntcA gene expression and its use as an indicator of the nitrogen status of marine *Synechococcus* spp. applied and environmental microbiology 67: 3340-3349.
- LÓPEZ-MERINO, L., COLÁS-RUIZ, N. R., ADAME, M. F., SERRANO, O., MARTÍNEZ-CORTIZAS, A. & MATEO, M. A. 2017. A six thousand-year record of climate and land-use change from Mediterranean seagrass mats. Journal of Ecology 105: 1267-1278.
- LEAVITT, P. R. & HODGSON, D. A. 2001. Sedimentary pigments. En: J. P. Smol, H. J. B. Birks, W. M. Last (eds.) Developments in paleoenvironmental research, Vol 3. Tracking environmental changes using lake sediments: terrestrial algal and siliceous indicators. pp. 295-325. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- LO IACONO, C., MATEO, M. A., GRACIA, E., GUASCH, L., CARBONELL, C., SERRANO, L., SERRANO, O. & DANOBEITIA, J. J. 2008. Very high-resolution seismo-acoustic imaging of seagrass meadows Mediterranean Sea: implications for carbon sink estimates. Geophysical Research Letters 35.
- LÓPEZ-SÁEZ, J. A., LÓPEZ-MERINO, L., MATEO, M. A., SERRANO, Ó., PÉREZ-DÍAZ, S. & SERRANO, L. 2009. Palaeoecological potential of the marine organic deposits of *Posidonia oceanica*: a case study in the NE Iberian Peninsula. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271: 215-224.
- MABROUK, L., HAMZA, A., BRAHIM, M. B. & BRADAI, M.-N. 2011. Temporal and depth distribution of microepiphytes on *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves in a meadow off Tunisia. Marine Ecology 32: 148-161.
- MARBÀ, N., DUARTE, C. M., HOLMER, M., MARTÍNEZ, R., BASTERRETXEA, G., ORFILA, A., ... & TINTORÉ, J. 2002. Effectiveness of protection of seagrass (*Posidonia oceanica*) populations in Cabrera National Park (Spain). Environmental Conservation 29: 509-518.
- MATEO, M. A., RENOM, P., JULIÀ, R., ROMERO, J. & MICHENER, R. 2002. An unexplored sedimentary record for the study of environmental change in Mediterranean environments: *Posidonia oceanica* (L.) Delile peats. En: The Study of Environmental Change Using Isotope Techniques. IAEA C&S Papers Series, 16P: 163-173.
- MATEO, M. A., ROMERO, J., PÉREZ, M., LITTLER, M. M. & LITTLER, D. S. 1997. Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Estuarine Coastal and Shelf Science 44: 103-110.
- MAZARRASA, I., MARBÀ, N., GARCIA-ORELLANA, J., MASQUÉ, P., ARIAS-ORTIZ, A. & DUARTE, C. 2017. Dynamics of carbon sources supporting burial in seagrass sediments under increasing anthropogenic pressure. Limnology and Oceanography: 62.
- MONCER, M., HAMZA, A., FEKI, W., MABROUK, L. & HASSEN, M. 2017. Variability patterns of epibenthic microalgae in eastern Tunisian coasts. Scientia Marina 81: 487-498.
- OLSEN, J., ANDERSON, N. J. & KNUDSEN, M. F. 2012. Variability of the North Atlantic Oscillation over the past 5,200 years. Nature Geoscience 5: 808-812.
- PAERL, H. & HUISMAN, J. 2008. Blooms like it hot. Science (New York, N.Y.) 320: 57-58.
- PALACIOS-FEST, M. R., HOMBURG, J. A., BREVIK, E. C., ORME, A. R., DAVIS, O. K., SHELLEY, S. D. 2006. Late quaternary palaeoecology of Ballona Lagoon in southern California. Ciencias Marinas 32: 485-504.
- PENNA, A., BERTOZZINI, E., BATTOCCHI, C., GALLUZZI, L., GIACOBBE, M. G., VILA, M., ... & MAGNANI, M. 2006. Monitoring of HAB species in the Mediterranean Sea through molecular methods. Journal of Plankton Research 29: 19-38.
- RANIELLO, R. & PROCACCINI, G. 2002. Ancient DNA in the seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series 227: 269-273.
- R CORE TEAM. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
- ROBERTS, N., MORENO, A., VALERO-GARCÉS, B. L., CORELLA, J. P., JONES, M., ALLCOCK, S., ... & TÜRKES, M. 2012. Palaeolimnological evidence for an east-west climate see-saw in the Mediterranean since AD 900. Global and Planetary Change 84-85: 23-34.
- RODRÍGUEZ-PEREA, A. & SERVERA, J. 1993. Geomorfología. En J. Alcover, E. Ballesteros, & J. Fornós (eds.) Història Natural de l'arxipèlag de Cabrera. pp. 33-60. Madrid: Moll. Monogr. Soc. Hist. Nat. Balears 2.
- SCHLESINGER, W. H. & BERNHARDT, E. S. 2013. Biogeochemistry: An analysis of Global Change. Elsevier, Oxford.
- SCHOUTEN, S., HOPMANS, E. C., SCHEFUSS, E. & SINNINGHE-DAMSTÉ, J. S. 2002. Distributional variations in marine crenarchaeotal membrane lipids: A new organic proxy for reconstructing ancient sea water temperatures? Earth Planetary Scientific Letters 204: 265-274.
- SCHOUTEN, S., HUGUET, C., HOPMANS, E. C., KIENHUIS, M. V. & SINNINGHE-DAMSTÉ, J. S., 2007. Analytical methodology for TEX86 paleothermometry by high-performance liquid chromatography/atmospheric pressure chemical ionization-mass spectrometry. Analytical Chemistry 79: 2940-2944.
- SERRANO, O., MATEO, M. A., RENOM, P. 2011. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. Marine Ecology Progress Series: 423: 29-38.

- SERRANO, O., MATEO, M. A., RENOM, P. & JULIÀ, R. 2012. Characterization of soils beneath a *Posidonia oceanica* meadow. *Geoderma* 185-186: 26-36.
- SIMPSON, G. L. 2018. Modelling palaeoecological time series using generalised additive models. *Frontiers in Ecology and Evolution*,6: 149.
- TOIVONEN, H. T., MANNILA, H., KORHOLA, A. & OLANDER, H. 2001. Applying Bayesian statistics to organism-based environmental reconstruction. *Ecological Applications* 11: 618-630.
- VIEIRA, L., SOLANKI, S., KRIVOVA, N. & USOSKIN, I. 2011. Evolution of the solar irradiance during the Holocene. *Astronomy and Astrophysics* 531.
- WASMUND, N., KOWNACKA, J., GÖBEL, J., JAANUS, A., JOHANSEN, M., JURGENSONE, I., ... & POWILLEIT, M. 2017. The Diatom/Dinoflagellate index as an indicator of ecosystem changes in the Baltic Sea 1. Principle and handling instruction. *Frontiers in Marine Science* 4.
- WELLS, M. L., TRAINER, V. L., SMAYDA, T. J., KARLSON, B. S. O., TRICK, C. G., KUDELA, R. M., ... & COCHLAN, W. P. 2015. Harmful algal blooms and climate change: Learning from the past and present to forecast the future. *Harmful Algae* 49: 68-93.
- WILLIS, K. J. & BIRKS, H. J. B. 2006. What Is Natural? The Need for a Long-Term Perspective in Biodiversity Conservation. *Science*. 314: 1261-1265.
- WOOD, S. N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association* 99: 673-686.
- WOOD, S. N. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd ed.). Chapman and Hall/CRC.