

# Efectos del cambio climático en los ecosistemas forestales: integrando inventarios y modelos

R. García-Valdés<sup>1</sup>, I. Morales-Castilla<sup>2,3,4</sup>

(1) Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF) y Departamento de Biología Animal, de Biología Vegetal y de Ecología. Universidad Autónoma de Barcelona, Campus de Bellaterra. 08193, Cerdanyola del Vallès, España.

(2) Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 26 Oxford St, Cambridge, MA 02138, Estados Unidos.

(3) Department of Biology, McGill University, 1205 ave Docteur Penfield, Montreal, QC, H3A 1B1, Canada.

(4) Quebec Center for Biodiversity Science, Montreal, QC, Canada.

\* Autor de correspondencia: R. García-Valdés [[raul.garcia.valdes@uab.cat](mailto:raul.garcia.valdes@uab.cat)].

> Recibido el 12 de mayo de 2016 - Aceptado el 01 de agosto de 2016

**García-Valdés, R., Morales-Castilla, I. 2016. Efectos del cambio climático en los ecosistemas forestales: integrando inventarios y modelos. *Ecosistemas* 25(3): 51-59. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.06**

Los bosques representan uno de los tipos ecosistemas terrestres más importantes, tanto por la biodiversidad que albergan como por los servicios ecosistémicos que proporcionan. Por eso es necesario estudiar y anticipar las amenazas que existen sobre ellos. El cambio climático es una de las mayores amenazas sobre estos ecosistemas y es preciso investigar cuáles serán sus efectos en el futuro. La creciente disponibilidad de datos (p.ej. los inventarios forestales), y un aumento de la capacidad analítica (p.ej. mediante nuevas metodologías de análisis numérico y una mayor capacidad computacional), están permitiendo mejoras sustanciales en las predicciones de los efectos del cambio climático sobre los bosques. En este trabajo se revisan algunas herramientas de modelización, usadas en combinación con datos provenientes de inventarios forestales, para predecir los efectos del cambio climático en la distribución y funcionamiento de distintas especies de árboles. Prestando una especial atención a los estudios que han utilizado el inventario forestal nacional español. Asimismo, discutimos cuales son los avances más relevantes derivados del uso de estas herramientas y que oportunidades, y retos, existen en el futuro de la modelización de los impactos del cambio climático en los bosques.

**Palabras clave:** Inventarios forestales nacionales, modelos de distribución de especies, modelos de metapoblaciones, modelos de sucesión forestal, modelos ecofisiológicos de crecimiento, península ibérica.

**García-Valdés, R., Morales-Castilla, I. 2016. Effects of climate change on forest ecosystems: integrating inventories and models. *Ecosistemas* 25(3): 51-59. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.06**

Forests represent one of the most important terrestrial ecosystems, given the high biodiversity they harbour and the number of ecosystem services they provide. Thus, it is necessary to study and forecast the existing threats that endanger them. Climate change is one of the biggest threats over such ecosystems, and as such estimation of its future impacts is urged. The increased availability of data (e.g. national forest inventories), together with an increase of the analytical capacities (e.g. novel and sophisticated mathematical modelling tools and increased computational power), are allowing substantial improvement in our predictions of climate change effects on forests. Here we review examples of the some modelling tools that have been used in combination with forest inventories to predict the effects of climate change on tree species distribution and functioning. With a particular focus on examples using the Spanish Forest Inventory. Further, we discuss the most relevant advancements and identify opportunities, and challenges, to be taken into account in upcoming attempts to model climate change impacts on forest ecosystems.

**Key words:** Ecophysiological growth models, forest national inventories, forest succession models, Iberian Peninsula, metapopulation models, species distribution models.

## Los bosques y el cambio climático

Los bosques proporcionan multitud de servicios ecosistémicos, entre los que destacan la absorción de carbono atmosférico (Sohngen y Mendelsohn 2003), la producción de madera (Barreto et al. 1998), la retención de suelos (Johnson 1992) y el control del clima (Kittredge 1948). Los bosques albergan, igualmente, entre el 50% y el 90% de todas las especies terrestres de animales y plantas (MEA 2005), y cumplen un papel fundamental como refugio

de fauna, incluyendo aquella que está en peligro y es objeto de conservación (p.ej. Myers et al. 2000). En Europa, los bosques ocupan más del 25% del territorio (Brus et al. 2012), acumulan un valor socioeconómico de c. 818 millones de €/año de servicios comercializados, y absorben cerca del 10% de las emisiones de gases de efecto invernadero generados en la región (datos para 2010; Kumar 2010). De los 177.7 millones de ha de superficie forestal de la Unión Europea, 27.7 millones de ha se encuentran en España, siendo el segundo país con mayor superficie forestal

de Europa (SECF 2010). Los bosques de la Península Ibérica se encuentran, asimismo, entre los más diversos en especies a nivel europeo (Myers et al. 2000) debido, entre otros, a su alta heterogeneidad ambiental (Costa et al. 1997), a la gestión a la que se han visto sometidos históricamente (Urbieta et al. 2008), y a que esta región sirvió como refugio a numerosas especies vegetales durante el último máximo glacial (Carrión et al. 2003). Más allá de los beneficios cuantificables, los bosques proporcionan servicios ecosistémicos intangibles, como aquellos de tipo cultural, de los que se derivan beneficios psicológicos y recreativos para la población humana (MEA 2005).

El cambio climático representa una importante amenaza para los bosques europeos en general (Lindner et al. 2010), y para los españoles en particular (Valladares 2008). Esta amenaza de escala global cambia las condiciones ambientales locales, lo que afecta al funcionamiento de las especies arbóreas, alterando, por ejemplo, su fisiología (Saxe et al. 2002; Morin et al. 2010), su demografía (Hansen et al. 2001; Benavides et al. 2013), y en última instancia, su distribución geográfica (Peñuelas et al. 2007; Lenoir et al. 2008; Urli et al. 2013). La modificación de su distribución podría, en ciertos casos, permitir a algunas especies de árboles “escapar” del cambio climático en busca de condiciones ambientales más propicias, aunque en los árboles esta posibilidad se ve comprometida por sus largos ciclos de vida y su limitada capacidad de dispersión (Jump y Peñuelas 2005; Jump et al. 2006). Es previsible, por tanto, que el cambio climático induzca cambios en la composición de las comunidades forestales y altere el funcionamiento mismo de los bosques (Kumar 2010). Por último, en las proyecciones de clima futuro para la Península Ibérica se prevé cambios severos en el régimen de precipitaciones (Trigo et al. 2004) y temperaturas (Giorgi y Lionello 2008), lo que convierte a esta región en una zona de interés prioritario ante la amenaza del cambio climático (Costa et al. 1997; Valladares 2004).

A lo largo de las últimas décadas, y con objeto de cuantificar algunos servicios ecosistémicos asociados a los bosques (p.ej. provisión de madera), se ha documentado la distribución y el estado de las especies arbóreas más comunes en inventarios forestales de escala nacional. En España, el Inventario Forestal Nacional (IFN) representa una base de datos de excelente calidad, por la cantidad y el nivel de detalle, de la información que contiene. La segunda (IFN2) y tercera (IFN3) edición del IFN (Villaescusa y Diaz 1998; Villanueva 2005) contienen información de más de 90 000 parcelas distribuidas lo largo de la mayoría de los bosques españoles y muestreadas sobre una cuadrícula de 1 × 1 km (ver Fig. 1). Igualmente, más de 46 000 de estas parcelas son permanentes y fueron muestreadas tanto en el IFN2 como en el IFN3, haciendo posible estudiar los cambios ocurridos entre las dos ediciones del inventario. En ambos inventarios, y para cada parcela y especie arbórea, se registraron la localización y tamaño de cada individuo adulto, así como la abundancia aproximada de individuos jóvenes. Los inventarios contienen también, para cada una de las parcelas, información sobre la abundancia de especies de matorral y algunos datos ambientales. Su amplia extensión, y su elevada resolución espacial, convierten al IFN en una fuente de datos extremadamente valiosa para la estimación de los cambios que se van a producir en los bosques de España en el futuro.

## Métodos para predecir los efectos del cambio climático en la distribución y funcionamiento de las especies arbóreas

Entre los efectos perniciosos del cambio climático sobre los bosques destacan su capacidad de modificar la distribución geográfica y el funcionamiento de las especies arbóreas. Por ello es preciso desarrollar herramientas que permitan predecir la magnitud de dichos impactos en el futuro. La aplicación de enfoques experimentales en árboles es muy limitada debido a sus largos ciclos de vida y maduración, por ello, la modelización matemática es imprescindible para estudiar, y entender, las respuestas de los bosques a esta dimensión del cambio global.

## Una primera aproximación: los modelos de distribución de especies

Los Modelos de Distribución de Especies (MDE) representan la aproximación más sencilla al estudio de los efectos del cambio climático en la distribución de especies, y tal vez esa sencillez sea la que explique su éxito y amplia utilización por la comunidad científica (Araujo y Peterson 2012). Estos modelos relacionan estadísticamente (p.ej. mediante modelos de regresión, de clasificación o de aprendizaje automatizado) los registros de presencia y/o ausencia de una especie en un área determinada con distintas variables abióticas, generalmente climáticas (p.ej. temperatura, precipitación u horas de radiación solar), en esas zonas (Guisan y Zimmermann 2000). La relación estadística obtenida se puede extrapolar a otros contextos espaciales o temporales, por ejemplo, al contexto climático previsto para el futuro (mediante p.ej. modelos de circulación global; ver Pachauri et al. 2014). Esto permite predecir las zonas que serán óptimas para cada especie en un contexto de cambio climático (Araújo y New 2007) (Tabla 1 y Fig. 2).

Como ejemplo de aplicación de un MDE en la Península Ibérica, cabe citar el trabajo de Benito Garzón et al. (2008), donde se utilizaron el mapa forestal español (Ruiz de la Torre 2001) y el mapa forestal portugués (Inventario Florestal Nacional 2001, [www.icnf.pt/portal/florestas/ifn](http://www.icnf.pt/portal/florestas/ifn)) para calibrar un MDE mediante algoritmos de aprendizaje automatizado. Esto permitió proyectar la distribución potencial de algunas de las especies arbóreas más comunes en la región, tales como *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* o *Quercus pyrenaica*, para el clima actual, y para el previsto para el año 2080. Los autores concluyeron que el cambio climático puede llegar a tener un impacto dramático en la distribución potencial de algunas especies arbóreas en esta región, llegando a disminuciones de entre el 73% y el 100% en el área de distribución potencial para finales de siglo.

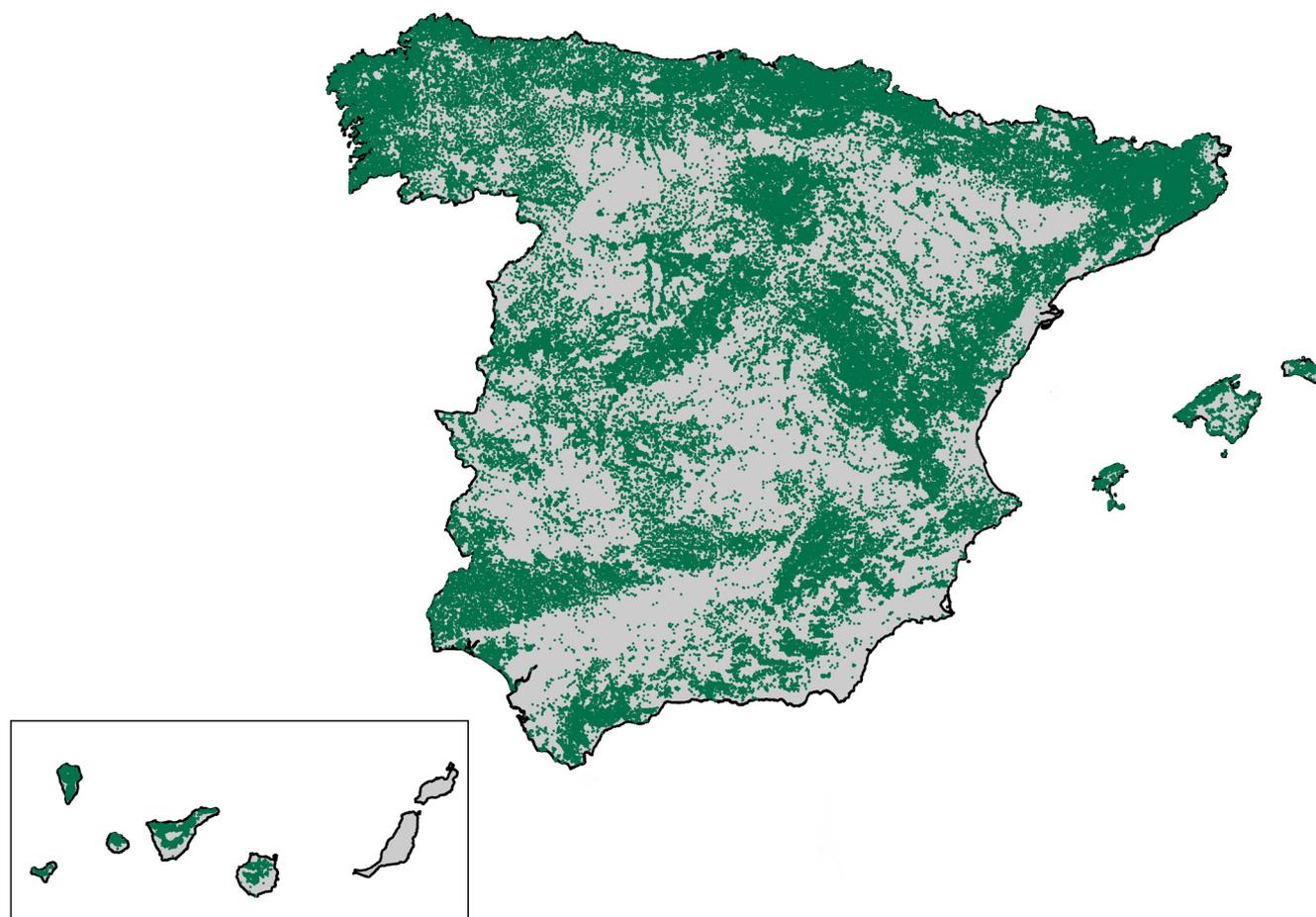
Los MDE simplifican los factores causales que inciden sobre la distribución geográfica de las especies, centrándose habitualmente en factores climáticos. No obstante, la distribución geográfica de las especies es el resultado de un conjunto más complejo de procesos demográficos y fisiológicos (Watt 1947; Levin 1992), de la interacción de estos con el ambiente y con otras especies (Pearson y Dawson 2003), y de factores históricos (Urbieta et al. 2008; Carrión et al. 2010). Por lo tanto, aparte de la dimensión climática existen dimensiones adicionales que permiten explicar por qué algunas especies no ocupan áreas que les serían ambientalmente propicias, o por el contrario, por qué hay especies capaces de sobrevivir en condiciones ambientales que les son desfavorables (Soberón 2007). Otras dimensiones adicionales serían, en primer lugar, la capacidad de movimiento o dispersión de los organismos, reflejada por procesos como su capacidad migratoria o de colonización (Jackson y Sax 2010). En segundo lugar, las interacciones entre especies (p.ej. competencia, facilitación, parasitismo, etc.) (p.ej. Ruiz-Benito et al. 2013). Y finalmente, los mecanismos genéticos como la plasticidad fenotípica y la capacidad adaptativa, y que pueden favorecer la adaptación de una especie a nuevas condiciones ambientales (Nicotra et al. 2010; Valladares et al. 2014).

El papel de estas dimensiones adicionales (p.ej. dispersión, interacciones bióticas o plasticidad fenotípica) como limitante de la capacidad de ocupar áreas geográficas propicias, impone limitaciones al uso de los MDE. Además, este tipo de modelos asumen que las especies se distribuyen alcanzando sus límites de tolerancia climáticos, o dicho de otro modo, que las especies ocupan la totalidad de sus nichos climáticos (Araújo y Pearson 2005; Svenning y Sandel 2013). Se sabe, no obstante, que muchas especies se encuentran lejos de este equilibrio climático, debido a las interacciones con otras especies, o bien, a los obstáculos que han sufrido estas especies a lo largo de la historia para dispersarse hasta todos los lugares que les son climáticamente adecuados (p.ej. Svenning y Skov 2004). Por todo esto, para obtener una predicción fiable de los impactos del cambio climático en los

**Tabla 1.** Resumen, y principales características, de los distintos tipos de modelos revisados en este trabajo, y utilizados para predecir y evaluar los efectos del cambio climático sobre ecosistemas forestales.

**Table 1.** Summary, and main characteristics, of the different types of models reviewed in this work, and used to predict and evaluate the effects of climate change on forest ecosystems.

Tipo de modelo	MDE	MEC	MSF	MM
<b>Tipo de datos</b>	Presencias y/o ausencias de resolución media (pixel)	Demografía y fisiología	Demografía y fisiología	Presencias y ausencias a resolución alta (tesela) en distintos momentos temporales
<b>Disponibilidad de datos</b>	Alta	Baja	Baja	Media
<b>Número de parámetros</b>	Bajo	Alto	Alto	Medio
<b>Complejidad</b>	Baja	Alta	Alta	Media
<b>Capacidad de calibración</b>	Alta	Baja	Baja	Media
<b>Procesos ecológicos</b>	Relaciones entre distribución y factores abióticos	Procesos ecofisiológicos en relación a factores abióticos.	Procesos ecofisiológicos en relación a factores abióticos en interacciones intra- e inter-específicas.	Procesos demográficos en relación a factores abióticos y espaciales.
<b>Procesos evolutivos</b>	Si	No	No	No
<b>Escala de aplicación</b>	Local y global	Local	Local	Local y regional
<b>Referencias en el texto</b>	Morales-Castilla et al. (2015), Boulangeat et al. (2012), Araujo y Peterson (2012), Benito Garzón et al. (2011), Grenouillet et al. (2011), Benito Garzón et al. (2008), Araujo y New (2007)	Nadal-Sala et al. (2013), Gracia et al. (2004), Gracia et al. (1999)	García-Callejas et al. (2016), Morin et al. (2009), Rasche et al. (2012), Bugmann (2001), Bugmann (1994), Pacala et al. (1993), Botkin et al. (1972)	García-Valdés et al. (2015b), García-Valdés et al. (2013), Etienne et al. (2004), Ovaskainen y Hanski (2004), Hanski (1991), Levins (1969)



**Figura 1.** Mapa de la localización de las parcelas de muestreo contenidas en la tercera edición del IFN español. Cada parcela está indicada con un punto verde en el mapa y como puede observarse, la cobertura comprende la práctica totalidad del territorio español.

**Figure 1.** Map of the location of the sampling plots contained in the third edition of the Spanish IFN. Each plot is indicated with a green dot on the map, and as it can be seen, they cover practically the totality of the Spanish territory.

bosques es conveniente descartar, *a priori*, que las distribuciones de las especies de árboles estén en equilibrio con el clima (Iverson y Prasad 1998).

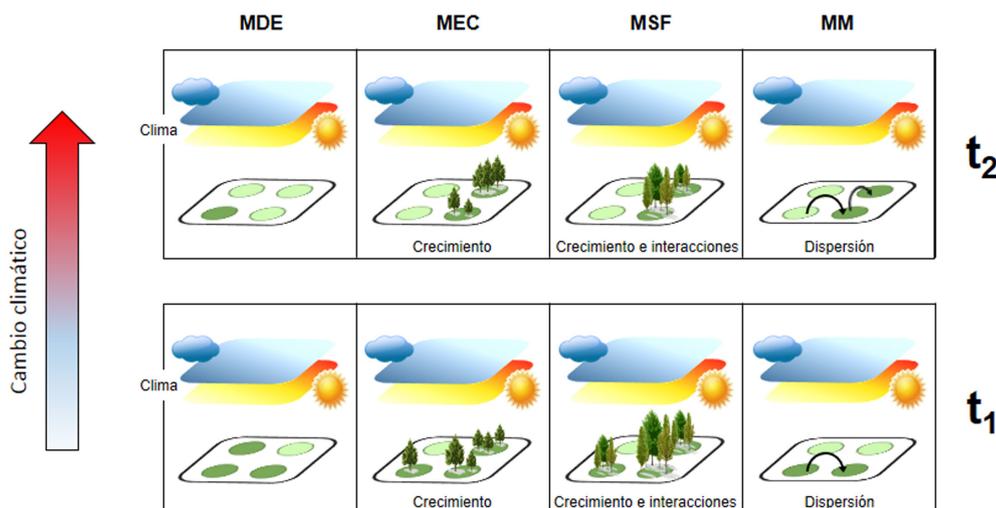
### Profundizando en las relaciones distribución-clima: modelos ecofisiológicos de crecimiento

Una alternativa a los MDE consiste en profundizar en los mecanismos que generan las relaciones observadas entre distribución y clima, modelizando directamente los complejos procesos que determinan las respuestas, de cada una de las especies, al clima. Los modelos ecofisiológicos de crecimiento (MEC) son modelos que estudian las respuestas de cada especie arbórea al ambiente, a través de distintas funciones del ecosistema (p.ej. crecimiento, absorción de agua y nutrientes, productividad vegetal, etc.), las interacciones entre estas funciones, y entre estas funciones y los componentes del ambiente (p.ej. el clima). Un ejemplo de este tipo de modelos en el contexto de los bosques españoles lo proporciona GOTILWA+ (del inglés "Growth Of Trees Is Limited by Water", <http://www.creaf.uab.cat/gotilwa/>) (Gracia et al. 1999; Gracia et al. 2004). Éste es un MEC capaz de simular el crecimiento de masas forestales en base a mecanismos como la fotosíntesis, la conductancia estomática, la respiración autotrófica y heterotrófica, y sus interacciones con el clima, el suelo y la gestión forestal (ver **Tabla 1** y **Fig. 2**). Los resultados del modelo GOTILWA+, obtenidos usando datos del IFN2 y el IFN3, y distintos escenarios de cambio climático, predicen un efecto positivo del cambio climático sobre la productividad primaria de los bosques españoles durante la primera mitad del siglo XXI (debido al incremento de CO<sub>2</sub> atmosférico), y un descenso de productividad hacia la segunda mitad del siglo (debido a la mayor influencia de la evapotranspiración y las sequías, que producirían un aumento de las tasas de decaimiento y mortalidad) (Nadal-Sala et al. 2013). Una limitación importante de este modelo, es que solo puede simular masas forestales mono-específicas, dejando fuera las interacciones entre especies y limitando su aplicación para la predicción de los efectos del cambio climático en los bosques. Aun así, los resultados de este tipo de modelos son de gran relevancia para profundizar en nuestro entendimiento de los factores causales de las respuestas de los ecosistemas forestales a los cambios ambientales.

### Incluyendo interacciones bióticas: los modelos de sucesión forestal

La competencia es uno de los procesos fundamentales en la regulación de la distribución de especies, especialmente a escalas locales (Tilman 1982). De hecho, se ha demostrado que tener en cuenta las interacciones entre especies puede mejorar la capacidad predictiva de los MDE (Leathwick y Austin 2001; Araújo y Luoto 2007; Heikkinen et al. 2007; Bateman et al. 2012). Asimismo, las interacciones bióticas juegan un cierto papel, aunque menor que el de la dispersión y el clima, en determinar la probabilidad de colonización y extinción local de las especies arbóreas de la Península Ibérica (García-Valdés et al. 2015a). No obstante, las interacciones inter-específicas suelen ser ignoradas en las predicciones de los efectos del cambio climático sobre la distribución de especies, especialmente a escalas espaciales amplias (Pearson y Dawson 2003).

A escalas espaciales más pequeñas sí suelen considerarse estas interacciones a la hora de modelizar el funcionamiento de los bosques, mediante, por ejemplo, los modelos de sucesión forestal (MSF; también llamados modelos GAP; ver p.ej. Larocque et al. 2016). Estos modelos consideran factores bióticos (interacciones intra- e inter-específicas) y abióticos (clima, características del suelo, etc.) como variables predictivas para determinar distintos procesos demográficos (p.ej. crecimiento, regeneración y mortalidad) de cada árbol en una parcela determinada. Este tipo de modelos puede simular distintas funciones y características de un bosque, como son su biomasa, composición de especies y productividad (p.ej. Bugmann 1994) (ver **Tabla 1** y **Fig. 2**). Los MSF comparten una serie de asunciones generales: (1) el bosque se simula como un conjunto de pequeñas porciones (parcelas) que pueden encontrarse en momentos distintos de la sucesión, (2) la posición de cada árbol dentro de cada parcela no es tenida en cuenta, (3) la copa de los árboles es considerada como una fina capa que ocupa toda la parcela y que ejerce sombra sobre todos los árboles que están debajo y (4) cada parcela es independiente de las que la rodean. Algunos de los MSF más importantes son el modelo JABOWA (Botkin et al. 1972), considerado el primer MSF y precursor de los demás (Bugmann 2001), y que incorpora factores como el crecimiento, la mortalidad y la regeneración a través de variables como la temperatura y la precipitación; el modelo SORTIE (Pacala et al. 1993), que demostró



**Figura 2.** Esquema de los distintos tipos de modelos revisados en este trabajo: modelos de distribución de especies (MDE), modelos ecofisiológicos de crecimiento (MEC), modelos de sucesión forestal (MSF) y modelos dinámicos de metapoblaciones (MM). Los modelos establecen relaciones estadísticas entre distintos factores abióticos (p.ej. variables climáticas) y los datos de distribución, de eventos de colonización y extinción local o de dinámicas demográficas (p.ej. crecimiento), respectivamente. La figura muestra dos periodos temporales  $t_1$  y  $t_2$ , en los que se dan cambios de distribución o demográficos.

**Figure 2.** Schematic figure of the different of model types reviewed in this paper: species distribution models (SDMs), ecophysiological growth models (EGMs), forest succession models (FSMs) and dynamic metapopulation models (MM). These models establish statistical relationships between different abiotic factors (e.g. climatic variables) and distribution data, events of local colonization and extinction, or demographic dynamics (eg growth). The figure shows two time periods,  $t_1$  and  $t_2$ , in which distributional or demographic changes occur.

que los MSF podían ser parametrizados empíricamente e incluía factores como el reclutamiento, el crecimiento, la dispersión y la mortalidad; y el modelo FORCLIM (Bugmann 1994) que supuso una simplificación respecto a los modelos derivados de JABOWA y un importante desarrollo de las respuestas funcionales a las variables ambientales. Para una revisión completa de los MSF leer Larocque et al. (2016) y Bugmann (2001).

Existen ejemplos de aplicación de los MSF en el que se utilizó el inventario forestal suizo en combinación con FORCLIM para predecir cambios en la productividad de los bosques producido por el cambio climático (Rasche et al. 2012). Sus resultados prevén que, mientras los bosques alpinos y subalpinos dominados por especies de pinos y abetos (p.ej. *Pinus cembra*, *Pinus montana* o *Picea abies*) incrementarían su productividad en el futuro, los bosques de bajas elevaciones dominados por hayas y quercíneas (p.ej. *Fagus sylvatica* o *Quercus spp.*) sufrirían una disminución en su productividad como consecuencia del cambio en el clima. En éste trabajo los datos de los inventarios se han usado con objeto de validar las predicciones de los modelos, pero no para recalibrar sus parámetros. De hecho, los MSF se ven limitados por su dificultad de parametrización, haciendo necesario utilizar ajustes estandarizados para cada especie (p.ej. FORCLIM) (Bugmann 1994). Gracias a los inventarios forestales nacionales, existe una oportunidad de calibración de estos modelos con datos que han sido muestreados de forma sistemática para muchas especies, durante periodos temporales amplios y con gran resolución espacial. Así, el trabajo de Rasche et al. (2012) muestra este potencial de combinando de datos de un IFN y los MSF para predecir los impactos del cambio climático en los bosques. A pesar de todo, los MSF siguen teniendo otras limitaciones, como la de no considerar el efecto de la dispersión y el potencial de colonización de nuevas áreas por parte de las especies arbóreas.

#### **Incluyendo la dispersión y superando la asunción de equilibrio: modelos dinámicos de metapoblaciones**

Los modelos de metapoblaciones (MM) (Levins 1969; Hanski 1991), que consideran como unidad de estudio distintas poblaciones interconectadas entre sí, estudian dos procesos demográficos subyacentes a la distribución de especies, la colonización local (p.ej. aparición de una especie en una zona en la que ésta no se había observado anteriormente) y la extinción local (p.ej. desaparición de una especie de una zona en la que sí se había observado su ocurrencia con anterioridad). De esta forma, los MM incluyen la dimensión de la dispersión en la modelización de la distribución de especies (ver [Tabla 1](#) y [Fig. 2](#)). Además, a diferencia de los modelos correlacionales (p.ej. los MDE), cuando se dispone de datos de más de un momento en el tiempo los MM no precisan de la asunción de que las especies ocupan sus límites climáticos. De manera general los MM se rigen por los siguientes criterios: (1) el hábitat se divide en teselas discretas, (2) todas las poblaciones que habitan en dichas teselas tiene cierto riesgo de extinción, (3) la dispersión ocurre en todas las teselas de hábitat, (4) la dinámica en las teselas es asincrónica, y (5) en el modelo se ignora la dinámica poblacional dentro de cada tesela (p.ej. Hanski 1999).

En el contexto de la España peninsular, y haciendo uso del IFN, García-Valdés et al. (2013) y García-Valdés et al. (2015b) desarrollaron un MM dinámico (sin asunción de equilibrio), climáticamente dependiente y estocástico (SPOM, del inglés "Spatial Patch Occupancy Model") (Etienne et al. 2004; Ovaskainen y Hanski 2004), con el que estudiaron las colonizaciones y extinciones de las especies arbóreas más comunes en la región. Una vez establecidas las relaciones entre la probabilidad de colonización y extinción y las variables climáticas y espaciales, estas relaciones se proyectaron hacia el futuro utilizando escenarios de cambio climático. En este modelo la probabilidad de colonización de una especie dependía de la distancia a las parcelas vecinas ocupadas por la especie y de las características climáticas (temperatura y la precipitación) de cada una de las parcelas. Al mismo tiempo, la probabilidad de extinción dependía solamente de las variables climáticas estimadas para cada parcela.

Ambos trabajos mostraron que la mayoría de especies arbóreas de España no se encuentran en equilibrio climático sino que están expandiendo su área de ocupación, probablemente debido al abandono, en las últimas décadas, de las tierras agrícolas, y de las actividades silvícolas tradicionales (Blondel y Aronson 1999; Álvarez-Martínez et al. 2014; Fuchs et al. 2015). Sin embargo, esta expansión, o recolonización de área de distribución potencial, podría verse amenazada por el cambio climático. De hecho, en algunas especies arbóreas se prevé que el cambio climático ralentice y limite la expansión de su ocupación del bosque. Esta tendencia se acentúa para las especies arbóreas cuyo límite meridional de la distribución está en la meseta central de la Península Ibérica, donde se encuentran poblaciones confinadas en zonas montañosas que no podrían "escapar" del cambio climático. Otras especies arbóreas, no obstante, como p.ej. las especies mediterráneas, incrementarían su velocidad de expansión gracias al cambio climático. Esto puede suponer un cambio en las comunidades forestales de muchas regiones, bien incrementando su cantidad de especies, bien disminuyéndola (ver la zona de Catalunya, País Vasco y Galicia en la [Figura 3c](#)).

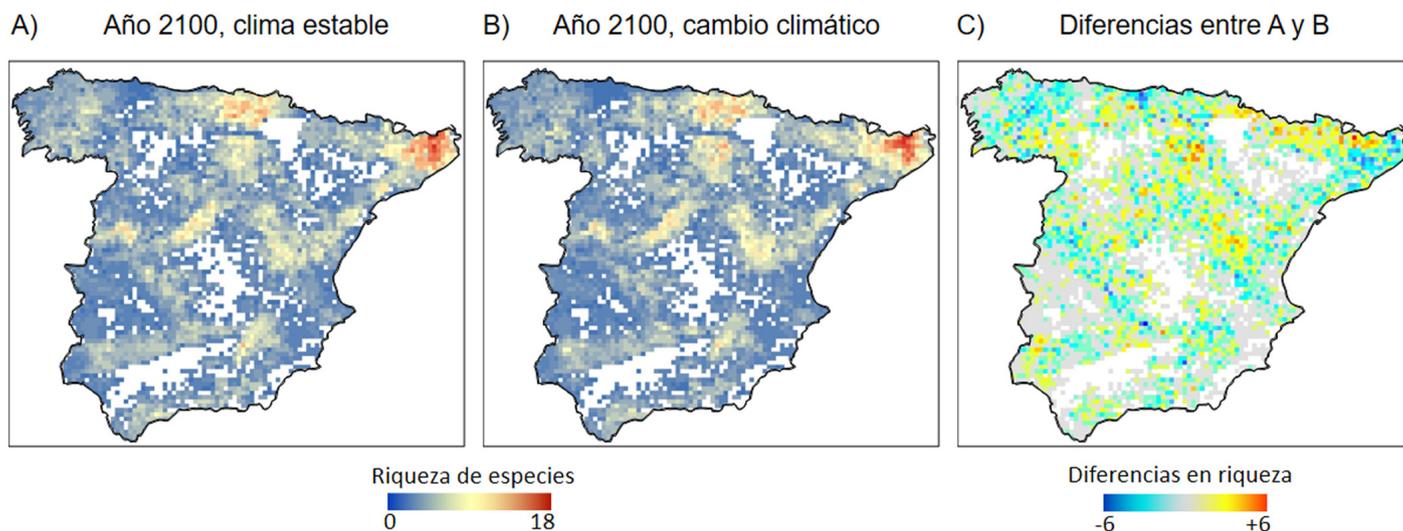
Aunque este tipo de modelos ofrecen soluciones a algunos de los problemas relacionados con la modelización de la distribución de especies forestales, también acarrear limitaciones que han de ser tenidas en cuenta. Las limitaciones más importantes en los trabajos mencionados (García-Valdés 2013; García-Valdés et al. 2015b) son: (1) se asume que la distancia de dispersión mínima es de 1 km (la distancia más cercana que existe entre las parcelas del IFN), cuando en realidad la mayor parte de la dispersión de semillas arbóreas ocurren en distancias más cortas (Clark 1998; Clark et al. 1999; Nathan 2006); (2) El IFN contiene datos restringidos a dos periodos temporales (IFN2 e IFN3), lo que limita el estudio preciso de la dinámica de colonizaciones y extinciones en árboles. Además, cada periodo comprende tan solo 10 años, lo que podría ser un periodo corto si consideramos los periodos de maduración de algunas especies; y (3) existen fenómenos climáticos extremos, como por ejemplo las sequías persistentes, que pueden desencadenar efectos negativos como un aumento dramático de los incendios forestales (Allen 2009), cuyas consecuencias no pueden ser tenidas en cuenta por este tipo de modelos. Para una discusión detallada de las limitaciones de este modelo leer el apéndice S3 de García-Valdés et al. (2015b) el apéndice S1 de García-Valdés et al. (2013).

#### **Combinando la dispersión y las interacciones bióticas**

Una limitación tanto de los MSF como de los MDE, es que no suelen considerar la dispersión de especies, lo que limita su aplicación para hacer predicciones realistas del movimiento de estas especies en un contexto de cambio climático. Existen MDE que sí han tenido en cuenta la dispersión de los árboles, pero se han limitado a estimar índices específicos de dispersión basados en la autocorrelación espacial mostrada por las especies, pero sin tener en cuenta medidas de dispersión observadas en cada unidad espacial (p.ej. Boulangeat et al. 2012). Por otro lado, los MM que sí tienen en cuenta la dispersión de las especies arbóreas, suelen ignorar las interacciones que existen entre ellas (pero ver García-Valdés et al. 2015a). No obstante, en un reciente estudio de García-Callejas et al. (2016) se usaron datos del IFN para calibrar un modelo que simulaba, además del crecimiento de cada árbol en la parcela y su probabilidad de supervivencia en función de variables abióticas y bióticas, la dispersión entre parcelas usando datos de colonizaciones entre el IFN2 y el IFN3. Este modelo representa un importante avance hacia la integración de los MSF, que incluyen interacciones inter-específicas, y los MM, que incluyen la dispersión de las especies.

#### **Oportunidades, retos y cuestiones emergentes**

La creciente disponibilidad de datos de inventarios forestales nacionales está permitiendo entender mejor y predecir con mayor detalle los impactos del cambio climático sobre los bosques. Entre



**Figura 3.** Mapas de riqueza de especies de árboles en la España peninsular en cuadrículas de 10 x 10 km, proyectados para el año 2100 y obtenidos a partir de un SPOM (García-Valdés et al. 2015b), y considerando los siguientes escenarios: un escenario donde el clima permanecería constante con respecto al clima actual (A) y un escenario con cambio climático (B). En el panel (C) se proyectan las pérdidas (azul) o ganancias (rojo) en especies en 2100 debido al cambio climático respecto a un escenario con clima constante para el mismo momento. Se puede observar p.ej. pérdidas de diversidad de árboles en regiones de Galicia, País Vasco y Cataluña, y zonas de ganancia de diversidad en los Pirineos y el Sistema Ibérico.

**Figure 3.** Maps of tree species richness in peninsular Spain in a 10 x 10 km grid, projected for the year 2100 and obtained from a SPOM (García-Valdés et al. 2015b), and considering the following scenarios: constant climate (A), and climate change (B). Panel (C) shows losses (blue) or gains (red) in species in 2100 caused by climate change, reference to a constant climate scenario for the same time. It can be seen, e.g. loss of tree diversity in regions of Galicia, Basque Country and Catalonia, and areas of diversity gain in the Pyrenees and the Iberian System.

las principales ventajas que aportan los inventarios forestales nacionales están: (1) que su gran cantidad de datos (el IFN español, por ejemplo, contiene información de más de un millón de árboles) permite realizar análisis de alta resolución y calibrar distintos tipos de modelos (p.ej. MDE, MEC, MSF y MM); (2) que cubren extensas áreas del territorio (el IFN cubre casi todas las superficies forestales españolas, ver Fig. 1), lo que es de gran ayuda para estudiar los efectos de procesos que, como el cambio climático, afectan a zonas muy amplias; y (3) que en algunos casos, como el del IFN español, cuentan con medidas repetidas en el tiempo en las que los árboles han sido muestreados más de una vez de forma sistemática y estandarizada, permitiendo calibrar modelos dinámicos e incorporar la dimensión temporal a la modelización. Aunque bien es cierto que muchos inventarios forestales nacionales solo disponen de dos medidas consecutivas, lo que limita su uso en el estudio de la dinámica forestal (p.ej. mediante MM).

La utilización de uno u otro tipo de modelo dependerá, en última estancia, de los datos disponibles y de los objetivos de cada estudio. En el ámbito de la modelización en ecología es bien conocido el balance necesario entre complejidad y realismo (v.g. "simplicity-realism trade-off"; Tilman y Kareiva 1997). Algunos modelos simples, como los MDE, pueden ser calibrados con pocos datos, pero no tienen en cuenta algunos procesos más complejos como la respuesta fisiológica, la dispersión o las interacciones entre especies (pero ver Araújo y Luoto 2007; y Boulangeat et al. 2012). Otros modelos son tan complejos que para su calibración hace falta información muy específica y difícil de obtener (p.ej. Bugmann 1994), pero una vez calibrados tienen en cuenta procesos complejos como las interacciones inter- e intra- específicas (Bugmann 1994), o la influencia de procesos ecofisiológicos (Nadal-Sala et al. 2013). Para los modelos más complejos, la disponibilidad de datos de inventarios forestales supone una gran oportunidad (ver Rasche et al. 2012), ya que abre la puerta a realizar re-calibraciones específicas para cada región geográfica y/o periodo de tiempo.

En lo referente a los retos, en general los modelos más complejos siguen sin incorporar procesos de dispersión (Bugmann 2001; Nadal-Sala et al. 2013), pero es esperable que dichos procesos vayan siendo tenidos en cuenta de forma creciente, vistos

los resultados prometedores arrojados por aproximaciones pioneras (ver García-Callejas et al. 2016). Los MM dinámicos representan un punto intermedio de complejidad. Estos modelos pueden ser calibrados fácilmente si se cuenta con la cantidad de datos suficiente (v.g. como la que proporcionan los inventarios forestales nacionales), e incluyen algunos procesos demográficos complejos, como la dispersión. Además, este tipo de modelos pueden ser ajustados para incluir las interacciones bióticas (ver García-Valdés et al. 2015a), aunque en el contexto de la Península Ibérica no se hayan utilizado para realizar proyecciones hacia el futuro, ya que representa un importante reto metodológico (Morales-Castilla et al. 2015).

Durante los últimos años no ha dejado de aumentar la complejidad y sofisticación de los modelos que predicen los efectos del cambio climático en la distribución de especies y en el funcionamiento de los ecosistemas. Con ello ha aumentado el realismo de los modelos y su capacidad para incorporar un mayor número de procesos ecológicos, pero dicho realismo se consigue con frecuencia, a expensas de una disminución en la aplicabilidad de los modelos. Sería posible pensar en alternativas como, por ejemplo, las aproximaciones jerárquicas que permitan combinar distintos tipos de modelos en etapas sucesivas de la predicción (Pearson et al. 2004). Es decir, se podrían utilizar distintos modelos a distintas escalas y acoplar sus predicciones utilizando, por ejemplo, los resultados de un modelo a una escala (p.ej. mayor) como punto de partida del modelo de la escala siguiente (p.ej. menor). Otra solución alternativa podría basarse en combinar, o ensamblar, las predicciones resultantes de distintos modelos (ver Morin et al. 2009) de forma análoga a como ya se hace con los resultados de distintos MDE (p.ej. BIOMOD; Thuiller et al. 2009). La lógica subyacente es que los distintos modelos presentan distintas tasas de error (v.g. falsos negativos y positivos), y al ser combinados dichos errores se compensan entre sí, disminuyendo en promedio. A pesar de que aún no existe consenso en cuanto a la idoneidad de ensamblar los resultados obtenidos a partir de distintos modelos (Araújo y New 2007; Grenouillet et al. 2011; Crimmins et al. 2013), esta aproximación podría servir para inspirar en un futuro el ensamblaje de los resultados provenientes de modelos forestales de distintas escalas (p.ej. MDE y MSF).

Uno de los aspectos más relevantes relacionado con las predicciones de la distribución futura de las especies, pero al que se ha prestado menor atención, es la incertidumbre asociada tanto a los datos (pero ver [García-Valdés et al. 2013](#)), como a los modelos ([Dormann et al. 2008](#); [Naimi et al. 2011](#); [Naimi et al. 2014](#)). Las consecuencias son claras. Si el margen de error asociado a una predicción futura es demasiado grande, la aplicabilidad de dicha predicción a la hora de adoptar medidas de conservación o gestión se verá comprometida. En el caso de los MDE, la incertidumbre alrededor de las predicciones no es tenida en cuenta de forma habitual (pero ver [Naimi et al. 2011](#); [Naimi et al. 2014](#)), y se ha demostrado que estos modelos tienen una capacidad limitada para predecir con exactitud las distribuciones futuras de ciertas especies ([Araújo y Rahbek 2006](#)). La distribución futura de una especie puede desviarse de la predicción proporcionada por un modelo, pero mantenerse dentro de los intervalos de confianza de dicha predicción. En ese caso, el modelo sí estaría recogiendo la distribución futura, pero con una probabilidad menor a la predicción promediada ([Naimi et al. 2014](#)), lo que tendría que ser tenido en cuenta en cualquier medida de gestión basada en esas predicciones. Así, se mantiene el reto de incorporar de forma sistemática la incertidumbre asociada a datos, y modelos, de forma que las predicciones también incorporen dicha incertidumbre. Esto tendría consecuencias para la aplicación de modelos predictivos del cambio climático en biología de la conservación, donde se podrían adoptar enfoques basados en la identificación de las zonas donde la incertidumbre acerca de los impactos del cambio climático es mayor. Dichas áreas de elevada incertidumbre requerirían una mayor atención, muestreo y seguimiento, en el futuro.

Por último, las especies tienen cierta capacidad de adaptación a las condiciones ambientales cambiantes, derivada de su plasticidad fenotípica y de otros factores micro-evolutivos ([Pulido y Berthold 2004](#); [Pulido 2007](#); [Williams 2008](#); [Chevin et al. 2010](#)). Los modelos predictivos que hemos descrito, no obstante, suelen asumir que la respuesta de las especies a las condiciones abióticas no cambian con el tiempo, a pesar de que se ha demostrado que la variabilidad intra-específica influye en la distribución de especies ([Benito Garzón et al. 2011](#)), y que el nicho realizado de una misma especie puede variar significativamente al cambiar ésta de contexto geográfico ([Broennimann et al. 2007](#)). Sin embargo, recientemente se han desarrollado metodologías que permiten introducir en los MDE factores macro-evolutivos ligados a la distribución espacial de otras especies filogenéticamente cercanas (Morales-Castilla et al., datos sin publicar). Estos factores, capaces de representar, de forma latente, procesos derivados de las similitudes ecológicas e interacciones que muestra la especie estudiada con otras especies, serían susceptibles de ser introducidos como variables explicativas adicionales en otros modelos más sofisticados, tales como los MM o los MSF.

## Conclusiones

Las herramientas de modelización desarrolladas en los últimos años, combinadas con la elevada disponibilidad de datos provenientes de los inventarios forestales nacionales, han fomentado un espectacular desarrollo de nuestra capacidad para hacer predicciones sobre el futuro de los ecosistemas forestales. Los modelos varían en gran medida en sus grados de complejidad y realismo y, por tanto, también lo hacen sus predicciones. A pesar de la tendencia hacia una mayor sofisticación de los modelos para poder incluir procesos como la ecofisiología, las interacciones bióticas o la dispersión, dicha complejidad puede reducir la capacidad de calibrar dichos modelos y su aplicabilidad. La combinación de los resultados provenientes de modelos alternativos, calibrados a distintas escalas, o la incorporación de la incertidumbre en las predicciones, son aspectos clave a tener en cuenta en trabajos futuros, de manera que las predicciones de los impactos del cambio climático sobre los bosques sean cada vez más precisas.

## Agradecimientos

Agradecemos sus comentarios a Sara Martínez-Hesterkamp, a José Valentín Rocas Díaz y a dos revisores anónimos que han contribuido a mejorar este trabajo. El trabajo de IM-C está financiado por Fonds de Recherches du Québec - Nature et Technologies (FQRNT) programme.

## Referencias

- Álvarez-Martínez, J.M., Suárez-Seoane, S., Stoorvogel, J.J., de Luis Calabuig, E. 2014. Influence of land use and climate on recent forest expansion: A case study in the eurosiberian-mediterranean limit of north-west Spain. *Journal of Ecology* n/a-n/a.
- Allen, C. 2009. Climate-induced forest dieback: An escalating global phenomenon. *Unasylva* 231(232): 60.
- Araújo, M.B., Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16(6): 743-753.
- Araújo, M.B., New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22(1): 42-47.
- Araújo, M.B., Pearson, R.G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28(5): 693-695.
- Araújo, M.B., Peterson, A.T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93(7): 1527-1539.
- Araújo, M.B., Rahbek, C. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science* 313(5792): 1396-1397.
- Barreto, P., Amaral, P., Vidal, E., Uhl, C. 1998. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108(1): 9-26.
- Bateman, B.L., VanDerWal, J., Williams, S.E., Johnson, C.N. 2012. Biotic interactions influence the projected distribution of a specialist mammal under climate change. *Diversity and Distributions* 18(9): 861-872.
- Benavides, R., Rabasa, S.G., Granda, E., Escudero, A., Hódar, J.A., Martínez-Vilalta, J., Rincón, A.M., Zamora, R., Valladares, F. 2013. Direct and indirect effects of climate on demography and early growth of *Pinus sylvestris* at the rear edge: Changing roles of biotic and abiotic factors. *PLoS One* 8(3).
- Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, T.M., Zavala, M.A. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20(5): 766-778.
- Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11(2): 169-178.
- Blondel, J., Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press. Estados Unidos.
- Botkin, D., Janak, J., Wallis, J. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *The Journal of Ecology* 60: 849-872.
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15(6): 584-593.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Muller-Scharer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T., Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10(8): 701-709.
- Brus, D., Hengeveld, G., Walvoort, D., Goedhart, P., Heidema, A., Nabuurs, G., Gunia, K. 2012. Statistical mapping of tree species over Europe. *European Journal of Forest Research* 131(1): 145-157.
- Bugmann, H. 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* 51(3-4): 259-305.
- Bugmann, H.K.M. 1994. On the ecology of mountainous forests in a changing climate: A simulation study. Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Suiza.
- Carrión, J.S., Fernández, S., Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., Gil-Romera, G., González-Samperiz, P., Finlayson, C. 2010. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of Arid Environments* 74(7): 731-736.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A.J., Chaín, C., López, A. 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-north African flora

- in south-eastern Spain: New evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12(2): 119-129.
- Clark, J.S. 1998. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152(2): 204-224.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80(5): 1475-1494.
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H. 1997. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta Edn., Barcelona, España.
- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Mynsberge, A.R. 2013. Evaluating ensemble forecasts of plant species distributions under climate change. *Ecological Modelling* 266: 126-130.
- Chevin, L.M., Lande, R., Mace, G.M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biol* 8(4).
- Dormann, C.F., Schweiger, O., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bugter, R., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., Cock, R.D., De Blust, G., DeFilippi, R., Diekötter, T., Dirksen, J., Durka, W., Edwards, P.J., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Lira, J., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann-Legionnet, A., Schermann, N., Schmidt, T., Smulders, M.J., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W., Zobel, M. 2008. Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters* 11(3): 235-244.
- Etienne, R.S., ter Braak, C.J.F., Vos, C.C. 2004. *Application of stochastic patch occupancy models to real metapopulations*. En: I. Hanski, Gaggiotti, O., (Eds.). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*, pp: 105-132. Elsevier, Academic Press, Amsterdam, Holanda.
- Fuchs, R., Herold, M., Verburg, P.H., Clevers, J.G., Eberle, J. 2015. Gross changes in reconstructions of historic land cover/use for Europe between 1900 and 2010. *Glob Chang Biol* 21(1): 299-313.
- García-Callejas, D., Molowny-Horas, R., Retana, J. 2016. Projecting the distribution and abundance of Mediterranean tree species under climate change: A demographic approach. *Journal of Plant Ecology*.
- García-Valdés, R. 2013. Using demographical processes to infer tree species geographical distributions under global change. In: Departamento de Ciencias de la Vida Alcalá de Henares, Alcalá de Henares, España.
- García-Valdés, R., Gotelli, N.J., Zavala, M.A., Purves, D.W., Araújo, M.B. 2015a. Effects of climate, species interactions, and dispersal on decadal colonization and extinction rates of Iberian tree species. *Ecological Modelling* 309-310: 118-127.
- García-Valdés, R., Svenning, J.-C., Zavala, M.A., Purves, D.W., Araújo, M.B. 2015b. Evaluating the combined effects of climate and land-use change on tree species distributions. *Journal of Applied Ecology*: 1365-2664.
- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: Projecting climate change-induced shifts in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology* 101(2): 441-453.
- Giorgi, F., Lionello, P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63(2): 90-104.
- Gracia, C., Pla, E., Sánchez, A., Sabaté, S. 2004. *Gotilwa+*: Un modelo de crecimiento forestal basado en procesos ecofisiológicos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*(18): 21-28.
- Gracia, C.A., Tello, E., Sabaté, S., Bellot, J. 1999. *Gotilwa: An integrated model of water dynamics and forest growth*. In: *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer: pp: 163-179.
- Grenouillet, G., Buisson, L., Casajus, N., Lek, S. 2011. Ensemble modelling of species distribution: The effects of geographical and environmental ranges. *Ecography* 34(1): 9-17.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2-3): 147-186.
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., Bartlein, P.J. 2001. Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. *BioScience* 51(9): 765-779.
- Hanski, I. 1991. Single species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Korber, J.H. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16(6): 754-763.
- Iverson, L.R., Prasad, A.M. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* 68(4): 465-485.
- Jackson, S.T., Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: Extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol Evol* 25(3): 153-160.
- Johnson, D.W. 1992. Nitrogen retention in forest soils. *Journal of Environmental Quality* 21(1): 1-12.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob Chang Biol* 12(11): 2163-2174.
- Jump, A.S., Peñuelas, J. 2005. Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8(9): 1010-1020.
- Kittredge, J. 1948. *Forest influences: The effects of woody vegetation on climate, water, and soil, with applications to the conservation of water and the control of floods and erosion*. McGraw-Hill Book Co. New York, Estados Unidos.
- Kumar, P. (Ed.) (Eds.) 2010. *The economics of ecosystems and biodiversity: Ecological and economic foundations*. UNEP/Earthprint. Hertfordshire, Reino Unido.
- Larocque, G.R., Shugart, H.H., Xi, W., Holm, J.A. 2016. Forest succession models. *Ecological Forest Management Handbook*: 179.
- Leathwick, J.R., Austin, M.P. 2001. Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology* 82(9): 2560-2573.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320(5884): 1768-1771.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Levins, R. 1969. Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., García-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., Marchetti, M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecology and management* 259(4): 698-709.
- MEA 2005. *Millennium ecosystem assessment. Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington D.C., Estados Unidos.
- Morales-Castilla, I., Matias, M.G., Gravel, D., Araújo, M.B. 2015. Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology and Evolution*: 1-10.
- Morin, X., Roy, J., Sonié, L., Chuine, I. 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytologist* 186(4): 900-910.
- Morin, X., Thuiller, W., Orin, X.A.M., Morin, X., Thuiller, W., Orin, X.A.M. 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology* 90: 1301-1313.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Sánchez-Costa, E., Boumghar, A., Gracia, C. 2013. Different responses to water availability and evaporative demand of four co-occurring riparian tree species in the Iberian Peninsula: Temporal and spatial sap flow patterns. *Acta Horticulturae 991: IX International Workshop on Sap Flow*. 215-222
- Naimi, B., Hamm, N.A., Groen, T.A., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2): 191-203.
- Naimi, B., Skidmore, A.K., Groen, T.A., Hamm, N.A. 2011. Spatial autocorrelation in predictors reduces the impact of positional uncertainty in occurrence data on species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 38(8): 1497-1509.

- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313(5788): 786-788.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C., Valladares, F. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science* 15(12): 684-692.
- Ovaskainen, O., Hanski, I. 2004. *Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes*. En: I. Hanski, Gaggiotti, O., (Eds.). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*, pp: 73-103. Elsevier, Academic Press, Amsterdam, Holanda.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander Jr, J.A. 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23(10).
- Pachauri, R.K., Allen, M.R., Barros, V., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J., Clarke, L., Dahe, Q., Dasgupta, P. 2014. *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups i, ii and iii to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. IPCC.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12(5): 361-371.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., Liu, C. 2004. Modelling species distributions in Britain: A hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27(3): 285-298.
- Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., S. Jump, A. 2007. Migration, invasion and decline: Changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30(6): 829-837.
- Pulido, F. 2007. Phenotypic changes in spring arrival: Evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. *Climate Research* 35(1-2): 5-23.
- Pulido, F., Berthold, P. 2004. Microevolutionary response to climatic change. *Advances in Ecological Research*, 35: 33-33.
- Rasche, L., Fahse, L., Zingg, A., Bugmann, H. 2012. Enhancing gap model accuracy by modeling dynamic height growth and dynamic maximum tree height. *Ecological Modelling* 232: 133-143.
- Ruiz-Benito, P., Benito-Garzón, M., García-Valdés, R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A. 2013. Aplicación de modelos ecológicos para el análisis de la estructura y dinámica de los bosques ibéricos en respuesta al cambio climático. En: J.A. Blanco (Ed.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. pp. 77-107. OmniaScience. Barcelona, España.
- Ruiz de la Torre, J. 2001. Mapa forestal de España. Escala 1:200.000. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, España.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, Ø., Ryan, M.G., Vourlitis, G. 2002. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149(3): 369-399.
- SECF 2010. Situación de los bosques y del sector forestal en España. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Madrid, España. pp: 300.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12): 1115-1123.
- Sohnngen, B., Mendelsohn, R. 2003. An optimal control model of forest carbon sequestration. *American Journal of Agricultural Economics* 85(2): 448-457.
- Svenning, J.-C., Sandel, B. 2013. Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany* 100(7): 1266-1286.
- Svenning, J.-C., Skov, F. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7(7): 565-573.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B. 2009. Biomod—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32(3): 369-373.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. (mpb-17). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, Estados Unidos.
- Tilman, D., Kareiva, P.M. 1997. *Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- Trigo, R.M., Pozo-Vázquez, D., Osborn, T.J., Castro-Díez, Y., Gámiz-Fortis, S., Esteban-Parra, M.J. 2004. North Atlantic oscillation influence on precipitation, river flow and water resources in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology* 24(8): 925-944.
- Urbíeta, I.R., Zavala, M.A., Marañón, T. 2008. Human and non-human determinants of forest composition in southern Spain: Evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of management over the past century. *Journal of Biogeography* 35(9): 1688-1700.
- Urli, M., Delzon, S., Eyermann, A., Couallier, V., García-Valdés, R., Zavala, M.A., Porté, A.J. 2013. Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: A case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science* 25(1): 147-159.
- Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, España.
- Valladares, F. 2008. *A mechanistic view of the capacity of forests to cope with climate change*. En: *Managing forest ecosystems: The challenge of climate change*. pp: 15-40. Springer International Publishing AG.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D.E., Nicotra, A.B., Poorter, H., Zavala, M.A. 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* 17(11): 1351-1364.
- Villaescusa, R., Díaz, R. (Ed.) (Eds.) 1998. *Segundo inventario forestal nacional (1986-1996)*. Ministerio de Medio Ambiente, ICONA. Madrid, España.
- Villanueva, J. 2005. *Tercer inventario forestal nacional (1997-2007)*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Williams, G.C. 2008. *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.