

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 22(3):21-28 [Septiembre-Diciembre 2013]
Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.04Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Vulnerabilidad de los bosques españoles frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos

P. Ruiz-Benito^{1,2,*}, A. Herrero¹, M.A. Zavala¹

(1) Forest Ecology and Restoration Group, Department of Life Sciences, Science Building, University of Alcalá, Campus Universitario, 28871 Alcalá de Henares (Madrid), Spain

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

* Autor de correspondencia: Paloma Ruiz-Benito [palomaruibenito@gmail.com]

> Recibido el 19 de noviembre de 2013, aceptado el 20 de noviembre de 2013.

Ruiz-Benito, P., Herrero, A., Zavala, M.A. 2013. Vulnerabilidad de los bosques españoles frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas* 22(3):21-28. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.04

Los bosques son ecosistemas fundamentales en la generación de servicios ecosistémicos y, por tanto, para el bienestar humano. El cambio global (incluyendo cambio climático y cambios en el uso del suelo) puede, sin embargo, alterar la dinámica y el funcionamiento de los ecosistemas, afectando al futuro suministro de servicios ecosistémicos. La vulnerabilidad frente al cambio global depende de la exposición (magnitud del cambio), la sensibilidad (susceptibilidad al cambio), y la capacidad de adaptación (habilidad para ajustarse al cambio) de las especies. En el presente trabajo presentamos diversas aproximaciones de modelización que permiten analizar los diferentes componentes de la vulnerabilidad, e incluimos ejemplos desarrollados para bosques de la península Ibérica. A pesar de estos avances, la evidencia empírica y teórica para integrar los impactos potenciales (i.e. incluyendo la exposición y la sensibilidad) y la capacidad de adaptación de las especies, es escasa. Por ello, para una adecuada evaluación sería necesario mejorar el conocimiento existente sobre la sensibilidad y capacidad de adaptación de las especies y su respuesta frente a cambios ambientales extremos (por ejemplo, mediante redes de seguimiento a largo plazo), integrando adecuadamente la información obtenida en modelos que incluyan procesos basados en diferentes niveles de organización biológica, desde procesos fisiológicos a modelos agregados de distribución de especies.

Palabras clave: capacidad de adaptación; diversidad; exposición; funcionamiento ecosistémico; sensibilidad.**Ruiz-Benito, P., Herrero, A., Zavala, M.A. 2013. Vulnerability of Spanish forests under climatic change: evaluation through models. *Ecosistemas* 22(3):21-28. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.04**

Forest ecosystems contribute to human well-being providing critical ecosystem services. Global change (including climate and land-use changes), however, can alter ecosystem functioning and structure, even jeopardizing the future supply of ecosystem services. Vulnerability to global change depends on exposition (magnitude of the change), sensitivity (susceptibility to the change), and adaptive capacity (ability to adjust to the change) of the species. Here, we summarize diverse modeling approaches to analyze the different components of vulnerability, providing specific examples focused on Iberian forests. Despite of these advances, our empirical and theoretical ability to provide integrated assessments of potential impacts (i.e. including both exposition and sensitivity) of climate change and adaptive capacity is still very limited. An adequate estimation of vulnerability requires improving our knowledge about the adaptive capacity of species and their response to extreme environmental changes (e.g. through long-term monitoring networks), as well as integrating the knowledge obtained from models developed at different levels of biological organization, from physiological process-based models to aggregated species distribution models.

Key words: adaptation capacity; diversity; ecosystem functioning; exposition, sensibility.

Introducción

Los bosques cubren actualmente más del 30 % de la superficie terrestre (FAO 2012), albergan cerca de dos tercios de la biodiversidad mundial (Millennium Ecosystem Assessment 2005), y proporcionan servicios ecosistémicos fundamentales para el bienestar humano (Gamfeldt et al. 2013). Los servicios ecosistémicos abarcan desde el aprovisionamiento de madera y otros productos no madereros (FAO 2009; Ojea et al. 2012) hasta servicios de regulación como los relativos al ciclo del carbono y al clima (Dixon et al. 1994; Canadell y Raupach 2008; Pan et al. 2011). En general, el concepto de servicio ecosistémico viene determinado por el beneficio que el ser humano obtiene de los ecosistemas (ver Fig. 1). La composición y estructura de los bosques determina el suministro de estos servicios ecosistémicos, que a su vez dependen de procesos clave como la dispersión, la regeneración, el cre-

cimiento o la mortalidad (ver fig. 1 y cuadro 1). La dinámica forestal, el funcionamiento de los ecosistemas y el suministro de servicios ecosistémicos puede verse alterado por el cambio global de forma directa (e.g. a través de alteraciones en el clima y cambios en el uso del suelo, Schröter et al. 2005) o indirectamente (e.g. mediante pérdidas en la biodiversidad, Maestre et al. 2012; Ruiz-Benito et al. en prensa). Algunos estudios sugieren que el cambio climático puede alterar el funcionamiento de ecosistemas forestales, así como la composición y distribución de especies (e.g. Hansen et al. 2001; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Sin embargo, la integración de los numerosos factores ambientales de cambio y el conocimiento de su efecto en la composición y distribución de especies es todavía muy limitado, y requiere de un esfuerzo integrado de observación, experimentación y modelización (e.g. Aber et al. 2001; Pearson y Dawson 2003).

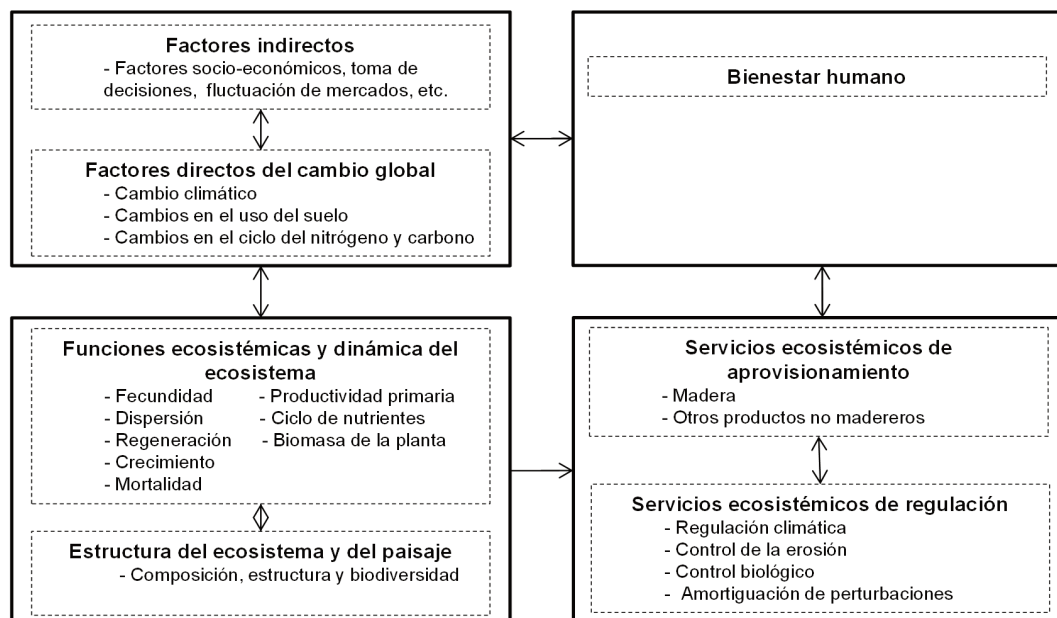


Figura 1. Circuito de retroalimentación general que considera el modo en que factores directos e indirectos modifican el funcionamiento y estructura de los bosques, y estos a su vez el aprovisionamiento y regulación de servicios ecosistémicos y, por tanto, el bienestar humano. Adaptado de Carpenter et al. (2009) y Evaluación de Ecosistemas del Milenio (Millennium Ecosystem Assessment 2003), con ejemplos para bosques.

Cuadro 1. Glosario de términos usados en la presente revisión, adaptados de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio (Millennium Ecosystem Assessment 2003; Millennium Ecosystem Assessment 2005), el IPCC (IPCC 2007) y otros autores (Tilman 2001; Dawson et al. 2011).

Adaptación: la adaptación al cambio climático se refiere a los ajustes en sistemas humanos o naturales como respuesta a estímulos climáticos proyectados o reales, o sus efectos, que pueden moderar el daño o aprovechar sus aspectos beneficiosos.

Biodiversidad: diversidad de todos los organismos y ecosistemas a diferentes escalas espaciales, de genes a biomas.

Diversidad funcional: rango y valor de los rasgos de especies y organismos que influyen en el funcionamiento del ecosistema.

Factor directo e indirecto de cambio: los factores de cambio son aquellos que producen una alteración en el ecosistema, siendo los directos los que la producen inequívocamente, y por tanto, se pueden identificar y medir con distintos grados de precisión. Los factores indirectos actúan más difusamente, produciendo cambios en uno o más factores directos, estableciéndose su influencia permite comprender su efecto sobre los factores directos.

Funcionamiento del ecosistema: la tasa, el nivel o la dinámica temporal de uno o más procesos ecosistémicos como, por ejemplo, la productividad primaria, la biomasa de la planta o el reciclado de nutrientes.

Impacto: efecto específico y cuantificable en ecosistemas, especies o poblaciones a cambios ambientales, considerando la exposición y la sensibilidad.

Servicio ecosistémico: beneficios que la sociedad obtiene de los ecosistemas.

Vulnerabilidad: grado en el que un ecosistema, especie o población es susceptible, e incapaz de hacer frente, a los efectos de una variación en las condiciones ambientales. La vulnerabilidad consta de tres componentes: exposición (magnitud de cambio ambiental), sensibilidad (susceptibilidad frente al cambio), y la capacidad de adaptación (habilidad para ajustarse al cambio).

Evaluación de impactos y vulnerabilidades de los bosques Ibéricos ante el cambio global

El cambio climático constituye una de las principales amenazas para el mantenimiento de la estructura y dinámica de los bosques Ibéricos (MMA 2008; Serrada et al. 2011). Los escenarios de cambio climático prevén un aumento de las temperaturas en la península ibérica (Christensen et al. 2007). A pesar de que las predicciones sobre los cambios en la precipitación no son tan claras, se prevé un aumento de su variabilidad, con un marcado descenso en la precipitación en el sur de la península (Christensen et al. 2007). Estos cambios en el clima medio, junto al incremento previsto en la frecuencia de eventos climáticos extremos como las sequías severas, pueden aumentar el estrés hídrico produciendo impactos negativos sobre unos sistemas ya de por sí limitados por la sequía estival y con un alto riesgo de erosión y desertificación (WWF 2012). De hecho, 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). Además, la península ibérica alberga el límite meridional de algunas especies forestales ampliamente distribuidas en Europa, en las que se podría ver particularmente alterada su distribución (Hampe y Petit 2005; Jump et al. 2009). Un aumento del estrés hídrico asociado debido a un incremento en la temperatura y sequías más prolongadas e intensas podría conducir a cambios en procesos demográficos como la mortalidad (Carnicer et al. 2011; Ruiz-Benito et al. 2013b) o la regeneración (e.g. Matías et al. 2011), lo que podría conllevar alteraciones en la vegetación a escalas espaciales amplias (Jump et al. 2009).

En el caso de los ecosistemas forestales, la vulnerabilidad se puede definir como el grado de amenaza respecto a que determinadas especies, o sus poblaciones, sufran una reducción en su tamaño poblacional, vigor, variabilidad genética, o incluso la extinción a causa de cambios en las condiciones ambientales y recursos disponibles (e.g. un aumento en la frecuencia de sequías extremas o aumentos en la competencia, Dawson et al. 2011). La vulnerabilidad consta de tres componentes: exposición, sensibilidad y capacidad de adaptación (ver Cuadro 1 y Fig. 2). Todos ellos son particularmente relevantes en el caso de los bosques Ibéricos por su localización geográfica y condicionantes ecológicos e históricos (e.g. Costa et al. 1997; Schröter et al. 2005).

La **exposición** se refiere a la magnitud y permanencia del cambio de las condiciones ambientales que pueden eventualmente afectar a las poblaciones de una determinada especie (Fig. 2). Los escenarios de cambio climático, basados en diferentes proyecciones climáticas de modelos de circulación generales proporcionan una importante herramienta para analizar el grado de exposición (i.e. proporcionan el cambio en las condiciones climáticas bajo diferentes escenarios de cambio). Sin embargo, es necesario tener en cuenta la resolución espacial de los modelos climáticos, ya que, por ejemplo, las diferentes poblaciones de una especie pueden diferir en su exposición debido a diferentes condiciones climáticas a pequeña escala (e.g. De Frenne et al. 2013; Herrero et al. 2013a). En la península ibérica los escenarios predicen aumentos en la temperatura de en torno a 2 °C cada 20 años en verano y, aunque las predicciones para la precipitación son menos uniformes, se proyectan descensos en la precipitación, particularmente en la precipitación de primavera (De Castro et al. 2005). La mayor parte de los modelos usados para medir la exposición al cambio climático usan datos derivados de las proyecciones de cambio climático (e.g. escenarios regionalizados de cambio climático, e.g. Brunet et al. 2009).

En cuanto a la **sensibilidad**, esta se podría definir como 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 (Dawson et al. 2011). Las especies más sensibles son propensas a tener menor supervivencia o fecundidad; de forma que, por ejemplo, especies más resistentes a la sequía pueden verse favorecidas bajo un escenario de incremento de la aridez, alterando así la composición y estructura de las comunidades (Herrero et al. 2013b). La sensibilidad depende de diferentes factores como la ecofisiología, los ciclos biológicos y las preferencias climáticas de las especies. Por lo tanto, la sensibilidad puede ser explorada y estimada mediante el uso tanto de estudios observacionales y experimentales, como de técnicas de modelización (Dawson et al. 2011). Las aproximaciones más tradicionales de modelización consideran que el cambio climático podría causar cambios proporcionales en los rangos de distribución de las especies (e.g. modelos de distribución de especies, Araujo y New 2007). Los modelos bioclimáticos, ampliamente usados para modelizar los cambios en la distribución de las especies en escenarios futuros, tienen como una de sus principales limitaciones ignorar las interacciones entre las especies que pueden modular las dinámicas de persistencia o extinción (Hampe y Jump, 2011). Sin embargo, las interacciones bióticas y las condiciones microclimáticas podrían favorecer la persistencia de las especies aún bajo importantes cambios climáticos (e.g. Lloret et al. 2012), por lo que modificaciones de los modelos bioclimáticos con un mayor realismo biológico pueden usarse para integrar la sensibilidad de las especies y la exposición al cambio climático (e.g. Dawson et al. 2011; Keenan et al. 2011).

Por último, la **capacidad de adaptación** representa los ajustes en sistemas naturales o humanos en respuesta a cambios ambientales (IPCC 2007). Por tanto, es un concepto que integra diferentes mecanismos de respuesta de un sistema frente a un impacto y que incluye, entre otros, la adaptación biológica por selección natural. Las especies pueden responder a cambios ambientales drásticos tolerando los mismos, colonizando hábitats o migrando hacia zonas más favorables ambientalmente, o extinguiéndose (Dawson et al. 2011). Así, la plasticidad fenotípica, la adaptación local, la variabilidad genética, y el potencial evolutivo son factores que determinan la capacidad de adaptación, así como la capacidad de dispersión y colonización, y los procesos de migración. En este contexto, la limitada capacidad de dispersión de las especies forestales y sus largos ciclos de vida pueden dificultar adaptaciones rápidas a las variaciones ambientales (Jump y Peñuelas 2005; Jump et al. 2006). La capacidad adaptativa de las especies puede estimarse usando tanto estudios experimentales como observacionales, mediante la aplicación de diferentes técnicas de seguimiento y de modelización (Dawson et al. 2011). Por otra parte, dentro de la capacidad de adaptación se pueden considerar igualmente procesos y actuaciones antrópicos como la selvicultura, que implementa planes para la adaptación de los sistemas forestales al cambio climático (Lindner et al. 2010).

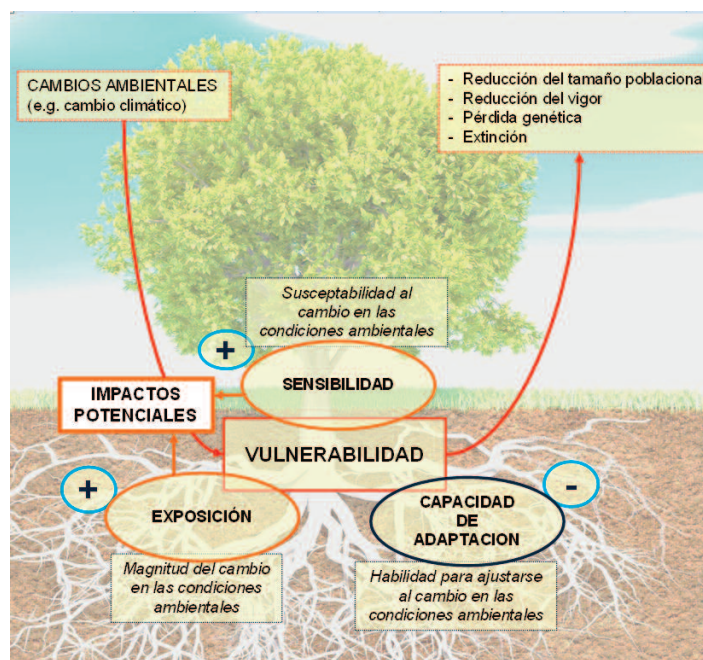


Figura 2. Esquema conceptual de los factores subyacentes a la vulnerabilidad y su efecto sobre las especies o poblaciones, así como los tres componentes que determinan la vulnerabilidad (en azul se muestra si la correlación entre la vulnerabilidad y la componente es positiva (+) o negativa (-)).

Aplicación de modelos para la evaluación de la vulnerabilidad de bosques Ibéricos

El análisis de los diferentes componentes de la vulnerabilidad de los ecosistemas frente al cambio climático puede realizarse usando datos y aproximaciones metodológicas muy variadas (ver Tabla 1). Así, la evaluación de la **exposición** de las especies y poblaciones al cambio climático se lleva a cabo a menudo mediante el uso de los *Modelos de Distribución de Especies* (MDE). Los MDE permiten predecir los cambios en los rangos de distribución de las especies bajo escenarios de cambio climático e identificar zonas particularmente vulnerables (Benito-Garzón et al. 2008; Tabla 1). Los MDE tradicionales relacionan las condiciones climáticas con los rangos de distribución de las especies (i.e. presencia-absencia o abundancia), proyectando los cambios esperados en la distribución de estas especies bajo escenarios de cambio climático (i.e. considerando únicamente cambios proporcionales al cambio en las condiciones climáticas; e.g. Araujo y New 2007). Estos MDE tradicionales han sido ampliamente usados para simular disminuciones en el área potencial de las especies, identificando especies que pueden ser potencialmente más vulnerables por cambios en las condiciones climáticas (Benito-Garzón et al. 2008). De esta forma, Benito-Garzón et al. (2008) mostró que las coníferas de montaña podrían ser particularmente vulnerables a los efectos potenciales del cambio climático (con reducciones entre el 91 y el 99% para el año 2080). Además, la aplicación de MDE parametrizados para plantas en Europa ha identificado la región Mediterránea y las zonas de montaña como particularmente vulnerables a los efectos negativos del cambio climático (Schröter et al. 2005; Thuiller et al. 2005).

La estimación de la sensibilidad para determinar la vulnerabilidad de una determinada especie, puede realizarse usando modelos fenomenológicos o correlacionales parametrizados con datos observacionales. Los datos observacionales pueden abarcar escalas espaciales y temporales dispares; desde inventarios forestales que abarcan regiones enteras hasta observaciones dendrocronológicas que consideran escalas temporales de decenas o cientos de años (ver Tabla 1, e.g. Speer 2010). Las técnicas estadísticas pueden ir desde modelos lineales generales o modelos lineales generalizados hasta modelos mixtos o modelos aditivos

Tabla 1. Selección de diferentes técnicas de modelización aplicadas en la península Ibérica que pueden ser usados para evaluar las diferentes componentes de la vulnerabilidad: exposición, sensibilidad, impacto potencial (exposición + sensibilidad) y/o capacidad de adaptación.

Componente vulnerabilidad	Modelo	Referencia	Variable respuesta	Técnica estadística	Datos	Componentes de escala		Resultado
						Extensión	Nivel, grano y número de especies	
Exposición	Modelo de distribución de especies (MDE)	Benito-Garzón et al. (2008)	Rango de distribución de la especie	Algoritmo "random forests"	Obs. (IFN)	Península Ibérica	Rejilla 1 km ² (20 especies)	Reducción en el rango de distribución de las especies bajo escenarios de cambio climático, especialmente las coníferas de montaña
Impacto potencial	MDE parametrizados con crecimiento y mortalidad	Benito-Garzón et al. (2013)	Crecimiento, mortalidad y rango de distribución de la especie	Algoritmo "random forests"	Obs. (IFN)	España continental	Parcela IFN, 1 km ² , 11 especies	Bajo escenarios de cambio climático, un aumento del crecimiento puede verse contrarrestado por un aumento en la mortalidad. Los MDE incluyendo demografía predijeron mayores reducciones en el límite sur de distribución de las especies, ya algunas expansiones en el límite norte
Sensibilidad	Modelo estocástico dinámico de ocupación de teselas	Purves et al. (2007)	Rango de distribución, parametrizado con dispersión y establecimiento Efecto de la dispersión	Parametrización con estadística Bayesiana	Obs. (IFN)	España continental	Parcela IFN, 1 km ² , 3 especies	Diferentes respuestas especie-específicas, con diferentes interacciones entre dispersión, características ambientales, y tolerancia fisiológica.
Impacto potencial	Modelo estocástico dinámico de ocupación de teselas	García-Valdés et al. (2013)	Rango de distribución, parametrizado con colonización y extinción	Parametrización con estadística Bayesiana	Obs. (IFN)	España continental	Parcela IFN, 1 km ² , 10 especies	Sin cambio climático, se espera una expansión de las especies. Bajo escenarios de cambio climático, tres de las 10 especies estudiadas verían reducidos sus rangos de distribución
Sensibilidad	Modelos no lineales	Ruiz-Benito et al. (2013b)	Mortalidad arbórea	Regresión logística parametrizada con estadística Bayesiana	Obs. (IFN)	España continental	Árbol IFN, 1 km ² , 11 especies	Se observó un aumento de la mortalidad a mayores temperaturas. Además, la interacción entre la competencia y el clima sugiere que los efectos negativos del clima en la mortalidad se ven amplificados a niveles altos de competencia
Sensibilidad	Modelos no lineales	Gómez-Aparicio et al. (2011)	Crecimiento arbóreo	Modelos no lineales estimados por máxima verosimilitud	Obs. (IFN)	España continental	Árbol IFN, 1 km ² , 15 especies	Bajo cambio climático puede ocurrir un descenso en el crecimiento, y un aumento de la sensibilidad a la competencia, excepto bosques Atlánticos del norte
Sensibilidad	Modelo biogeoquímico basado en procesos	Sabaté et al. (2002)	Crecimiento arbóreo	GOTILWA +	Obs. (cuatro sitios en España)	España continental e Italia	Parcela, 4 especies en España (5 especies en total)	Mayor productividad bajo escenarios de cambio climático, debido a la respuesta de mayor concentración de dióxido de carbono atmosférico.
Impacto potencial	Modelos mixtos	Ruiz-Benito et al. (datos sin publicar)	Cambios en área basal respecto cambio climático reciente	Modelos mixtos	Obs. (IFN)	España, Alemania, Finlandia	Parcela IFN, 1 km ² , no nivel especies	El efecto directo del cambio climático reciente en los cambios en biomasa fue relativamente bajo, pero se observaron importantes interacciones con la estructura del rodal y el clima medio. Los efectos positivos de aumentos en temperatura (entre los dos inventarios) fueron más fuertes en masas relativamente jóvenes y zonas húmedas.
Impacto potencial	MDE Modelo biogeoquímico basado en procesos	Keenan et al. (2011)	Rango de distribución y crecimiento	9 técnicas usando BIOMOD, combinándolos en 1 modelo GOTILWA +	Obs. (IFN)	España continental	Parcela IFN, 1 km ² , 3 especies	Los modelos basados en proceso predicen un incremento en la productividad (en parte debida a efectos de fertilización por aumento de CO ₂ atmosférico), lo que contrasta con las reducciones predichas para la idoneidad de hábitat bajo cambio climático.
Sensibilidad	Modelos lineales	Linares et al. (2009)	Crecimiento arbóreo (i.e. incremento en área basal)	Modelo autorregresivo y correlaciones	Obs. (seis sitios en gradiente altitudinal)	España continental	Árbol, 2 especies	El aumento en la densificación en bosques de Abies pinsapo aumento la sensibilidad de esta especie a condiciones climáticas más áridas.
Vulnerabilidad (Impacto potencial y capacidad de adaptación)	MDE parametrizados con plasticidad y adaptación local	Benito-Garzón et al. (2011)	Supervivencia y rango de distribución de la especie	Algoritmo "random forests"	Obs. (IFN) Experimentales (common-garden)	Península Ibérica	Parcelas regiones procedencia (2 especies)	Importantes diferencias en rangos de distribución respecto bajo escenarios de cambio climático a los MDE tradicionales calibrados con presencia-ausencia

generalizados (Ruiz-Benito et al. 2013a). Otros modelos no lineales son modelos construidos específicamente usando aproximaciones específicas de máxima verosimilitud o estadística Bayesiana, donde el parámetro puede ser informativo del proceso biológico a representar (Burnham y Anderson 2002; Bolker 2008). Usando este tipo de técnicas de parametrización (i.e. desde modelos lineales a no lineales), el clima se puede incluir como una variable explicativa de los diferentes componentes de la sensibilidad (e.g. crecimiento, supervivencia, regeneración), de forma que a falta de mejor información se pueden utilizar las condiciones climáticas actuales como un sustituto del clima en condiciones futuras (e.g. Gómez-Aparicio et al. 2011; Ruiz-Benito et al. 2013b). Otra manera de incluir los efectos del cambio climático se basa en incluir el cambio en los regímenes climáticos (e.g. temperatura o precipitación) en el periodo de estudio respecto al clima medio observado en un periodo de referencia (e.g. Vayreda et al. 2012; Ruiz-Benito et al. datos sin publicar). Por otra parte, la correlación entre series dendrocronológicas estandarizadas de crecimiento radial y series de variables climáticas para las especies puede usarse como un indicador de la sensibilidad climática de las mismas (e.g. Linares et al. 2009).

Una alternativa a los modelos correlacionales o fenomenológicos descritos en el párrafo anterior, son los *modelos mecanicistas* o *modelos basados en proceso*. Estos modelos consideran los procesos subyacentes que dan lugar a un determinado patrón (Landsberg 1986), permitiendo inferir los efectos en la estructura y dinámica a nivel de bosque, a partir de niveles de organización menores como por ejemplo a nivel fisiológico (e.g. Zavala 2004) o a nivel demográfico (Zavala et al. 2007; Díaz-Sierra et al. 2010). Así, este tipo de modelos pueden emplearse para realizar predicciones más precisas de procesos fisiológicos clave, como por ejemplo la vulnerabilidad hidráulica o el crecimiento arbóreo (e.g. Martínez-Vilalta et al. 2002; Sabaté et al. 2002). Así, Keenan et al. (2011) utilizaron el modelo GOTILWA + para simular el crecimiento arbóreo incluyendo el efecto fertilizante del CO₂, y una combinación de MDEs para estimar cambios en la distribución de varias especies arbóreas. Las fuertes contracciones en los rangos de distribución de las especies arbóreas estimadas mediante los MDE, contrastan con los aumentos en el crecimiento predichos por GOTILWA +. Las diferencias entre las dos técnicas se podrían deber a que los MDE tienden a sobreestimar reducciones en el rango de distribución bajo escenarios de cambio climático, en parte debido a no tener en cuenta los efectos de fertilización de CO₂ como los modelos basados en procesos.

El análisis de los **impactos potenciales**, incluyendo tanto la exposición como la sensibilidad, puede hacerse usando *MDE más realistas biológicamente* (e.g. Purves et al. 2007; Montoya et al. 2009). Los MDE tradicionales, i.e. parametrizados con datos climáticos y presencia/ausencia de especies, presentan una serie de asunciones, como por ejemplo: (i) no incluyen interacciones bióticas entre especies (e.g. competencia o facilitación); (ii) no consideran el grado de ocurrencia de una especie respecto a las zonas circundantes (i.e. el grado de ocurrencia puede verse favorecido si esta ocurre en zonas cercanas); (iii) no incluyen la capacidad de dispersión de las especies. Sin embargo, modificaciones de los MDE pueden usarse para evaluar: (i) los **impactos potenciales** del cambio climático, introduciendo por ejemplo el efecto de las variaciones en el crecimiento y la mortalidad en los rangos de distribución de las especies (Benito-Garzón et al. 2013), o el equilibrio de las especies con el clima incluyendo tasas de colonización y extinción (García-Valdés et al. 2013); o (ii) la capacidad de adaptación de las especies, introduciendo la plasticidad fenotípica y la adaptación local de las especies (Benito-Garzón et al. 2011). En la **figura 3** se muestra un ejemplo de como la distribución de especies actual puede variar para el año 2100 incluyendo las tasas de colonización y extinción de las especies, con y sin cambio climático (García-Valdés et al. 2013).

Respecto a la **capacidad de adaptación**, los modelos permiten incorporar mecanismos como la plasticidad, la demografía o

la capacidad de dispersión que pueden ayudarnos a comprender la capacidad de acomodación del sistema ante un impacto. Por ejemplo, los estudios basados en ensayos de procedencia aportan abundante información sobre adaptación y plasticidad fenotípica de especies arbóreas, ya que consideran la procedencia genética de una determinada especie, sub-especie o población (e.g. Alía et al. 2009). En este sentido, Benito-Garzón et al. (2011) registraron menores reducciones en el rango de especies arbóreas al parametrizar los MDE tradicionales con datos procedentes de ensayos de procedencia que incorporan la plasticidad en la respuesta de las especies y los procesos de adaptación local. Sin embargo, no existen ensayos de procedencia para la mayor parte de especies forestales y el conocimiento acerca de la respuesta de las especies a rangos climáticos fuera de su área de distribución es muy escaso. Además, a pesar que las variaciones genéticas dentro de una especie a lo largo de gradientes ambientales son comunes, se desconoce la relación entre los genotipos y el grado de adaptación local (Alberto et al. 2013). En este contexto, la aplicación de MDE más realistas desde el punto de vista biológico y otros modelos espacialmente explícitos (Purves et al. 2007) permiten incluir aspectos clave respecto a la capacidad de respuesta de las especies, tales como la influencia del modo de dispersión de las especies arbóreas en su vulnerabilidad (Montoya et al. 2008; García-Valdés et al. 2013). Así, un mayor conocimiento sobre la frecuencia de los eventos de dispersión de larga distancia es fundamental a la hora de evaluar la capacidad de migración de las especies, particularmente en paisajes fragmentados (Dawson et al. 2011). Todo lo anterior sugiere la importancia de ampliar redes de muestreo para obtener datos observacionales a largo plazo, permitiendo analizar la respuesta poblacional de las especies frente a cambios ambientales extremos (Lloret et al. 2012). En este contexto, los estudios a largo plazo son particularmente necesarios para detectar posibles mecanismos de compensación demográfica, como un mayor reclutamiento que compense las pérdidas debidas a una alta mortalidad, o la persistencia de la especie por la longevidad de individuos adultos (Doak y Morris 2010; Lloret et al. 2012).

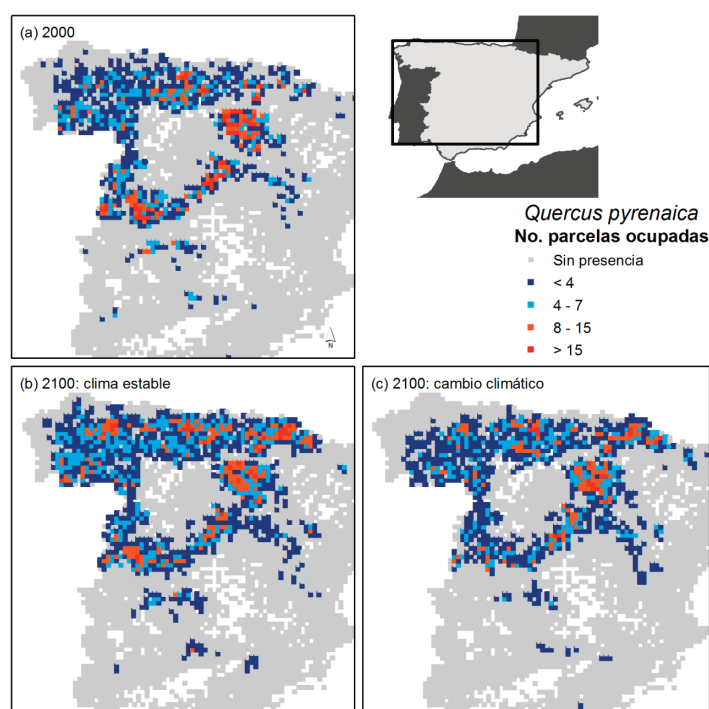


Figura 3. Porcentaje de parcelas ocupadas por *Quercus pyrenaica* en: (a) las condiciones climáticas presentes (i.e. año 2000), (b) las condiciones futuras para el año 2100 sin cambio climático, y (c) las condiciones futuras para el año 2100 con cambio climático. Datos obtenidos a partir de SPOM (Stochastic Patch Occupancy Models) y ver detalles de las proyecciones en García-Valdés et al. (2013).

Conclusiones

El presente estudio revisa algunos de los modelos existentes para pronosticar, analizar y/o evaluar los diferentes componentes de la vulnerabilidad al cambio global (i.e. exposición, sensibilidad y capacidad de adaptación). Las aproximaciones de modelización existentes generalmente proporcionan información sobre uno o varios componentes de la vulnerabilidad al cambio climático, pero es difícil encontrar modelos que integren la exposición al cambio climático, la sensibilidad de las especies o poblaciones y/o su capacidad de adaptación (ver [Tabla 1](#)). Por una parte, conocer los impactos potenciales del cambio climático es particularmente difícil debido a que la península ibérica se prevén cambios en el clima medio (e.g. aumento de temperatura), pero también en la intensidad y frecuencia de eventos extremos (e.g. sequías, [IPCC, 2007](#)), que pueden tener efectos difícilmente predecibles sobre las especies (e.g. [Lloret et al. 2012](#)) y causar cambios importantes a nivel de comunidad ([Jump et al. 2009](#)). Por otra parte, los impactos potenciales en las especies no dependen únicamente de las condiciones climáticas, sino de procesos interactivos (e.g. interacciones entre el clima y la competencia) que pueden causar efectos no proporcionales sobre los diferentes componentes de la sensibilidad de las especies como la productividad o la mortalidad (e.g. [Linares et al. 2010](#); [Vayreda et al. 2012](#); [Ruiz-Benito et al. 2013b](#)). Además, otros procesos pueden causar importantes modificaciones en la abundancia y distribución de especies, desde por ejemplo interacciones planta-suelo ([McCarthy-Neumann e Ibáñez, 2012](#)), procesos a diferentes niveles tróficos ([Harrington et al. 1999](#)) o efectos competitivos especie-específicos ([Gomez-Aparicio et al. 2011](#)); hasta posibles cambios en la frecuencia e intensidad del régimen de incendios ([Pausas 2004](#); [Pausas et al. 2008](#)) o cambios en el uso del suelo ([Thuiller et al. 2008](#)). El trabajo de [Benito-Garzón et al. \(2011\)](#) supone una evaluación de la vulnerabilidad a nivel de especie, ya que integra la exposición (magnitud del cambio), la sensibilidad (respuesta al cambio), y la capacidad de adaptación mediante la introducción de la información de las regiones de procedencia. Estos resultados ponen de manifiesto la necesidad de mejorar nuestro conocimiento sobre los procesos y mecanismos que determinan la capacidad de adaptación y la sensibilidad de las especies al cambio climático; y que operan a diferentes niveles de organización, desde el nivel de individuo o inferior (e.g. potencial evolutivo y la plasticidad fenotípica, [Alberto et al. 2013](#)) hasta el nivel poblacional (e.g. mecanismos de compensación demográfica y procesos interactivos, [Doak y Morris 2010](#); [Lloret et al. 2012](#)). A pesar de los importantes avances recientes, se pone de manifiesto la necesidad de disponer de redes de seguimiento a largo plazo para comprobar predicciones de experimentos y modelos, y mejorar nuestro conocimiento sobre la sensibilidad y la capacidad de adaptación de las especies frente al cambio climático. La integración de observaciones y modelos es particularmente clave para estudiar la respuesta de los ecosistemas a múltiples factores de cambio, la existencia de umbrales de irreversibilidad, y la resistencia y resiliencia de los ecosistemas como propiedades emergentes de procesos que operan a diferentes niveles de organización y escalas espacio temporales.

Agradecimientos

Esta revisión ha sido financiada por el proyecto REMEDINAL-2 de la Comunidad de Madrid (S2009/AMB-1783) y el proyecto IN-2013-004 de The Leverhulme Trust. Especial agradecimiento al Dr. Raúl García Valdés por facilitarnos información para la realización de la [Figura 3](#).

Referencias

Aber, J., Neilson, R.P., McNulty, S., Lenihan, J.M., Bachelet, D., Drapek, R.J. 2001. Forest processes and global environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors. *BioScience* 51: 735-751.

Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savo-

lainen, O. 2013. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19: 1645-1661.

Alía, R., García del Barrio, J.M., Iglesias, S., Mancha, J.A., de Miguel, J., Nicolás, J.L., Pérez-Martín, F., Sánchez de Ron, D. 2009. *Regiones de procedencia de especies forestales en España*. DGB, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.

Araujo, M.B., New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42-47.

Benito-Garzón, M., de Dios, R.S., Ollero, H.S. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11: 169-178.

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: 766-778.

Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 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.

Bolker, B. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Brunet, M., Casado, M.J., De Castro, M., Galán, P., López, J.A., Martín, J.M., Pastor, A., Petisco, E., Ramos, P., Ribalaygua, J., Rodríguez, E., Sanz, I., Torres, L. 2009. *Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España*. Agencia Espacial de Meteorología (AEMET) Ministerio de Medio Rural y Marino, Madrid, España.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA.

Canadell, J.G., Raupach, M.R. 2008. Managing forests for climate change mitigation. *Science* 320: 1456-1457.

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.

Carpenter, S.R., Mooney, H.A., Agard, J., Capistrano, D., DeFries, R.S., Díaz, S., Dietz, T., Duraipah, A.K., Oteng-Yeboah, A., Pereira, H.M., Perrings, C., Reid, W.V., Sarukhan, J., Scholes, R.J., Whyte, A. 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 1305-1312.

Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioac, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., Whetton, P. 2007. Regional climate projections. En: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (eds.). *Climate change 2007: The physical science bases*, pp. 847-943. Cambridge University Press, Cambridge and New York, UK and USA.

Costa, M., Morla, C., Sáinz, H. 1997. *Los bosques Ibéricos: una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, Barcelona, España.

Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M. 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332: 53-58.

De Castro, M., Martín-Vide, J., Alonso, S. 2005. El clima en España: pasado, presente y escenarios para el siglo XXI. En: Moreno, J. M. (eds.). *Impactos del cambio climático en España*, pp. 1-64. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C.D., Brunet, Jr., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petrik, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, A. 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 18561-18565.

Díaz-Sierra, R., Zavala, M.A., Rietkerk, M. 2010. Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. *Theoretical Population Biology* 77: 131-144.

Dixon, R.K., Solomon, A.M., Brown, S., Houghton, R.A., Trexler, M.C., Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185-190.

Doak, D.F., Morris, W.F. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467: 959-962.

- FAO 2009. *State of the world's forests 2009*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italy.
- FAO 2012. *State of the world's forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italy.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Froberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusinski, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andren, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4: 1340.
- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology* 101: 441-453.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 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., Jump, A.S. 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 313-333.
- Hampe, A., Petit, R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- 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. *BioScience* 51: 765-779.
- Harrington, R., Woiwod, I., Sparks, T. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 146-150.
- Herrero, A., Rigling, A., Zamora, R. 2013a. Varying climate sensitivity at the dry distribution edge of *Pinus sylvestris* and *P. nigra*. *Forest Ecology and Management* 308: 50-61.
- Herrero, A., Castro, J., Zamora, R., Delgado-Huertas, A., Querejeta, J. 2013b. Growth and stable isotope signals associated with drought-related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia* 173: 1613-1624.
- IPCC 2007. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC. Cambridge, UK.
- Jump, A.S., Peñuelas, J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010-1020.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12: 2163-2174.
- Jump, A.S., Mátyás, C., Peñuelas, J. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 694-701.
- Keenan, T., Maria Serra, J., Lloret, F., Ninyerola, M., Sabate, 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.
- Landsberg, J.J. 1986. *Physiological ecology of forest production*. Academic Press, Cambridge, UK.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2009. Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18: 485-497.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98: 592-603.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-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: 698-709.
- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martínez-Vilalta, J., Valladares, F. 2012. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18: 797-805.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., García-Gómez, M., Bowker, M.A., Soliveres, S., Escolar, C., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Gozalo, B., Gallardo, A., Aguilera, L., Arredondo, T., Blones, J., Boeken, B., Bran, D., Conceição, A.A., Cabrera, O., Chaieb, M., Derak, M., Eldridge, D.J., Espinosa, C.I., Florentino, A., Gaitán, J., Gatica, M.G., Ghiloufi, W., Gómez-González, S., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M., Huang, X., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., Miriti, M., Moneris, J., Mau, R.L., Morici, E., Naseri, K., Ospina, A., Polo, V., Prina, A., Pucheta, E., Ramírez-Collantes, D.A., Romao, R., Tighe, M., Torres-Díaz, C., Val, J., Veiga, J.P., Wang, D., Zaady, E. 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214-218.
- Martínez-Vilalta, J., Piñol, J., Beven, K. 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155: 127-147.
- Matías, L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. 2011. Effects of resource availability on plant recruitment at the community level in a Mediterranean mountain ecosystem. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 277-285.
- McCarthy-Neumann, S., Ibáñez, I. 2012. Tree range expansion may be enhanced by escape from negative plant-soil feedbacks. *Ecology* 93: 2637-2649.
- Millennium Ecosystem Assessment 2003. *Ecosystem and human well-being: a framework for assessment*. Island Press, Washington DC., USA.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis*. Island Press, Washington DC., USA.
- MMA 2008. *Plan Nacional de Adaptación al Cambio Climático (PNACC): Marco para la coordinación entre administraciones públicas para las actividades de evaluación de impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático*. Oficina Española de Medio Ambiente, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Montoya, D., Zavala, M.A., Rodríguez, M.A., Purves, D.W. 2008. Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science* 320: 1502-1504.
- Montoya, D., Purves, D.W., Urbieto, I.R., Zavala, M.A. 2009. Do species distribution models explain spatial structure within tree species ranges? *Global Ecology and Biogeography* 18: 662-673.
- Ojea, E., Ruiz-Benito, P., Markanda, A., Zavala, M.A. 2012. Wood provisioning in Mediterranean forests: a bottom up spatial valuation approach. *Forest Policy and Economics* 20: 78-88.
- Pan, Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988-993.
- Pausas, J.G. 2004. Changes in fire and climate in the Eastern Iberian peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change* 63: 337-350.
- Pausas, J.C., Llovet, J., Rodrigo, A., Vallejo, R. 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? - A review. *International Journal of Wildland Fire* 17: 713-723.
- 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: 361-371.
- Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F., Benayas, J.M.R. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97.
- Ruiz-Benito, P., Benito-Garzón, M., García-Valdés, R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A. 2013a. Aplicación de modelos ecológicos para el análisis de la estructura y dinámica de bosques Ibéricos en respuesta al cambio climático. En: Blanco, J.A. (ed.), *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*, pp. 77-107. Omnia Science, Barcelona, España.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Coomes, D.A. 2013b. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PLoS ONE* 8: e56843.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M.A. (en prensa). Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*.
- Sabaté, S., Gracia, C.A., Sánchez, A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendinning, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., 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.
- Serrada, R., Aroca, M. J., Roig, S., Bravo, A., Gómez, V. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático del sector forestal. Notas sobre gestión adaptativa de las masas forestales ante el cambio climático*. V.A. Impresores S.A., Madrid, España.
- Speer, J.H. 2010. *Fundamentals of tree ring research*. The University of Arizona Press, Tucson, USA.
- Thuiller, W., Albert C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137-152.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 8245-8250.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. En: Levin, S.A. (eds.), *Encyclopaedia of biodiversity*, pp. 109-120. Academic Press, San Diego, USA.
- Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., Retana, J. 2012. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18: 1028-1041.
- WWF 2012. *Modelos de dinámica forestal como fuente de información para la adaptación de los bosques al cambio climático. Informe de conclusiones del Taller WWF*. WWF, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, España.
- Zavala, M.A. 2004. Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling* 176: 211-226.
- Zavala, M.A., Angulo, O., de la Parra, R.B., López-Marcos, J.C. 2007. An analytical model of stand dynamics as a function of tree growth, mortality and recruitment: The shade tolerance-stand structure hypothesis revisited. *Journal of Theoretical Biology* 244: 440-450.