



M.A. Zavala^{1*}, P. Ruiz-Benito^{1,2}, M. Benito-Garzón^{3,4}, R. García-Valdés^{1,5}

¹Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Madrid, España

²Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences, University of Stirling, FK9 4LA, Stirling, United Kingdom

³CNRS, Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution, Université Paris-Sud, CNRS, Orsay Cedex, Francia

⁴CNRS, Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Développement (CIRED), Nogent-sur-Marne Cedex, Francia

⁵CNRS, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier, Francia

*Correo electrónico : madezavala@gmail.com

36

Aplicación de los Modelos de Distribución de Especies (MDE) para el análisis de los efectos del cambio climático en los bosques ibéricos

Resultados clave

- Estudios basados en Modelos de Distribución de Especies (MDE) sugieren que bajo escenarios de cambio climático las principales especies arbóreas de la península ibérica podrían ver reducidas drásticamente las zonas que les son climáticamente favorables.
- Modelos más realistas biológicamente y que incluyen mecanismos como la dispersión, la plasticidad fenotípica, la adaptación local o compensación demográfica sugieren que los MDE tradicionales podrían sobreestimar la vulnerabilidad de los bosques frente al cambio climático.
- Los modelos sugieren que los bosques ibéricos no se hallan en equilibrio con el clima sino que han estado sufriendo procesos de expansión durante las últimas décadas. El cambio climático, junto a cambios en el uso del suelo, pueden acelerar o ralentizar estos cambios dependiendo de la especie en cuestión, su distribución actual y factores históricos.
- Dado que los factores climáticos son difícilmente controlables, la adaptación aparece como una pieza clave dentro de la gestión forestal para incrementar la resistencia y resiliencia de las formaciones forestales en España.

Contexto

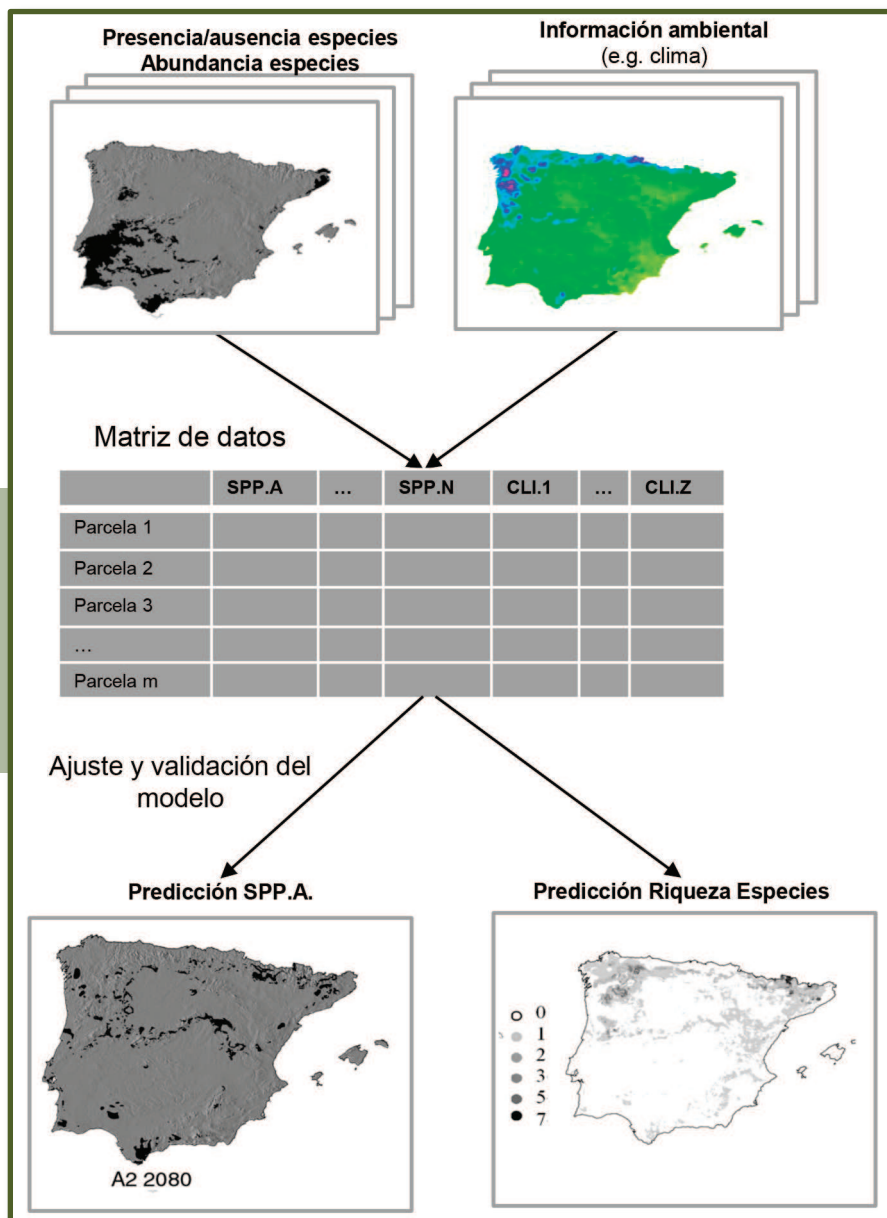
La vulnerabilidad se define como el grado en que una determinada población, especie o ecosistema es susceptible a los cambios en las condiciones de su entorno (IPCC 2007). La vulnerabilidad frente al cambio climático consta de tres componentes: la exposición (i.e. la magnitud del cambio), la sensibilidad (i.e. el grado

en el que es afectado por el cambio) y la capacidad de adaptación (i.e. la habilidad para ajustarse al cambio). Los escenarios estimados de cambio climático, que se basan en distintas proyecciones de modelos de circulación atmosférica general, proporcionan una importante herramienta para analizar el grado de exposición de las poblaciones, especies o ecosistemas (Dawson et al. 2011).

Los bosques ibéricos son considerados como altamente vulnerables al cambio global, especialmente en la región Mediterránea, lo que podría alterar el suministro de servicios ecosistémicos claves (Schröter et al. 2005, Lindner et al. 2010). Esto se debe a que las predicciones de cambio climático prevén un cambio tanto en el clima promedio, particularmente un aumento en las temperaturas y un aumento en la variabilidad de las precipitaciones con descensos en el sur de la península ibérica (Christensen et al. 2007). Además, se prevé una mayor intensidad y frecuencia de eventos climáticos extremos como sequías, que aumentarían el estrés hídrico en ecosistemas ya limitados por la disponibilidad de agua (Schröter et al. 2005; Madrigal-González y Zavala 2014). Algunas de las especies forestales más ampliamente distribuidas en Europa presentan su límite de distribución meridional en la península ibérica (p.ej. *Pinus sylvestris*, *Abies alba*), con lo que un aumento del estrés hídrico podría causar reducciones en la vitalidad, crecimiento y mayores tasas de mortalidad que podrían derivar en retracciones en el rango de distribución de las especies (Hampe & Petit 2005, Jump et al. 2009).

Los Modelos de Distribución de Especies (MDE) tradicionales se basan en datos de ocurrencia (i.e. presencia-ausencia) o abundancia de las especies, para estudiar cuáles son los principales factores que determinan la distribución de las especies o estimar los

Figura 1



▲ **Figura 1.** Pasos a tener en cuenta para la elaboración de Modelos de Distribución de Especies. Los datos de ocurrencia o abundancia de especies (desde la especie *A* hasta la especie *N*: *SPP.A*, ..., *SPP.N*) se unen con información ambiental (por ejemplo climática, desde la variable climática *1* hasta la variable climática *Z*: *CLI.1*, ..., *CLI.Z*). Se selecciona una o un conjunto de técnicas para el ajuste y la validación del modelo, pudiendo hacer predicciones de la idoneidad de hábitat para diferentes especies y de riqueza de especies (p.ej. Araujo & New 2007).

Fuente: Elaboración propia a partir de Araujo & New (2007) y Benito-Garzón et al. (2008).

cambios potenciales en estas distribuciones bajo nuevas condiciones ambientales (Cassini 2013, ver Figura 1). Los MDE tradicionales han sido ampliamente usados para identificar cambios en el área potencial de las especies debido al cambio climático, identificando qué especies pueden ver más afectada su distribución ante distintos escenarios de cambio (p. ej. Elith & Leathwick 2009).

La sensibilidad frente al cambio climático viene determinada por el grado en el que la supervivencia, la persistencia, el crecimiento, la reproducción, o la regeneración de las poblaciones de una especie dependen de las condiciones ambientales. Por lo tanto, la sensibilidad puede ser explorada y estimada mediante estudios observacionales y experimentales, y el uso de técnicas de modelización (Dawson et al. 2011). Los impactos potenciales del cambio climático son los efectos cuantificables y específicos que un cambio ambiental puede causar en las poblaciones, especies o comunidades, y que dependen tanto de la exposición a este cambio ambiental, como

de la sensibilidad al mismo (Lindner et al. 2010).

Los **impactos potenciales** y la **vulnerabilidad** frente al cambio climático puede estimarse usando variantes de los MDE que incluyen un *mayor realismo biológico* (p.ej. Montoya et al. 2007, Purves et al. 2007, Keenan et al. 2011, García-Valdés et al. 2013). Los MDE tradicionales, i.e. parametrizados con datos climáticos y ocurrencia o abundancia de especies, presentan una serie de limitaciones, como por ejemplo: (i) no incluir las interacciones entre especies (p.ej. competencia o facilitación); (ii) no incluir la capacidad de dispersión de las especies (i.e. la probabilidad de presencia puede aumentar si la especies ocurren en zonas cercanas); o (iii) asumir que las especies se encuentran en equilibrio climático. De esta forma, algunos MDE de nueva generación pueden paliar parcialmente estas deficiencias (ver Tabla 1, Ruiz-Benito et al. 2013a), introduciendo, por ejemplo, la capacidad de adaptación de las especies, mediante la plasticidad fenotípica y la adaptación local (Benito-Garzón et al. 2011), el efecto de las variaciones

Tabla 1. Referencias de los trabajos presentados en la presente contribución, variable respuesta, escala y tipo de modelo usando, indicando si existe mejora respecto a los Modelos de Distribución de Especies (MDE).

Modelo	Referencia	Variable respuesta	Escala
Modelo de Distribución de Especies (MDE)	Benito-Garzón et al. (2008)	Rango de distribución de la especie	Malla 1 km ² (20 especies)
MDE parametrizados con plasticidad y adaptación local	Benito-Garzón et al. (2011)	Supervivencia y rango de distribución de la especie	Observacionales (IFN) Experimentales (ensayos de procedencia) (2 especies)
MDE parametrizados con crecimiento y mortalidad	Benito-Garzón et al. (2013)	Crecimiento, mortalidad y rango de distribución de la especie	Parcela IFN (11 especies)
Modelo estocástico dinámico de ocupación de teselas (SPOM)	García-Valdés et al. (2013)	Colonizaciones y extinciones locales (escenarios con y sin cambio climático)	Parcela IFN (10 especies)
Modelo estocástico dinámico de ocupación de teselas (SPOM)	García-Valdés et al. (En prep.)	Colonizaciones y extinciones locales (escenarios con y sin cambios de hábitat)	Parcela IFN (23 especies)

Fuente: Elaboración propia a partir de Benito-Garzón et al. (2008, 2011, 2013) y García-Valdés (2013, en preparación).

en el crecimiento y la mortalidad en los rangos de distribución de las especies (Benito-Garzón et al. 2013), el equilibrio de las especies con el clima usando tasas de colonización y extinción (García-Valdés et al. 2013), o incluyendo cambios en el hábitat potencial de las especies debidos a cambios de uso (García-Valdés et al. (2015).

En este trabajo presentamos escenarios de posibles respuestas de los bosques al cambio climático a partir de modelos que contemplan diferentes procesos

que se relacionan con la capacidad de resistencia y resiliencia de los bosques: (i) Modelos tradicionales de hábitat basados en presencia/ausencia (modelo de partida o de referencia); (ii) Modelos de distribución de especies parametrizados con datos de supervivencia y adaptación local; (iii) Modelos de distribución de especies incluyendo crecimiento y mortalidad; (iv) Modelos estocásticos dinámicos espacialmente explícitos que simulan la colonización y la extinción local de las especies bajo escenarios de cambio climático y pérdida de hábitat.

Figura 2

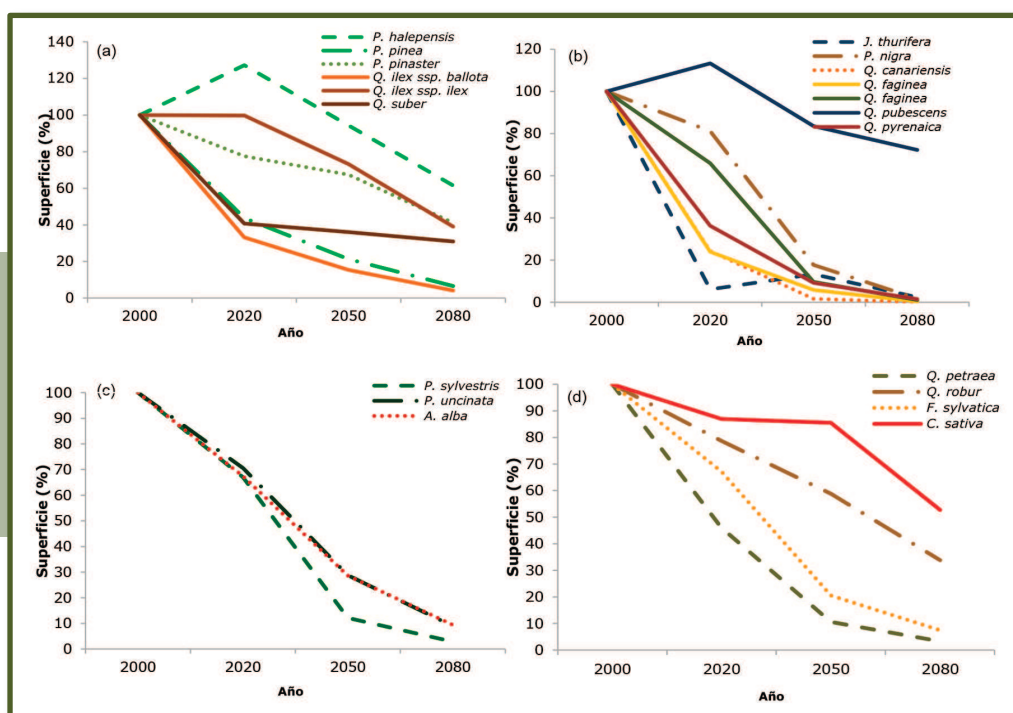


Figura 2. Variación para el periodo 2000-2100 en la superficie ocupada por las principales especies arbóreas de la península ibérica bajo el escenario de cambio climático CSRIO A2 proyectado para la península ibérica: (a) especies Mediterráneas, (b) especies sub-Mediterráneas, (c) especies de montaña y (d) especies con distribución Europea.

Fuente: Datos obtenidos de modelos de distribución de especies según Benito-Garzón et al. (2008).

Resultados y discusión

(i) Modelos de distribución de especies tradicionales basados en presencia/ausencia y clima

En Benito-Garzón et al. (2008) se usan MDE tradicionales parametrizados con datos de ocurrencia de especies y escenarios de cambio climático. Los resultados de este trabajo sugieren que las principales especies de árboles que se distribuyen en la península ibérica podrían ver reducida de forma drástica su distribución potencial debido al cambio climático. Esta disminución en el área de distribución potencial en el futuro podría ser especialmente pronunciada en el caso de las coníferas de montaña (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata* y *Abies alba*),

seguidos por bosques de *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea* (ver Figura 2 y 3). Esta aproximación, no obstante, no incluye procesos importantes que podrían influir en la distribución de especies sometidas al cambio climático, como las interacciones bióticas, la importancia de las condiciones microclimáticas o procesos de adaptación (Dawson et al. 2011, Keenan et al. 2011).

(ii) Modelos de distribución de especies parametrizados con datos de supervivencia y adaptación local

Benito-Garzón et al. (2011) parametrizaron MDE para poblaciones de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, para las cuales existían diferencias intra-específicas en la supervivencia debidas a la plasticidad fenotípica y

Figura 3

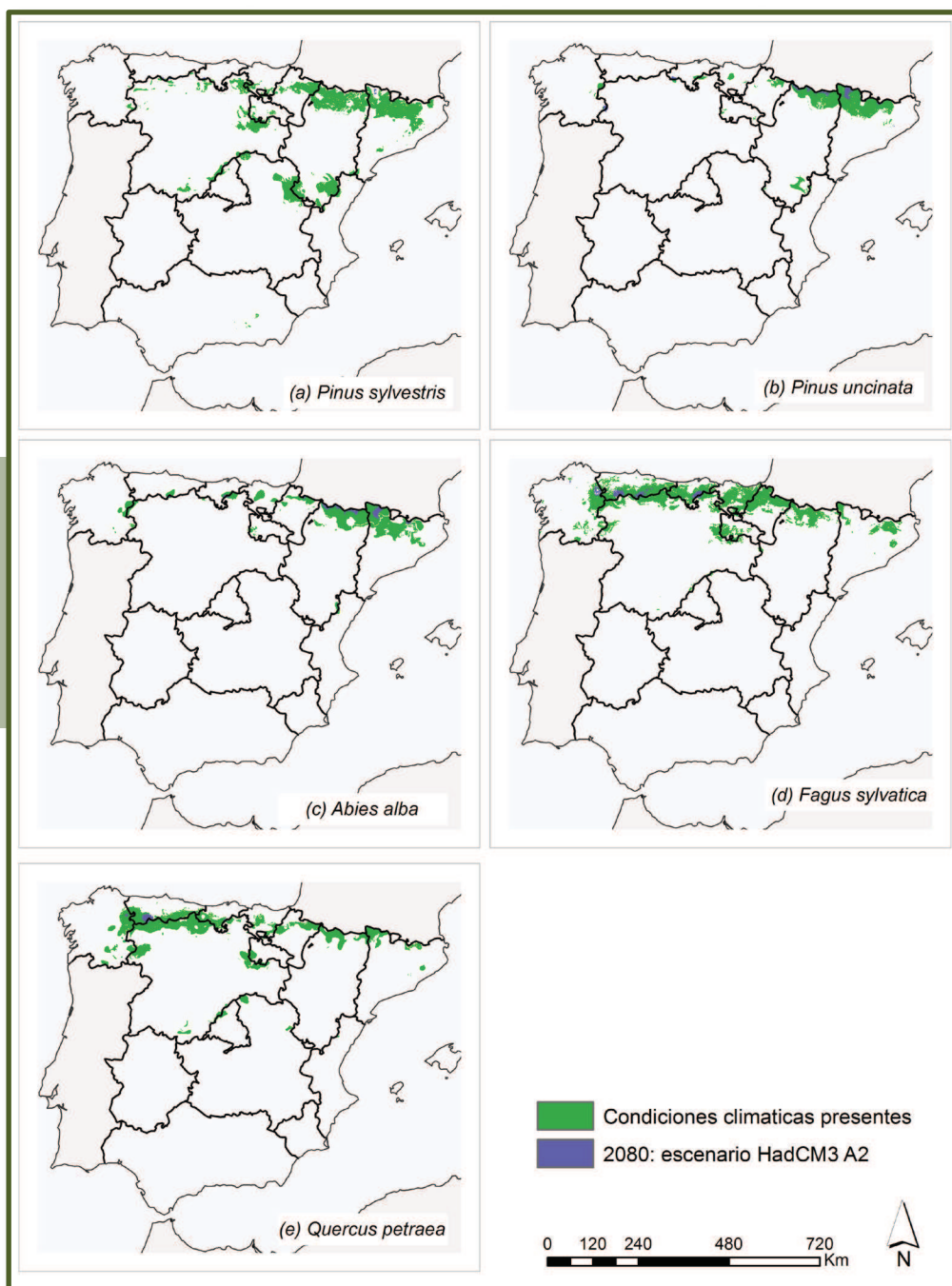


Figura 3. Mapas con la distribución actual y futura para el año 2080 de las especies: (a) *Pinus sylvestris*, (b) *Pinus uncinata*, (c) *Abies alba*, (d) *Fagus sylvatica*, y (e) *Quercus petraea*.

Fuente: Datos obtenidos de modelos de distribución de especies según Benito-Garzón et al. (2008).

Figura 4

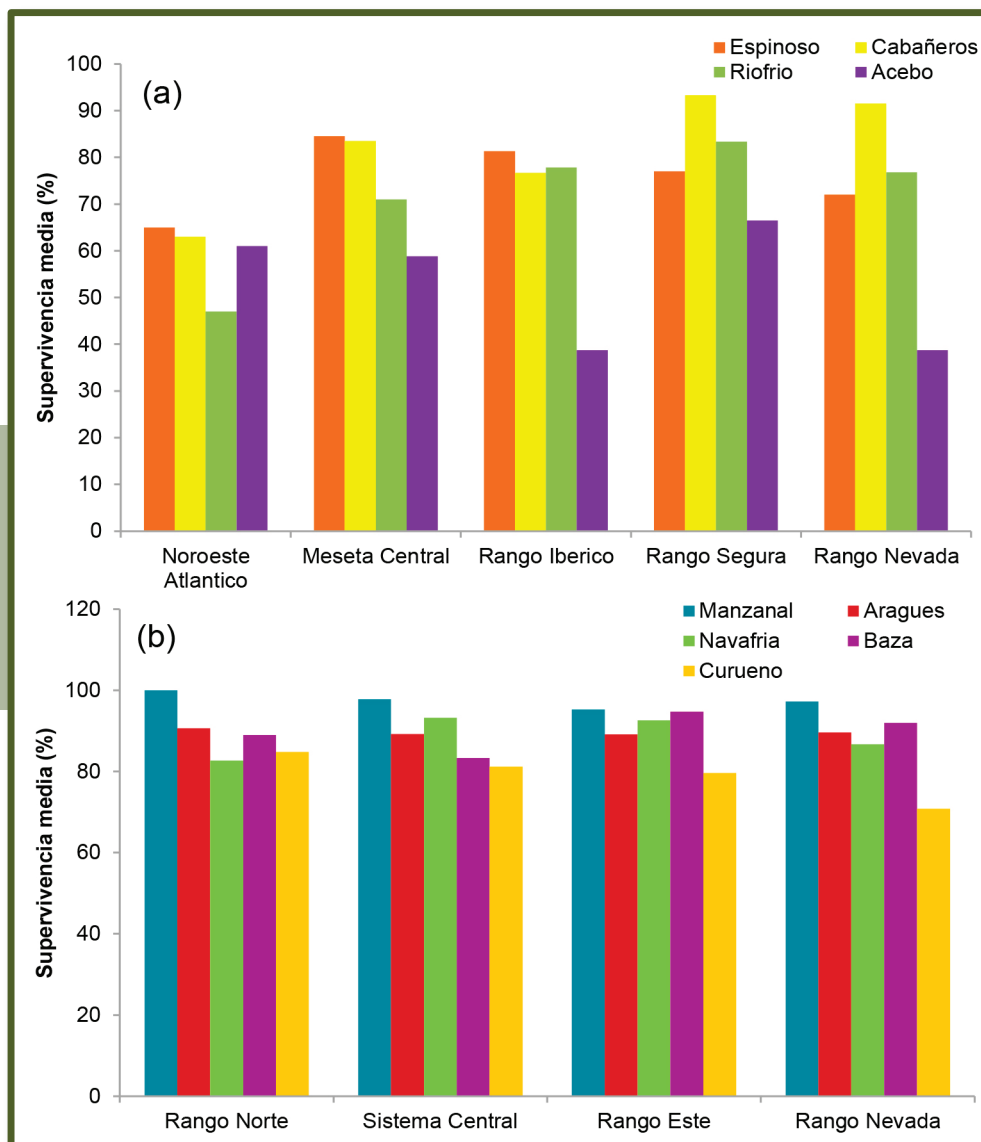


Figura 4. Promedio de supervivencia (%) en cada sitio y grupo de procedencias para las especies: (a) *Pinus pinaster* y (b) *Pinus sylvestris*.

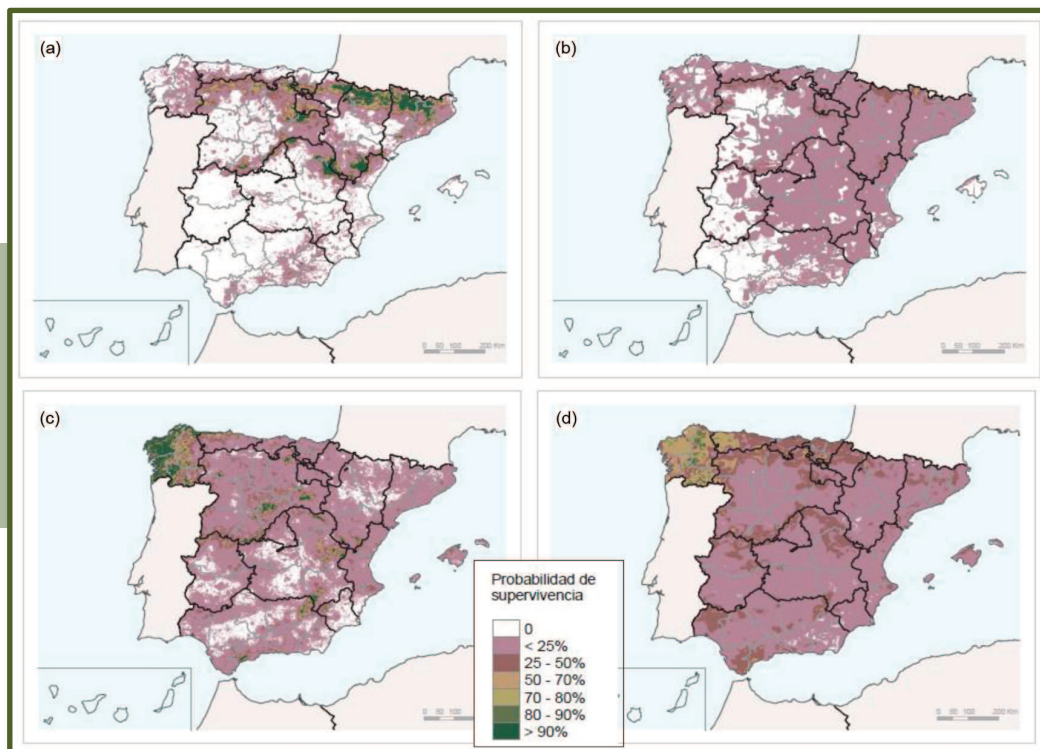
Fuente: Adaptado de Benito-Garzón et al. (2011).

la diversidad genética, usando datos de la Red Nacional de Ensayos de Procedencias GENFORÉD (<http://www.genfored.es/index.html>). La capacidad de adaptación de las especies, i.e. su habilidad para ajustarse a cambios, depende tanto de la plasticidad fenotípica como de la adaptación local. Por una parte, la plasticidad fenotípica se define como la capacidad de un determinado genotipo de producir diferentes fenotipos bajo diversas condiciones ambientales (Garland & Kelly 2006). De esta forma, la supervivencia de las especies puede ser superior si existe una elevada plasticidad fenotípica. Por otra parte, la adaptación local considera la diferenciación genética entre poblaciones, como consecuencia de presiones de selección y/o aislamiento poblacional (p.ej. Anderson et al. 2011). Tanto en *Pinus pinaster* como en *Pinus sylvestris* se observaron diferencias en la supervivencia media de las distintas procedencias en los distintos sitios estudiados (ver Figura 4). Cuando se compararon predicciones en el rango de las especies bajo escenarios de cambio climático, se observó que el descenso en el rango de distribución de las especies fue menor considerando la adaptación local de las especies que en los MDE tradicionales calibrados únicamente con datos de presencia-ausencia de las especies. Estas diferencias en la superviven-

cia pueden deberse tanto a la plasticidad fenotípica como a la adaptación local, lo que sugiere que los MDE tradicionales tendería a subestimar los rangos de distribución de especies bajo escenarios de cambio climático.

Así se observaron diferencias entre los resultados obtenidos por los MDE tradicionales, y los MDE parametrizados con la información de los ensayos de procedencia (ver Figura 5). La predicción de supervivencia para el año 2080 utilizando todos los ensayos de procedencia para *Pinus sylvestris* muestra un descenso de la distribución potencial de la especie pero manteniendo la mayor parte de su área de distribución (Figura 5a), mientras que el descenso es mucho mayor según los MDE tradicionales, que no consideran diferencias de supervivencia en función de las procedencias de las especies (i.e. únicamente consideran toda la distribución regional de la especie, Figura 5b). En el caso de *Pinus pinaster* cuando se considera solo la presencia/ausencia de la especie la reducción del área de ocupación en 2080 es mucho mayor que cuando se considera la supervivencia parametrizada con las procedencias de la especie (Figura 5c, 5d). Estos resultados sugieren que tanto la variabilidad inter-específica como la intraespecífica pueden ser facto-

■ **Figura 5**



▲ **Figura 5.** Probabilidad de supervivencia para escenarios de cambio climático A2 HadCM3 en el año 2080 considerando juntas todas las procedencias de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster* (a y c respectivamente, adaptado de Benito-Garzón et al. 2011) y calibrando el modelo sin considerar las diferentes procedencias (b y d respectivamente, adaptado de Benito-Garzón et al. 2008).

Fuente: Adaptado de Benito-Garzón et al. (2008), Benito-Garzón et al. (2011) y OSE (2011).

res determinantes de la distribución potencial de las especies, que deben considerarse para predecir la distribución de las especies bajo escenarios de cambio climático.

(iii) Modelos de distribución de especies incluyendo crecimiento y mortalidad

Benito-Garzón et al. (2013) se observaron que el crecimiento y la mortalidad arbórea depende de numerosos factores, entre los cuales la competencia y el clima tuvieron un papel clave (ver también Gómez-Aparicio et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2013b). Las proyecciones bajo escenarios de cambio climático mostraron que 9 de las 11 especies analizadas podrían aumentar el crecimiento, pero que este crecimiento puede verse contrarrestado por un aumento en la mortalidad (Tabla 2). A pesar del carácter relativamente estocástico y multifactorial de la mortalidad, estos resultados sugieren que incluso si las tasas de crecimiento aumentan bajo escenarios de cambio climático, la mortalidad puede jugar un papel clave delimitando los rangos de distribución de las especies (Lines et al. 2010, Dietze & Moorcroft 2011). Estos resultados concuerdan con resultados previos que sugieren que incrementos en la temperatura podrían aumentar las tasas de crecimiento arbóreo (Martínez-Vilalta et al. 2008, Gómez-Aparicio et al. 2011) pero también las tasas de mortalidad (Carnicer et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2013b).

Además, Benito-Garzón et al. (2013) compararon las predicciones de los modelos de crecimiento y mortalidad sobre la idoneidad del hábitat con los modelos clásicos de nicho basados en ocurrencia de especies (Benito-Garzón et al. 2008). Los MDE demográficos predijeron mayores reducciones de hábitat para especies

con límite sur de su distribución en la península ibérica (p.ej. *Abies alba*, *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*; debido probablemente a altas tasas de mortalidad) y cierta expansión del límite de distribución norte de especies Mediterráneas más adaptadas a las condiciones climáticas del escenario A2 (*Pinus pinea* y *Pinus nigra*; ver Figura 6).

(iv) Modelos dinámicos espacialmente explícitos

García-Valdés et al. (2013) mostraron que el efecto que el cambio climático puede tener en la distribución geográfica de los árboles depende tanto del grado de equilibrio entre estas distribuciones y el clima, cómo de la capacidad de dispersión de las especies y de su grado de adaptación a las condiciones climáticas futuras. Los resultados del modelo dinámico utilizado en este trabajo sugieren que las especies de árboles más comunes en España no se encuentran en equilibrio climático. De hecho, el área que ocupan estas especies está aumentando actualmente, tanto a nivel local (i.e. aumentando la abundancia en algunas zonas), como a nivel regional (i.e. aumentando el rango de distribución regional). Estas expansiones, además, se prolongarán probablemente durante todo el siglo, y muchas especies tardarán siglos en alcanzar un estado de equilibrio o pseudoequilibrio con el clima. Al mismo tiempo, el cambio climático puede cambiar esta dinámica de expansión, afectando de manera muy distinta a unas especies u otras, en función de su adaptación a un tipo de clima y de la localización actual de sus poblaciones, procesos de competencia con otras especies, perturbaciones, gestión forestal etc. Dentro del conjunto de especies estudiadas, los árboles sub-Mediterráneos y templados con poblaciones en refugios de montaña en la Meseta Central podrían reducir su actual

Figura 6

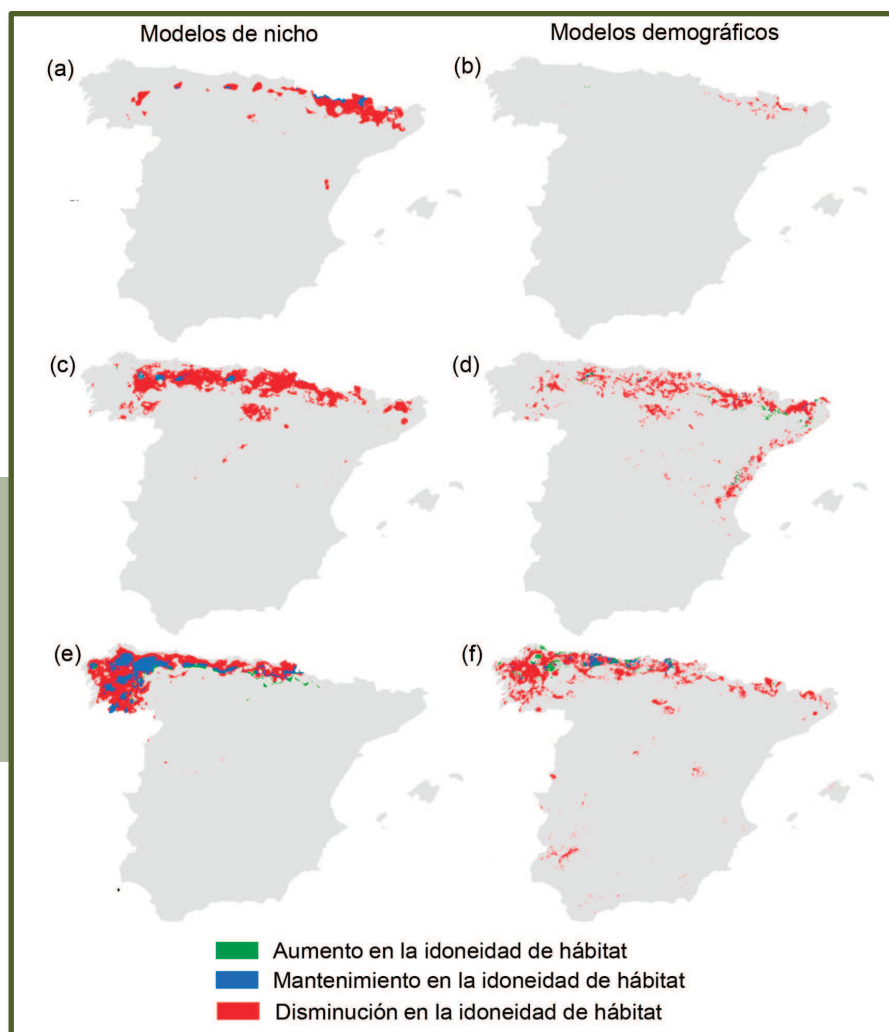


Figura 6. Mapas donde se compara la idoneidad del hábitat en modelos de nicho tradicionales (Benito-Garzón et al. 2008, izquierda) y modelos de nicho parametrizados con variables demográficas (Benito-Garzón et al. 2013, derecha) entre las condiciones climáticas actuales y el año 2100 para las especies: *Abies alba* (a y b, respectivamente), *Fagus sylvatica* (c y d, respectivamente), y *Quercus robur* (e y f, respectivamente).

Fuente: Adaptado de Benito-Garzón et al. (2008) y Benito-Garzón et al. (2013).

Tabla 2. Crecimiento (mm año⁻¹) y mortalidad (No. árboles) de los modelos de distribución de especies parametrizados únicamente con variables climáticas, para las condiciones actuales y el año 2100 usando el escenario A3 del IPCC (IPCC 2007). La última columna indica el aumento o descenso del crecimiento y la mortalidad para el año 2100.

Especies	Actuales media [min - max]		2100 media [min - max]		Presente - 2100 Crecimiento	Presente - 2100 Mortalidad
	Crecimiento	Mortalidad	Crecimiento	Mortalidad		
<i>Abies alba</i>	1.91 [0.00 - 9.48]	0.50 [0.00 - 0.99]	1.98 [0.00 - 7.23]	0.55 [0.13 - 0.72]	↗	↗
<i>Castanea sativa</i>	0.96 [0.00 - 6.21]	0.28 [0.00 - 1.00]	1.18 [0.00 - 5.09]	0.33 [0.05 - 0.72]	↗	↗
<i>Fagus sylvatica</i>	1.25 [0.00 - 10.59]	0.16 [0.00 - 0.99]	1.33 [0.00 - 8.24]	0.26 [0.01 - 0.60]	↗	↗
<i>Pinus halepensis</i>	1.26 [0.00 - 38.22]	0.16 [0.00 - 1.00]	1.61 [0.00 - 29.89]	0.28 [0.04 - 0.74]	↗	↗
<i>Pinus nigra</i>	1.38 [0.00 - 15.26]	0.15 [0.00 - 1.00]	1.56 [0.00 - 9.20]	0.24 [0.01 - 0.58]	↗	↗
<i>Pinus pinaster</i>	1.60 [0.00 - 37.94]	0.43 [0.00 - 1.00]	1.83 [0.00 - 18.73]	0.54 [0.12 - 0.86]	↗	↗
<i>Pinus pinea</i>	1.65 [0.00 - 21.82]	0.38 [0.00 - 1.00]	2.84 [0.00 - 14.55]	0.44 [0.15 - 0.84]	↗	↗
<i>Pinus sylvestris</i>	1.36 [0.00 - 23.71]	0.16 [0.00 - 1.00]	2.21 [0.00 - 12.45]	0.28 [0.013 - 0.58]	↗	↗
<i>Quercus petraea</i>	2.80 [0.41 - 8.76]	0.25 [0.00 - 0.99]	2.70 [1.00 - 4.75]	0.34 [0.01 - 0.71]	↘	↗
<i>Quercus robur</i>	1.08 [0.00 - 11.59]	0.30 [0.00 - 1.00]	1.15 [0.00 - 8.17]	0.33 [0.04 - 0.66]	↗	↗
<i>Quercus suber</i>	1.60 [0.00 - 30.44]	0.55 [0.00 - 1.00]	2.09 [1.00 - 13.65]	0.44 [0.15 - 0.87]	↗	↘

Fuente: Adaptado de Benito-Garzón et al. (2013).

expansión debido al cambio climático. Sin embargo, las especies templadas que ocupan el norte de la península ibérica no tenderían a ver afectadas significativamente sus trayectorias expansivas; y las especies mediterráneas no sufrirían cambios o llegarían a ocupar extensiones aún mayores bajo escenarios de cambio climático (Figura 7).

En García-Valdés et al. ((2015)) se estudió el efecto combinado que diferentes escenarios de cambio climático y pérdida de hábitat pueden tener sobre la distribución de las especies de árboles en España. Los resultados mostraron que el cambio climático podría disminuir el área de distribución futura de dos tercios de las especies estudiadas, si comparamos estas distribuciones con los niveles de ocupación que se obtendrían si el clima se mantuviera estable (nivel de referencia). El tercio de especies restantes verían, sin embargo, aumentada su área de ocupación (ver Figura 8 y 9). Al mismo tiempo, si en una situación de cambio climático parte del há-

bitat de las especies desaparece, prácticamente todas las especies podrían ver disminuida su distribución en comparación con los niveles de referencia. Una excepción es la especie mediterránea *Pinus halepensis*, que podría verse beneficiada por el cambio climático y aumentar su distribución incluso si una parte de su hábitat actual es destruido. Es importante destacar que los autores no encontraron efectos sinérgicos entre el cambio climático y la pérdida de hábitat para la escala de tiempo analizada (100 años). Es decir, que cuando ambos procesos ocurren al mismo tiempo el efecto no es mayor que la suma de los dos efectos por separado y que estos podrían manifestarse con posterioridad. Los distintos patrones espaciales de destrucción de hábitat permitieron estudiar si distintos niveles de fragmentación afectan de manera diferente a la distribución de especies (ver Material Suplementario). Si un 20% del hábitat fuera destruido, los efectos más negativos en la distribución de especies se observaron

Figura 7

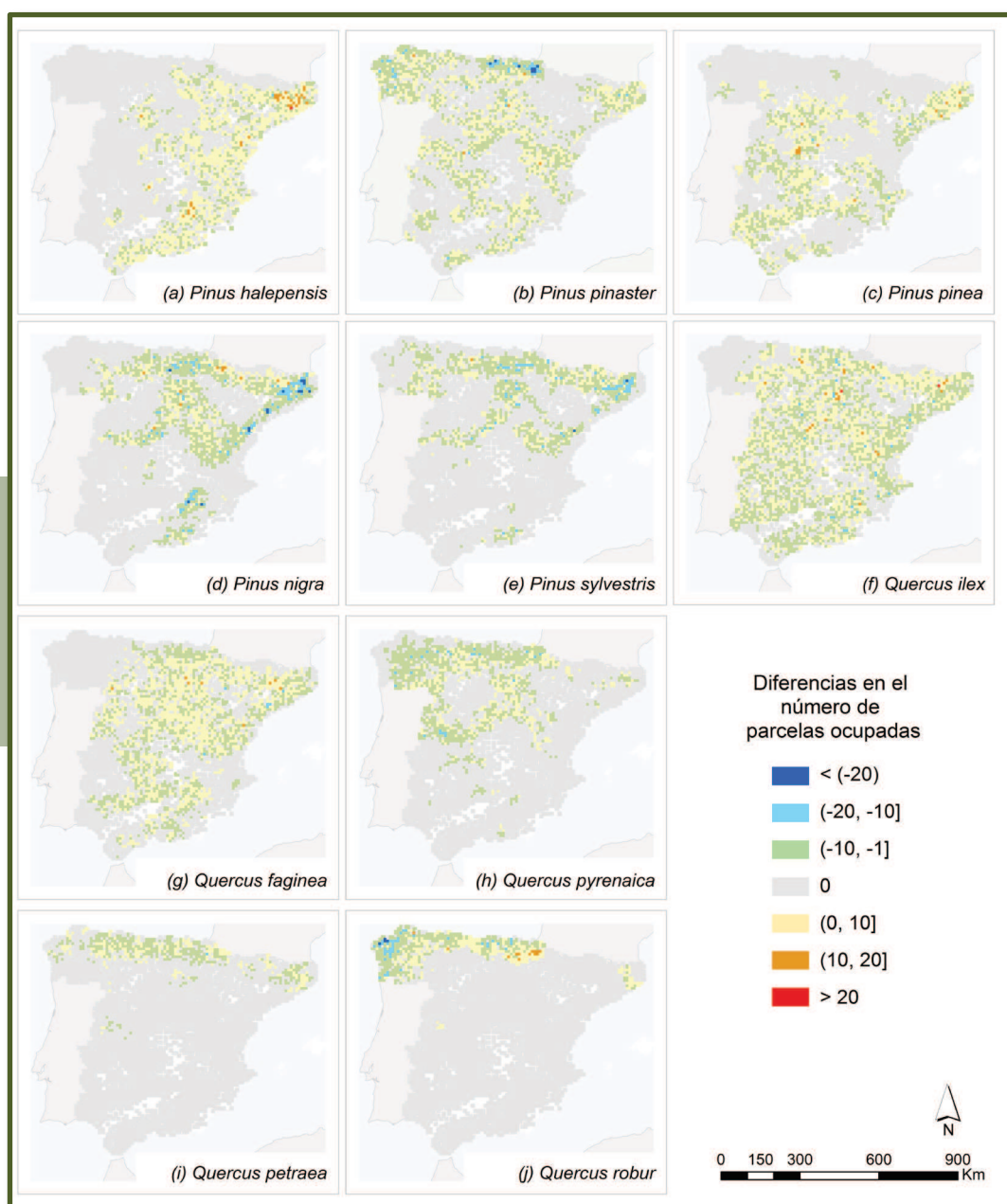


Figura 7. Diferencias en el número de parcelas ocupadas en el año 2100 con y sin escenarios de cambio climático para las especies: (a) *P. halepensis*, (b) *P. pinea*, (c) *P. pinaster*, (d) *P. nigra*, (e) *P. sylvestris*, (f) *Q. ilex*, (g) *Q. faginea*, (h) *Q. pyrenaica*, (i) *Q. petraea*, (j) *Q. robur*. Teniendo en cuenta su estado de equilibrio actual, su capacidad dispersiva y de adaptación a las condiciones climáticas.

Fuente: Adaptado de García-Valdés et al. (2013).

cuando el hábitat es destruido de forma agregada en el espacio y en múltiples puntos simultáneamente. Por el contrario el patrón menos impactante para la mayoría de las especies sería una destrucción agregada en el espacio pero que ocurre únicamente en un lugar del territorio. Se observaron niveles intermedios de reducción en la distribución de especies si la pérdida de hábitat ocurre al azar y si ocurre principalmente en las zonas clasificadas como muy impactadas por la acción del ser humano (WCS 2005).

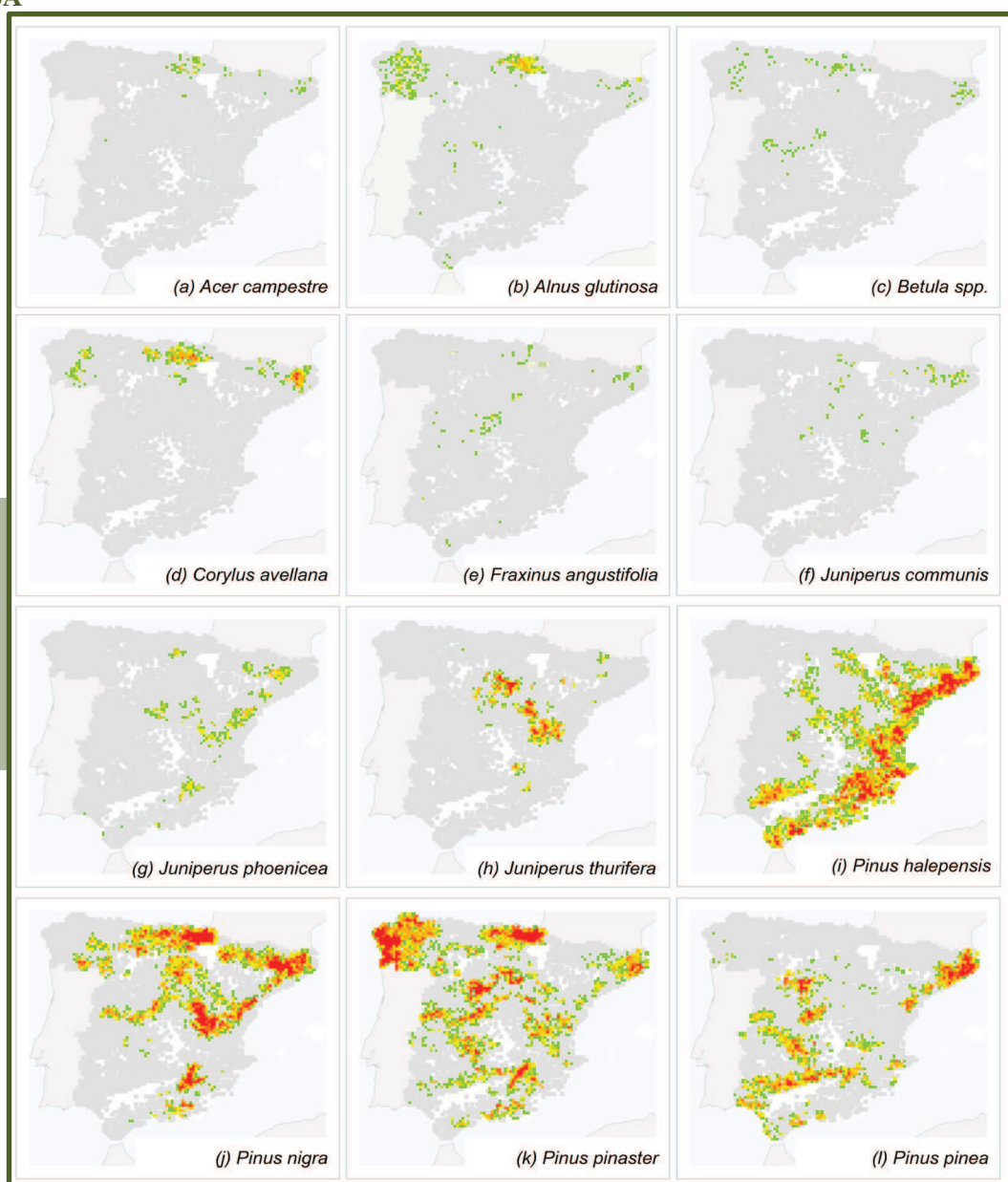
Por último, en García-Valdés et al. (2015) también se estudió si la creación de nuevas zonas de hábitat favorable (mediante p.ej. restauración de zonas agrícolas) podría ayudar a compensar los efectos negativos del cambio climático. Para la mayoría de las especies la creación de nuevas zonas de hábitat favorable compensaría, de manera parcial, la reducción en la distribución futura de las especies debido al cambio climático. No obstante, para

compensar completamente el impacto negativo del cambio climático sería necesario crear una extensión de nuevo hábitat comparable a la totalidad de los bosques actuales (i.e. duplicar el área ocupada por los bosques).

■ Recomendaciones para la adaptación

Las especies arbóreas que presentan el límite sur de su distribución en la península ibérica (p.ej. *Pinus sylvestris*) podrían ver fuertemente alterada su demografía y reducida su distribución bajo escenarios de cambio climático, y por lo tanto estas especies deberían constituir una prioridad para la gestión. Por otro lado, algunas especies mediterráneas, más adaptadas a las condiciones climáticas reinantes en el futuro, podrían sufrir cambios más sutiles bajo escenarios de cambio climático. Sin

■ **Figura 8A**



▲ **Figura 8A.** Número de parcelas ocupadas cada km² en píxeles de 10 × 10 km en el año 2100, asumiendo que tanto el clima como el hábitat se mantienen estables: (a) *Acer campestre*, (b) *Alnus glutinosa*, (c) *Betula* spp., (d) *Corylus avellana*, (e) *Fraxinus angustifolia*, (f) *Juniperus communis*, (g) *Juniperus phoenicea*, (h) *Juniperus thurifera*, (i) *Pinus halepensis*, (j) *Pinus nigra*, (k) *Pinus pinaster*, (l) *Pinus pinea*, (m) *Pinus sylvestris*, (n) *Prunus* spp., (o) *Quercus canariensis*, (p) *Quercus faginea*, (q) *Quercus ilex*, (r) *Quercus petraea*, (s) *Quercus pyrenaica*, (t) *Quercus robur*, (u) *Quercus suber*, (v) *Salix* spp. y (w) *Tilia* spp.

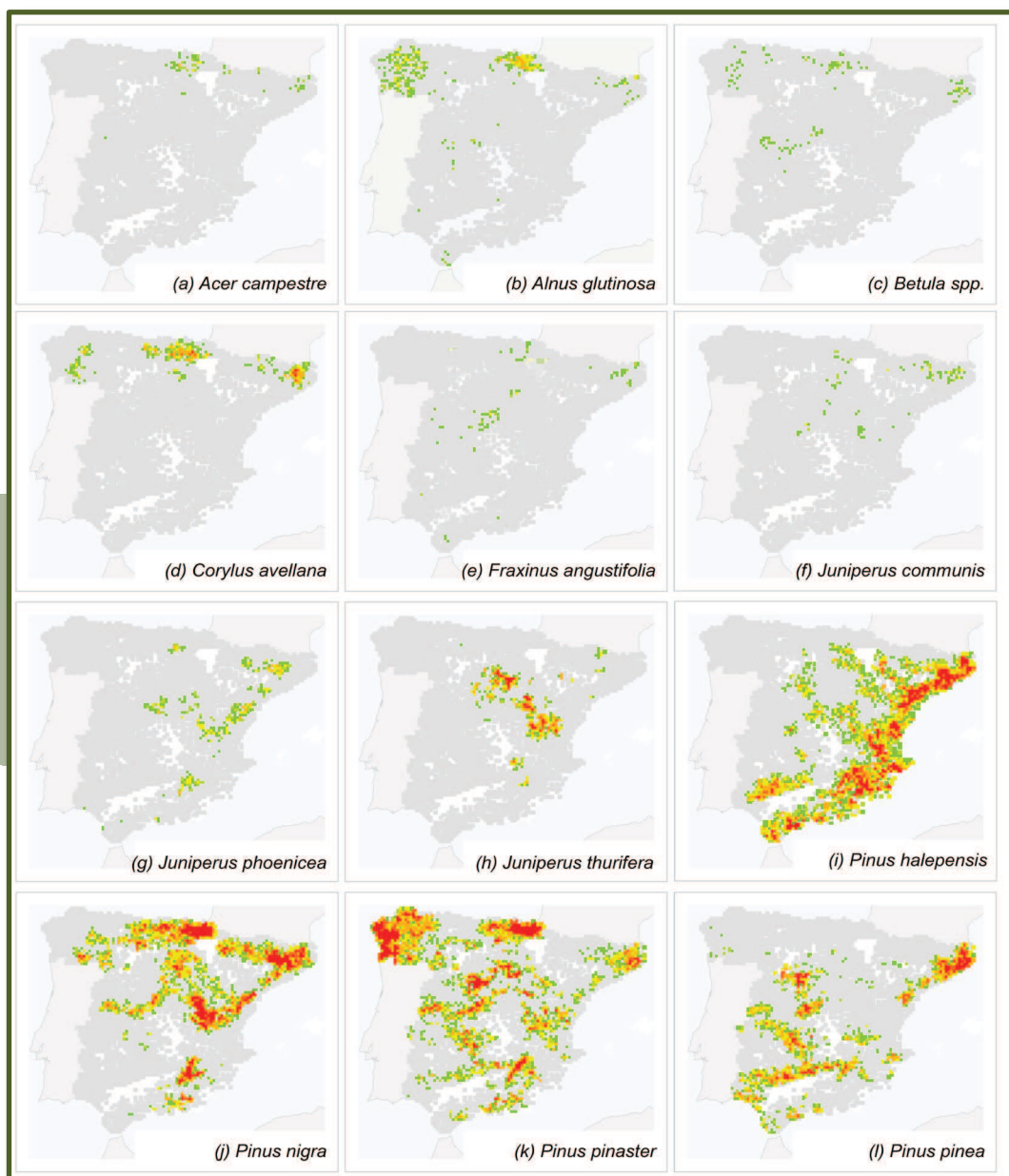
embargo, cuestiones como la plasticidad fenotípica, la adaptación local y el grado de equilibrio con el clima podrían jugar un papel clave en la distribución futura de las especies. Por tanto debe ser prioritario considerar aspectos relativos a la capacidad de adaptación de las especies, por lo que sería necesario mejorar nuestro conocimiento sobre los procesos y mecanismos que la determinan (p.ej. mediante ensayos de procedencia). Además, la aplicación de medidas de adaptación al cambio climático o a la destrucción de hábitat debería considerar aspectos como la dispersión de las especies a través de las zonas de hábitat favorable y la creación de corredores ecológicos, que ayuden a reducir los efectos negativos del cambio global sobre la distribución de especies arbóreas de la península ibérica. Estas medidas a gran escala deben ser complementadas con actuaciones a escala de monte y de rodal especialmente en aquellas situaciones en las que los costes de la inacción puedan ser muy elevados -legados históricos como montes bajos,

repoblaciones sin tratamientos posteriores, masas muy densas con alto riesgo de incendio, etc. La ordenación forestal y la silvicultura -con criterios renovados de adaptación y conservación además de producción- es la mejor garantía de estabilidad de las masas forestales frente al cambio climático.

Material suplementario

En esta contribución presentamos resultados de los trabajos desarrollados en el Grupo de Ecología Forestal y Restauración de la UAH en colaboración con diferentes instituciones (ver Tabla 1): (a) Benito-Garzón et al. (2008), (b) Benito-Garzón et al. (2011), (c) Benito-Garzón et al. (2013), (d) García-Valdés et al. (2013), y (e) García-Valdés et al. (2015).

Figura 8B



Fuente: Adaptado de García-Valdés et al. (2013).

En Benito-Garzón et al. (2008) se parametrizaron MDE tradicionales (i.e. parametrizado con presencia-ausencia) para 20 especies forestales con presencia en la península Ibérica, usando información disponible a 1 km² del Mapa Forestal Español (Ruiz de la Torre, 2001) y del Mapa Forestal de Portugal. Usando el algoritmo *random forest* (Breiman, 2001), se usaron tres subconjuntos: uno para la calibración del modelo, un segundo para entrenar el modelo y un tercero para validar independientemente los resultados. Se usaron 12 variables climáticas y dos variables topográficas para parametrizar el modelo. Para las condiciones actuales las variables climáticas se interpolaron a partir de Sánchez Palomares et al. (1999), que cubre un periodo desde 1974 a 1990 con 2605 estaciones. Para las condiciones futuras se adaptaron los escenarios climáticos A1, A2, B1 y B2 HadCM3 del IPCC para la península Ibérica (McCarthy et al. 2001).

En Benito-Garzón et al. (2011) se usaron MDE parametrizados con datos de plasticidad y adaptación local de la supervivencia de dos especies (*Pinus pinaster* y *P. sylvestris*), medidas en dos series de ensayos de procedencias transplantados en 4 y 5 puntos en España respectivamente (p.ej. Alía et al. 1997, Alía et al. 2001). Se realizaron modelos para cada una de las procedencias y un modelo utilizando todas las procedencias juntas para cada una de las especies. En cada sitio experimental se sembraron semillas provenientes de distintas procedencias (8 en el caso de *P. sylvestris* y 26 para *P. pinaster*) (Alía et al. 2009), midiendo periódicamente supervivencia de los árboles mayores de 11 años. Se agruparon las procedencias con características climáticas similares en 4 grupos para *P. sylvestris* (Pirineos, Sistema Central, Sistema Ibérico Este, Sierra Nevada) y 5 para *P. pinaster* (Galicia, Meseta, Sistema Ibérico, Sierra Segura y Sierra Nevada, ver Figura 4). Se realizaron modelos de

Figura 9A

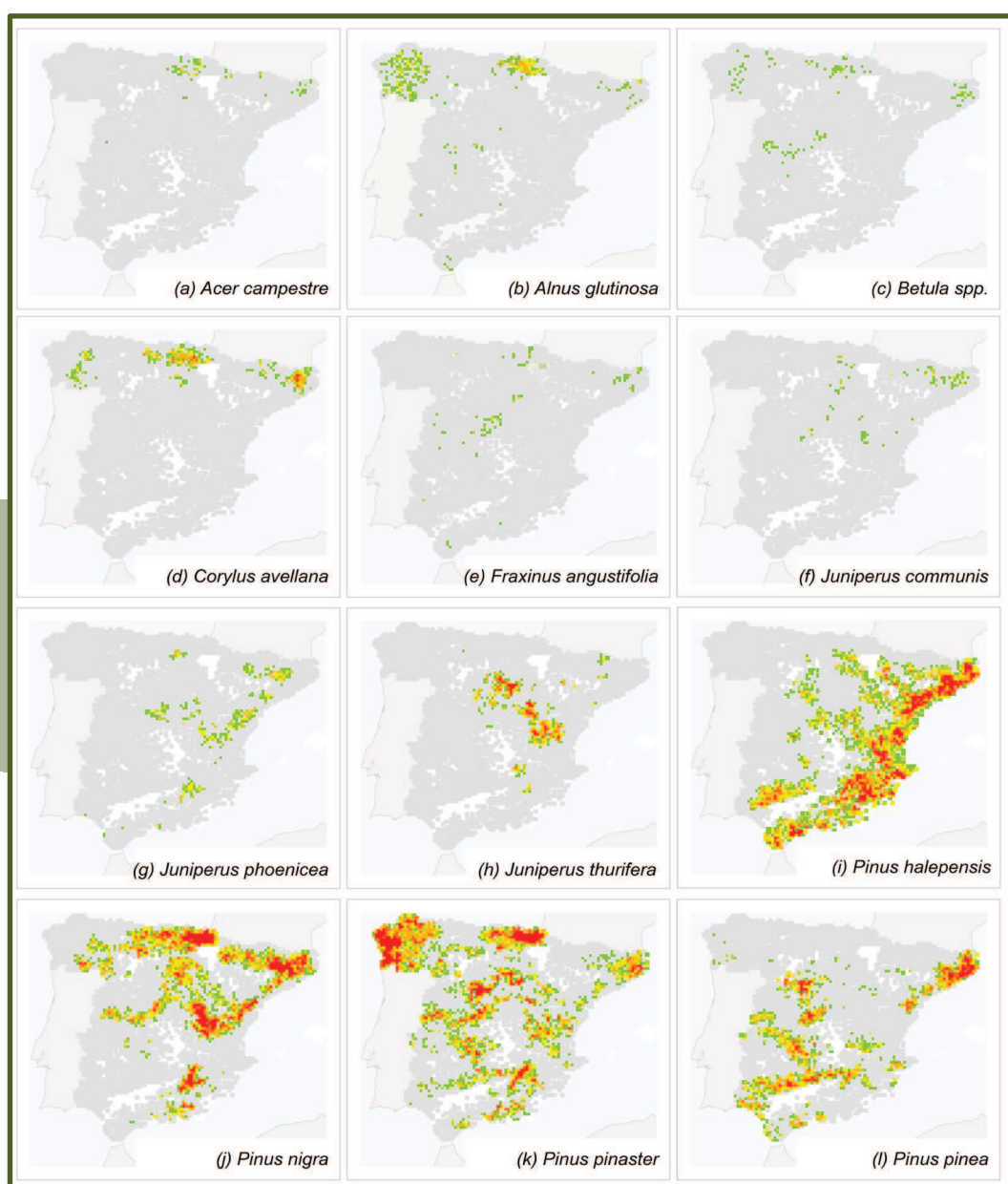


Figura 9A. Número de parcelas ocupadas cada km² en píxeles de 10 × 10 km en el año 2100, bajo un para un escenario climático de referencia de alta concentración de CO₂ (escenario WRE750, Wigley et al. 1996) y 20% de pérdida de hábitat (al azar): (a) *Acer campestre*, (b) *Alnus glutinosa*, (c) *Betula* spp., (d) *Corylus avellana*, (e) *Fraxinus angustifolia*, (f) *Juniperus communis*, (g) *Juniperus phoenicea*, (h) *Juniperus thurifera*, (i) *Pinus halepensis*, (j) *Pinus nigra*, (k) *Pinus pinaster*, (l) *Pinus pinea*, (m) *Pinus sylvestris*, (n) *Prunus* spp., (o) *Quercus canariensis*, (p) *Quercus faginea*, (q) *Quercus ilex*, (r) *Quercus petraea*, (s) *Quercus pyrenaica*, (t) *Quercus robur*, (u) *Quercus suber*, (v) *Salix* spp. y (w) *Tilia* spp.

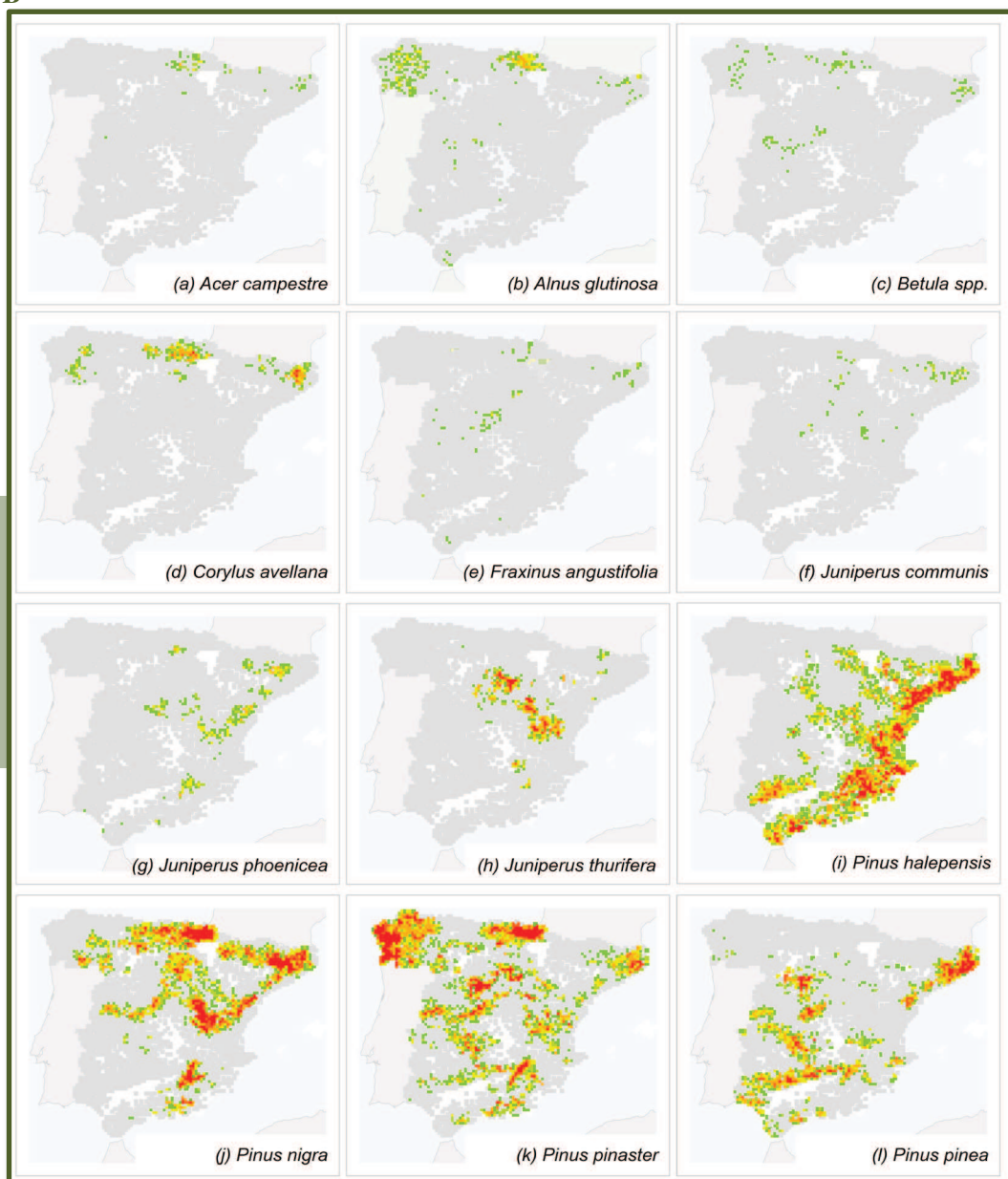
distribución de especies integrando datos experimentales supervivencia para las especies *Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster*, usando variables climáticas para escenarios de cambio climático A2 HadCM3 para el año 2020, 2050 y 2080.

En Benito-Garzón et al. (2013) se realizaron modelos de distribución de especies basados en modelos no paramétricos de crecimiento y mortalidad. Estos modelos fueron calibrados con medidas repetidas de diámetro a la altura de pecho para 40,721 árboles distribuidos en 45,301 parcelas. En este trabajo se consideran 11 especies arbóreas del segundo y tercer Inventario Forestal Nacional, que tiene un periodo medio de muestreo medio de 11 años. En los modelos de crecimiento y mortalidad se consideraron variables climáticas interpoladas a partir de Sánchez Palomares et al. (1999), topográficas obtenidas de STRM V1 (Shuttle Radar Topographic Mission, <http://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>) y estructurales obtenidas a partir del Inventario Forestal nacional (Villaescusa & Díaz 1998, Villanueva 2004). Para comparar con los resultados de Benito-Garzón

et al. (2008) y realizar estimaciones bajo escenarios de cambio climático también se parametrizaron modelos usando solo variables climáticas del escenario A2 del modelo de circulación climática HadCM3, usando el algoritmo *random forest* (Breiman 2001).

García-Valdés et al. (2013). Los SPOM (“*Stochastic Patch Occupancy Models*”) nos permiten medir y simular los procesos de colonización y extinción local de distintas especies en función de las características de los distintos lugares donde ocurren estas colonizaciones y extinciones. Las características utilizadas en este trabajo incluyen la estructura espacial de las especies (i.e. distancia entre poblaciones) y las características ambientales en cada una de las zonas donde se producen estos eventos demográficos. Después de ser calibrados, dichos modelos se pueden utilizar para simular la dinámica metapoblacional de cada especie a lo largo del tiempo. Estas simulaciones incluyen, entre otras ventajas, la estocasticidad inherente a los sistemas biológicos. Los datos de colonizaciones y extinciones locales necesarios para calibrar estos modelos se pueden

Figura 9B



Fuente: Adaptado de García-Valdés et al. (en preparación).

obtener registrando la presencia y ausencia de las especies en un número suficiente de puntos del territorio, y en al menos dos momentos en el tiempo. Los inventarios forestales sistemáticos han demostrado ser una fuente de datos muy útil para la calibración de estos modelos. En García-Valdés et al. (2013) se utilizó un SPOM calibrado con datos del segundo (Villaescusa & Díaz 1998) y tercer (Villanueva 2004) inventario forestal nacional para simular las distribuciones futuras de las especies más comunes de árboles en la España peninsular. Los datos climáticos se obtuvieron del ensamblaje de varios Modelos de Circulación General (ver Fordham et al. 2012) para un escenario climático de referencia de alta concentración de CO₂ (escenario WRE750, Wigley et al. 1996). Al mismo tiempo estas simulaciones se compararon con otras simulaciones en las que el clima se mantuvo constante en los valores actuales para simular un escenario de clima estable que sirviera de referencia. Los análisis se realizaron a una resolución de 1 km² en todas las zonas actualmente ocupadas por bosque, y los resultados se utilizaron para crear mapas de las distribución futura de cada especie en cada uno de los dos escenarios climáticos posibles (cambio climático y clima estable), y para crear gráficos de la evolución en los niveles de frecuencia de cada especie en el conjunto de los bosques (porcentaje del área de los bosques con presencia de cada especie), desde el año 2000 hasta finales de siglo.

En García-Valdés et al. (2015) se calibró un SPOM para las 23 especies de árboles más comunes en la España peninsular y se estudió el efecto combinado que el cambio climático y la pérdida de hábitat (i.e. destrucción de bosque) puede tener en sus distribuciones. En este trabajo se estudiaron cuatro patrones espaciales de destrucción de hábitat para simular distintos niveles de fragmentación: destrucción al azar, destrucción espacialmente agregada en torno a un único punto, destrucción espacialmente agregada en torno a 100 puntos distintos el territorio y destrucción espacialmente sesgada hacia zonas que en la actualidad tiene un alto impacto humano (i.e. alto Índice de Influencia Humana, WCS 2005). Para cada patrón de destrucción del hábitat se simulaban escenarios de pérdida del hábitat del 20%, 40%, 60% y 80% del área actual. Un procedimiento parecido se utilizó para simular la creación o restauración de nuevas zonas de hábitat como medida para contrarrestar los efectos negativos del cambio climático.

■ Agradecimientos

Agradecemos al Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA) el acceso a información del segundo y tercer Inventario Forestal. Estas investigaciones son el resultado de diferentes proyectos de investigación: MEC-INTERBOS3-CGL2008-04503-C03-03 (MCI), INIA-SUM2008-00004-C03-01 y CAM-REMEDINAL-2. (S2009/AMB-1783).

■ Referencias bibliográficas

- Alía R, García del Barrio JM, Iglesias S, Mancha JA, de Miguel J, Nicolás JL, Pérez-Martín F, Sánchez de Ron D (2009) *Regiones de procedencia de especies forestales en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid
- Alía R, Moro-Serrano J, Notivol E (2001) Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris*) provenances in Spain: Growth traits and survival. *Silva Fennica* 35:27-38
- Alia R, Moro J, Denis JB (1997) Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1548-1559
- Anderson JT, Willis JH, Mitchell-Olds T (2011) Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends in Genetics* 27:258-266
- Araujo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22:42-47
- Benito-Garzón M, Alía R, Robson TM, Zavala MA (2011) Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20:766-778
- Benito-Garzón M, de Dios RS, Ollero HS (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11:169-178
- Benito-Garzón M, Ruiz-Benito P, Zavala MA (2013) Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 22:1141-1151
- Breiman L (2001) Random forests. *Machine Learning* 45:5-32
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sánchez G, Peñuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:1474-1478
- Cassini MH (2013) *Distribution ecology: From individual habitat use to species biogeographical range*. Springer, UK
- Christensen JH, Hewitson B., Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli RK, Kwon WT, Laprise, R., Magaña Rueda V, Mearns L, Menéndez CG, Räisänen J, Rinke, A, Sarr A, Whetton P (2007) Regional climate projections. En: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL, editores. *Climate change 2007: The physical science bases*. Cambridge University Press, Cambridge & Nueva York. pp. 847-943
- Dawson TP, Jackson ST, House JJ, Prentice IC, Mace GM (2011) Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332:53-58

- Dietze MC, Moorcroft PR (2011) Tree mortality in the Eastern and Central United States: patterns and drivers. *Global Change Biology* 17:3312-3326
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:677-697
- Fordham DA, Wigley TML, Watts MJ, Brook BW (2012) Strengthening forecasts of climate change impacts with multi-model ensemble averaged projections using MAGICC/SCENGEN 5.3. *Ecography* 35:4-8
- García-Valdés R, Svenning JC, Zavala MA, Purves DW, Araújo MB (2015). Evaluating the combined effects of climate and land-use change on tree species distributions. *Journal of Applied Ecology* 52: 902-912
- García-Valdés R, Zavala MA, Araújo MB, Purves DW (2013) Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology* 101:441-453
- Garland T, Kelly SA (2006) Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology* 209:2344-2361
- Gómez-Aparicio L, García-Valdés R, Ruiz-Benito P, Zavala MA (2011) Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution* 24:694-701
- IPCC (2007) *Climate change 2007: Synthesis report*. Cambridge University Press, Cambridge
- Keenan T, Maria Serra J, Lloret F, Ninyerola M, Sabaté S (2011) Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO₂ matters! *Global Change Biology* 17:565-579
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, García-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolstrom M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709
- Lines ER, Coomes DA, Purves DW (2010) Influences of forest structure, climate and species composition on tree mortality across the Eastern US. *Plos One* 5:e13212
- Martínez-Vilalta J, López BC, Adell N, Badiella L, Ninyerola M (2008) Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14:2868-2881
- McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS (2001) *Climate Change 2001: Impacts, adaptation & vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Press CU editor, UK
- Montoya D, Rodríguez MA, Zavala MA, Hawkins BA (2007) Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography* 30:173-182
- OSE (2011) *Biodiversidad en España: Base para la sostenibilidad ante el cambio global*. Mundiprensa, España
- Purves DW, Zavala MA, Ogle K, Prieto F, Benayas JMR (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77:77-97
- Ruiz-Benito P, Herrero A, Zavala MA (2013a) Vulnerabilidad de los bosques Ibéricos frente al cambio climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas* 22:21-28
- Ruiz-Benito P, Lines ER, Gómez-Aparicio L, Zavala MA, Coomes DA (2013b) Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *Plos One* 8:e56843
- Ruiz de la Torre J (2001) *Mapa Forestal de España escala 1:200.000*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid
- Sánchez Palomares O, Sánchez Serrano F, Carretero P (1999) *Modelos y Cartografía de estimaciones climáticas termoplumiométricas para España peninsular*. INIA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhard M, Ewert F, Glendining M, House JI, Kankaanpää S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabaté S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310:1333-1337
- Villaescusa R, Díaz R (1998) *Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996)*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Villanueva JA (2004) *Tercer Inventario Forestal Nacional (1997-2007)*. Comunidad de Madrid. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- WCS (2005) *Global Human Influence Index (HII) Dataset (Geographic)*. Wildlife Conservation Society and Center for International Earth Science Information Network. Columbia University. NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC). Estados Unidos. Disponible en: <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v2-human-influence-index-geographic> Último acceso 20 de Diciembre de 2013
- Wigley TML, Richels R, Edmonds JA (1996) Economic and environmental choices in the stabilization of atmospheric CO₂ concentrations. *Nature* 379:240-243