

Universidad de Huelva

Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública



Modelización de la distribución potencial de las principales especies arbóreas y sus formaciones forestales en Andalucía (España)

**Memoria para optar al grado de doctor
presentada por:**

Javier López Tirado

Fecha de lectura: 24 de junio de 2016

Bajo la dirección del doctor:

Pablo J. Hidalgo Fernández

Huelva, 2016



MODELIZACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS Y SUS FORMACIONES FORESTALES EN ANDALUCÍA (ESPAÑA)

TESIS DOCTORAL



**Universidad
de Huelva**

Javier López Tirado

Facultad de Ciencias Experimentales

Dpto. de Biología Ambiental y Salud Pública

2016

Universidad de Huelva

Facultad de Ciencias Experimentales

Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública

Programa de Doctorado en Ciencia y Tecnología Industrial y Ambiental



Modelización de la distribución potencial de las principales especies arbóreas y sus formaciones forestales en Andalucía (España)

Memoria para optar al grado de doctor presentada por:

Javier López Tirado

Bajo la dirección del doctor:

Pablo J. Hidalgo Fernández

Fdo.: Javier López Tirado

Fdo.: Pablo J. Hidalgo Fernández

Agradecimientos

La pasión por la naturaleza me viene de siempre. Ya de pequeño las visitas al arroyo Pedroches, en las afueras de Córdoba, se hicieron asiduas. Allí íbamos un grupo de niños, como Juanma y Fran entre otros, donde comenzamos a interactuar con bichos y plantas. Es curioso que este arroyo lleve el mismo nombre de la comarca que vio nacer a mis padres, Félix y Paqui, a los cuales siempre les ha parecido bien todo aquello que me he propuesto. Este trabajo va por ellos y por mi hermano Francisco José, que también me ha tenido que aguantar bastante, como cediéndome la habitación cuando tenía que estudiar.

La realización en sí de esta tesis, tal y como se presenta, se debe principalmente a mi director, el Dr. Pablo J. Hidalgo Fernández, al que agradezco esta oportunidad de dar continuidad a una temática en la que ya se había iniciado, y que me ha permitido conocer, un poquito, una disciplina en auge frente al cambio climático que se presupone en las próximas décadas. También me gustaría recordar a todas aquellas personas que he conocido en la UHU, especialmente Isaías, Cristina y Julio, a las que agradezco su compañerismo y amistad dentro y fuera del despacho, sobretodo en el campo, conociendo el Andévalo.

Quiero agradecer también al Dr. Jesús M. Muñoz Álvarez el haber formado parte de su grupo de investigación en la UCO, donde me inicié en la botánica. Con amigos y compañeros como Manolín, Mañani, Antoñín, Ernesto, “El Pirri”, Kcho, Ana, Juaki, Laura, Rafa Porras, Jorge, Obregón, Gracia, Yolanda, Rosa... pasé unos años de los que creo que todos nos acordamos y acordaremos para siempre.

A Juan José Guerrero y Yolanda Gil por su disponibilidad y aporte de información desde la Junta de Andalucía. Al primero también por darme su opinión y aconsejar en aspectos metodológicos de este trabajo.

A Bartolomeo Schirone por ser mi tutor durante unos meses en la *Università degli studi della Tuscia* (Viterbo, Italia) y particularmente a “Alvin” por su eterna disposición a ayudarme con la burocracia italiana y a darme todas las facilidades para hacerme sentir muy confortable en tan bello país. Nos hemos reído mucho descubriendo los matices del significado entre palabras idénticas o similares en ambas lenguas. Como fruto de nuestra colaboración se expone un artículo en la presente tesis, y estoy seguro de que vendrán más. Allí también he conocido buena gente como Avra, “Gigio”, Marco, Martina, Nisreen, Raffaella... los cuales también han contribuido a que tuviera una bonita estancia.

A mi “pollo” (Kira) por ser más cansina que yo en el campo, siempre dispuesta al paseo por el arroyo Pedroches (o por donde sea), y a mi R19 que aún sigue llevándome a sitios increíbles sin rechistar.

ÍNDICE

1. RESUMEN	7
1.1. Abstract	9
2. INTRODUCCIÓN	13
2.1. Justificación y contexto de la tesis doctoral	13
2.2. Área de estudio	15
2.3. Ecología y distribución de las especies objeto de estudio	16
2.3.1. Coníferas de alta montaña.....	16
2.3.2. Quercíneas arbóreas.....	18
2.3.2.1. Quercíneas arbóreas perennifolias	20
2.3.2.2. Quercíneas arbóreas marcescentes	22
2.3.3. Pinos mediterráneos.....	23
2.4. Particularidades de las coníferas de la alta montaña andaluza	26
2.5. Dehesas de quercíneas	26
2.6. Repoblaciones de pinos mediterráneos.....	28
2.7. El alcornoque (<i>Quercus suber</i> L.) como estudio a nivel de la cuenca mediterránea	30
2.8. Aproximación a la metodología	32
2.8.1. Origen de la información	32
2.8.2. Manejo de la información.....	34
2.8.3. Análisis estadístico	35
3. OBJETIVOS.....	37
3.1. Artículo I	37
3.2. Artículo II	37
3.3. Artículo III	37
3.4. Artículo IV.....	37
4. ARTÍCULO I.- A HIGH RESOLUTION PREDICTIVE MODEL FOR RELICT TREES IN THE MEDITERRANEAN-MOUNTAIN FORESTS (PINUS SYLVESTRIS L., P. NIGRA ARNOLD AND ABIES PINSAPO BOISS.) FROM THE SOUTH OF SPAIN: A RELIABLE MANAGEMENT TOOL FOR REFORESTATION	39
5. ARTÍCULO II.- PREDICTIVE MODELLING OF CLIMAX OAK TREES IN SOUTHERN SPAIN: INSIGHTS IN A SCENARIO OF GLOBAL CHANGE.....	51
6. ARTÍCULO III.- ECOLOGICAL NICHE MODELLING OF THREE MEDITERRANEAN PINE SPECIES IN THE SOUTH OF SPAIN: A TOOL FOR AFFORESTATION/REFORESTATION PROGRAMS IN THE TWENTY-FIRST CENTURY	67

7. ARTÍCULO IV.- A TREE SPECIES RANGE IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE: CORK OAK AS A STUDY CASE FOR THE MEDITERRANEAN BIOME.....	95
8. DISCUSIÓN GENERAL	141
8.1. Distribución actual vs. distribución potencial	141
8.2. Especies en un contexto de cambio climático	143
9. CONCLUSIONES.....	147
9.1. Conclusiones comunes.....	147
9.2. Artículo I	147
9.3. Artículo II	147
9.4. Artículo III	148
9.5. Artículo IV	148
10. CONCLUSIONS.....	149
10.1. Common conclusions	149
10.2. Paper I	149
10.3. Paper II	149
10.4. Paper III	150
10.5. Paper IV	150
11. BIBLIOGRAFÍA.....	151
12. ANEXOS.....	169
12.1. Anexo I: The potential impact of global change on the distribution of <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>P. nigra</i> Arnold and <i>Abies pinsapo</i> Boiss. In the baetic range (Andalusia, Spain): a high resolution predictive model	169

1. RESUMEN

Los modelos de distribución de especies (MDE) son métodos que tienen como objetivo encontrar aquellas áreas geográficas que se ajustan mejor para la presencia de un determinado ser vivo. El rol de los árboles, los cuales ayudan a mantener el equilibrio dentro de los ecosistemas, garantizando la supervivencia de muchas otras formas de vida, hace que este tipo de estudios se focalicen preferentemente en estas especies. En la actualidad, la distribución de muchas especies vegetales es menos extensa de la que tendría en condiciones naturales, hecho principalmente provocado por la mano del hombre. Por otro lado, se espera a lo largo de los próximos años un incremento en la temperatura media, así como variaciones extremas en el régimen de precipitación debido al cambio global provocado por la actividad humana. Estos cambios de las condiciones ambientales, tan bruscos en tan pequeño periodo de tiempo, pueden tener consecuencias importantes en especies con una elevada especificidad ecológica y una variabilidad genética baja. Por el contrario, otras especies con una plasticidad fenotípica alta se podrían ver favorecidas, siendo capaces de adaptarse y expandir su distribución actual. La cuenca mediterránea podría experimentar unos cambios más severos que otras regiones del mundo. Por esto, el área de estudio de este trabajo, localizado en el sur de España y correspondiéndose con la región de Andalucía, es un territorio de alto interés para los estudios de modelización, especialmente por presentar unas condiciones climáticas y orográficas muy extremas dentro de la Península Ibérica.

En el presente trabajo, se han estudiado tres grandes grupos de especies en Andalucía: (i) el artículo I estudia las coníferas de la media y alta montaña. Estas especies han sufrido una reducción de su distribución original en las etapas más recientes de la historia de la Tierra. Las especies estudiadas son *Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis* H. Christ, *P. nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco y *Abies pinsapo* Boiss. Estas especies han quedado actualmente relegadas a enclaves que son idóneos para su desarrollo, pero rodeadas de un territorio inhóspito. (ii) Las quercíneas arbóreas de Andalucía son abordadas en el artículo II, estas son *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp, *Q. suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. pyrenaica* Willd. y *Q. canariensis* Willd. Los *Quercus* son las especies más frecuentes en las áreas mejor conservadas de la cuenca mediterránea, por lo que se deben entender sus cambios potenciales en la distribución con el objetivo de protegerlas. (iii) En el artículo III se discute la tendencia de la distribución potencial en tres pinos de distribución mediterránea (*Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill. y *P. pinaster* Aiton). Los pinos son la fuente de distintos tipos de materia prima, lo que ha

llevado a su introducción en distintas regiones del mundo, con un objetivo de reforestación y explotación.

Como temática un tanto especial se presenta el artículo IV, ya que está centrado en la modelización de *Q. suber* en su área de distribución al completo, es decir, la cuenca mediterránea. Este estudio se ha llevado a cabo con un grupo de investigación de la Universidad de la Tuscia (Italia). Esta especie es clave en muchas zonas desde Portugal hasta el este del territorio estudiado, sustentando una alta biodiversidad, procesos ecológicos y como importante fuente de ingresos.

En el artículo I solo se ha estudiado la distribución potencial en el presente, si bien una aproximación a la distribución potencial del futuro fue realizada y se presenta como anexo I. El resto de artículos sí han incluido este argumento a lo largo del siglo XXI; en el artículo II se ha estudiado un escenario intermedio en cuanto a las condiciones climáticas esperadas y finalmente en los artículos III y IV se han estudiado y comparado distintos escenarios.

La metodología ha sido llevada a cabo mediante ArcGIS 10 (ESRI, 2010) y SPSS Statistics 20 (IBM, 2011). Se ha hecho una malla de puntos con una resolución de 200-250 m para los artículos I, II y III y aproximadamente de 1000 m para el artículo IV. Estas mallas de puntos contienen información sobre las variables independientes (climáticas, topográficas y edafológicas), así como datos de presencia y ausencia de las especies a modelizar. La técnica usada para los tres primeros artículos ha sido la Regresión Logística (RL), mientras que para el artículo IV se han utilizado hasta ocho métodos o modelos distintos.

La distribución potencial hallada en el presente para las coníferas relictas de la alta montaña andaluza (artículo I) ha sido, como ya se ha indicado, mayor que la distribución actual. Por suerte, la especie más amenazada (*A. pinsapo*) es más abundante en la actualidad que hace varias décadas cuando se talaban los árboles para usarlos como leña. En el artículo II se observa como cuatro de las cinco especies estudiadas van perdiendo área potencial a lo largo del siglo XXI. *Quercus suber*, *Q. faginea* y *Q. canariensis* sufren una reducción bastante severa, mientras que *Q. pyrenaica*, a pesar de verse reducida su potencialidad, puede encontrar refugio en altitud. Por el contrario, *Q. ilex* subsp. *ballota* muestra un comportamiento contrario a las demás, viéndose favorecido por el cambio climático y expandiendo su potencialidad. Los pinos de distribución mediterránea muestran también tendencias dispares, mientras que la potencialidad de *P. pinea* se podría expandir hacia el este de la región, *P. halepensis* y *P. pinaster* reducirían su área de distribución. Finalmente, en el artículo IV destaca la importante reducción de potencialidad de *Q. suber* a lo largo del siglo XXI

en la cuenca mediterránea. Este resultado es consistente con el pronóstico hecho para la especie en Andalucía del artículo II.

El estudio de modelización de las principales especies arbóreas en Andalucía se ha realizado con una alta precisión como así demuestran los métodos de validación, por lo que se erige como una herramienta prometedora para el desarrollo de programas de manejo, conservación y reforestación.

1.1. Abstract

Species distribution models (SDMs) are feasible methods for projecting theoretical responses of living beings occurrence. The major interest is focused on trees, which regulate the equilibrium within ecosystems and guarantee the survival of many life forms on the Earth. Nowadays, the current distribution areas of the species are usually smaller than the original natural distribution as the forests have undergone human-induced clearance. Moreover, the projection of an increase in mean temperatures and extreme variations in rainfall patterns by effect of global change could be expected in the next decades. These changes can have severe consequences on species with a high specific ecology and a poor gene pool, which could probably undergo a reduction in the distribution or even extinction. In contrast, species with a high phenotypic plasticity may be able to adapt to the changes and consequently spread its current potential distribution. The Mediterranean basin may undergo more marked stressing shifts than other areas in the world. This is true especially for the study area (southern Spain, Andalusia), which exhibits the greatest climate and relief extremes in the Iberian Peninsula.

In the present work, three groups of species have been studied in Andalusia: (i) Chapter I studies mid-high mountain conifers which have suffered a contraction of the original distribution in a recent stage of the Earth's history. They are *Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis* H. Christ, *P. nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco and *Abies pinsapo* Boiss. These species grow in enclaves of suitable environmental conditions surrounded by an inhospitable regional climate. (ii) Chapter II encompasses five oak trees such as, *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp, *Q. suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. pyrenaica* Willd. and *Q. canariensis* Willd. Oaks are the most frequent trees in the better preserved areas of the Mediterranean basin; therefore, it is essential to understand potential shifts in their distribution for proper management and protection. (iii) Chapter III discusses the potential trends of three

Mediterranean pines (*Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill. and *P. pinaster* Aiton). Pines constitute a useful source of various types of raw materials, which has led to their increasing introduction around the world.

As special issue, chapter IV is focused on *Q. suber* along the Mediterranean basin. This study has been carried out together our colleagues of University of Tuscia (Italy). *Quercus suber* is a keystone species of many landscapes, sustaining a rich biodiversity, ecological processes and economic incomes.

In the case of chapter I, only the present potential distribution was studied, although an approach to the potential distribution along the 21st century was carried out. This last study is introduced as Annex I. The remaining chapters included the matter of potential distribution in a context of global change in the next decades. Chapter II studied one scenario, whereas chapter III and IV went deeper studying and comparing scenarios.

Methodology was developed by means of ArcGIS 10 (ESRI, 2010) and SPSS Statistics 20 (IBM, 2011). A grid of points with a resolution of 200-250 m (chapters I to III) and around 1000 m (chapter IV) were made. Data on environmental (climatic and topographic) and edaphic conditions, together with presence/absence of the target species, were associated to each point. The method used for the first three chapters was Logistic Regression (LR). For chapter IV, eight different methods were tested.

Relict trees potential distribution at present was found to be larger than the current one in chapter I. This is consistent with the abovementioned anthropogenic influence. Fortunately, the most restricted species, *A. pinsapo*, is today more abundant than several decades ago when it was used for firewood. Four of the five oaks in chapter II exhibited a gradual narrower potential distribution along the 21st century. *Quercus suber*, *Q. faginea* and *Q. canariensis* underwent a drastic potential reduction; on the other hand, *Q. pyrenaica* might find shelter at higher elevations. In contrast, *Q. ilex* subsp. *ballota* exhibited the opposite trend and was favoured by projected global warming. In chapter III, during the 21st century, *P. pinea* could expand its potential area eastwards. *Pinus halepensis* and *P. pinaster* could exhibit the opposite trend (especially the latter, which might find shelter at higher elevations). Finally, chapter IV highlights a broad contraction of *Q. suber* potential range over the 21st century in the Mediterranean basin.

This study has allowed an accurate prediction of the potential distribution of the studied species and is therefore a promising, potentially effective tool for developing high-resolution management, conservation and reforestation programmes.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Justificación y contexto de la tesis doctoral

El Modelo de Distribución de Especies (MDE) o Modelo de Nicho Ecológico (MNE) es un método que se usa para asociar la distribución actual de una especie (variable dependiente) con sus preferencias abióticas (variables independientes), con el objetivo de proyectar una distribución de aquellas áreas más idóneas (Olden et al., 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Araùjo & Guisan, 2006; Elith et al., 2006; Mellert et al., 2011). Es una técnica que ha estado en auge desde las últimas décadas del siglo XX, ya que se encuentra asociada a la preocupación que la comunidad científica tiene por el impacto del cambio climático. La actual distribución de las especies vegetales queda alterada de una forma muy importante por la mano del hombre, que se ha valido de la naturaleza explotando sus recursos y modificando el territorio con la creación de infraestructuras y el establecimiento de cultivos principalmente. Por otro lado, las predicciones futuras en el aumento de la temperatura media y en los eventos torrenciales (Giorgi & Lionello, 2008; García-Ruiz et al., 2011; IPCC, 2013) han dado lugar al estudio de este impacto en numerosas especies de distintas regiones del mundo. Se prevé una disminución en la distribución potencial de aquellas especies con una ecología muy específica, mientras que podrían verse favorecidas aquellas más versátiles. La cuenca mediterránea, donde se incluye en gran parte la Península Ibérica, podría sufrir a lo largo del siglo XXI unas condiciones de estrés que podrían alterar los ecosistemas terrestres (Márquez et al., 2011). Además, la extrema orografía del sur de la Península Ibérica hace de ella un escenario idóneo para el estudio de la distribución potencial de las especies forestales más significativas ya que son numerosos los nichos que podrían servir de refugio para estas especies.

No solo las proyecciones en el futuro son interesantes para tratar de entender la dinámica de las especies respecto al cambio climático, sino que la distribución potencial en el presente es también importante. En la actualidad, la fragmentación del territorio es muy elevada. El ser humano ha influido negativamente en la flora y vegetación causando discontinuidad en la distribución de especies y cambios en las condiciones ambientales que han derivado en una pérdida de hábitat (Ibáñez et al., 2014). Estos cambios pueden tener consecuencias importantes en aquellas especies que poseen una alta especificidad ecológica y una pobre reserva genética, lo cual podría derivar en la extinción de las mismas (Leakey &

Levin, 1996; Dirzo & Raven, 2003; Thuiller et al., 2011). Por el contrario, especies con una alta plasticidad fenotípica podrían adaptarse al cambio climático (Nicotra et al., 2010).

En la provincia de Huelva hay una predominancia de suelos de carácter ácido, que junto con una precipitación anual bastante elevada (alrededor de los 800 mm), hace de este territorio un lugar bastante idóneo para el alcornoque. Por ello, un primer estudio de modelización de esta especie se llevó a cabo en la provincia (Hidalgo et al., 2008). A raíz de él, son diversas las especies que se han estudiado en la presente tesis doctoral y que se pueden agrupar en tres grandes grupos: (i) coníferas de la alta montaña del sureste peninsular, (ii) quercíneas arbóreas perennifolias y marcescentes y (iii) pináceas termófilas de distribución mediterránea. Estos tres grupos se han estudiado dentro de los límites administrativos de la región de Andalucía, donde conforman la gran mayoría del paisaje forestal. A su vez, cada grupo ha sido enfocado desde un punto de vista diferente, en función del papel que juega en el territorio estudiado. Para finalizar, la colaboración realizada con investigadores de la *Università degli studi della Tuscia* (Viterbo, Italia) nos ha permitido volver a estudiar al alcornoque en toda su distribución, esto es, a lo largo de la cuenca mediterránea.

Las coníferas de la alta montaña andaluza, por lo general, se encuentran relegadas al límite más meridional de su distribución. De este modo, las predicciones del cambio climático podrían tener sobre ellas consecuencias muy drásticas, por lo que se debe trabajar con un objetivo más conservacionista que forestal.

En el ámbito de esta tesis las frondosas que dominan son las quercíneas, es decir, especies pertenecientes al género *Quercus*. Hasta cinco especies arbóreas están presentes, pudiendo ser de hoja perenne o caduca (concretamente marcescente). Este tipo de arbolado tiene un alto valor ecológico, principalmente porque son las principales especies que componen la etapa climácica y por tanto dan lugar a los bosques (Rivas-Martínez, 1987; Valle, 2004). Las quercíneas también promueven el motor económico de Andalucía, ya que el manejo de sus bosques ha dado lugar a las dehesas, que se abordarán más adelante. Sin duda, este trabajo podría contribuir a la reforestación de tantas formaciones de quercíneas afectadas por *la seca*, que perjudica especialmente a la encina.

El último grupo de especies estudiadas se corresponde con pinos de distribución mediterránea. Existen vastas repoblaciones de pinos con un óptimo más termófilo que aquel de los pinos de alta montaña. Se pueden encontrar a lo largo de todo el territorio, ya que desde principios del siglo XIX, en el Espacio Natural Protegido de Doñana (Muñoz Reinoso, 2003), y durante el siglo XX estas especies fueron repobladas a lo largo de la geografía

española (Montero, 1997; Zavala & Zea, 2004; López González, 2007; Muñoz Álvarez, 2010, González-Muñoz et al., 2014). En la actualidad es difícil conocer su distribución natural real, debido también a la difusión de otras civilizaciones previas. El estudio de este grupo de pináceas, las cuales se han explotado, ya sea por el fruto, por la madera o por la resina, presenta un interés más puramente de manejo forestal.

Gran parte de las formaciones forestales estudiadas están protegidas por la Directiva 92/43/CEE de Hábitats como tipos de hábitats naturales de interés comunitario; estos son: **2270.** Dunas con bosques de *Pinus pinea* y/o *Pinus pinaster*, **6310.** Dehesas perennifolias de *Quercus* spp., **9230.** Robledales galaico-portugueses con *Quercus robur* y *Quercus pyrenaica*, **9240.** Robledales ibéricos de *Quercus faginea* y *Quercus canariensis*, **9330.** Alcornocales de *Quercus suber*, **9340.** Encinares de *Quercus ilex* y *Quercus rotundifolia*, **9520.** Abetales de *Abies pinsapo*, **9530.** Pinares (sud-)mediterráneos de pinos negros endémicos y **9540.** Pinares mediterráneos de pinos mesogeanos endémicos.

En la presente tesis doctoral se ha usado un tipo de Modelo Linear Generalizado (MLG), concretamente la Regresión Logística (RL), que en función de la variable dependiente puede dar lugar a dos tipos de RL: Regresión Logística Binaria (RLB) cuando la variable dependiente presenta dos categorías o Regresión Logística Multinomial (RLM) cuando la variable dependiente presenta más de dos categorías. Mediante la fórmula de RL se obtienen unos resultados siempre entre 0 y 1, siendo el primero nulo para la presencia de la especie y el último el ideal. Posteriores aplicaciones de esta fórmula a escenarios de cambio climático permiten obtener otros mapas de idoneidad en el futuro.

2.2. Área de estudio

El área de estudio de la presente tesis doctoral es la comunidad autónoma de Andalucía (Fig. 1), la cual se localiza en el sur de España. Esta región linda con Portugal por el oeste, con otras comunidades autónomas españolas como son Extremadura, Castilla La Mancha y Murcia por el norte y el océano Atlántico y mar Mediterráneo por el sur y este. En total consta de unos 8,7 millones de hectáreas y presenta una diversidad orográfica tan extrema, que da lugar a episodios también extremos en las dos variables más importantes para el modelado de las especies: la temperatura y la precipitación. Esta última es especialmente significativa, ya que uno de los puntos más lluviosos y el más seco de la Península Ibérica se

encuentran en Andalucía. De este modo, se trata de un territorio muy propicio para el estudio del impacto del cambio global en la distribución de las especies.

Se podría decir que Andalucía está compuesta por tres grandes superficies (Fig. 1). Las dos primeras son zonas de montaña. Sierra Morena se encuentra formando una banda en el norte de Andalucía, desde la provincia de Huelva hasta la de Jaén. Esta cordillera se formó durante la orogenia Hercínica, en el periodo Carbonífero Superior. Su máxima altitud ronda los 1.300 m s.n.m. y se compone en su mayoría de suelos de carácter ácido. La segunda formación a reseñar es la Cordillera Bética, localizada en el este de Andalucía. Esta formación geológica es más reciente que la anterior, provocada por la orogenia Alpina. En esta cordillera está el punto más alto de la Península Ibérica, el Mulhacén (3.479 m s.n.m.) en Sierra Nevada, que a su vez dista de la costa tan solo 35 km. Al contrario que Sierra Morena, esta cordillera está compuesta principalmente de roca caliza, por lo que sus suelos son predominantemente de carácter básico. Ambas cordilleras están separadas por la Depresión del Guadalquivir, una zona de relieve más suave y suelo margoso que comienza de forma restringida en el noreste de Andalucía y se va ensanchando hacia el suroeste. Es un territorio tradicionalmente agrícola, por lo que la presencia de vegetación natural es meramente testimonial.

Otros territorios de menor superficie, pero reseñables por la importancia en esta tesis sobre todo desde un punto de vista biogeográfico, son el sector Aljibico y el sector Almeriense. El primero de ellos se localiza en el suroeste de Andalucía. Es una zona termófila e influenciada por la proximidad del océano Atlántico y mar Mediterráneo. Éstos aportan la humedad necesaria para mantener un ambiente que da lugar a una zona con cierto carácter subtropical y que presenta una flora muy singular. Por otra parte, la zona almeriense se encuentra en el este de Andalucía. Se trata de una zona donde la precipitación anual es muy baja (en torno a 250-300 mm) por lo que la flora y vegetación también es bastante particular y más propia de ambientes semidesérticos.

2.3. Ecología y distribución de las especies objeto de estudio

2.3.1. Coníferas de alta montaña

Las coníferas que actualmente habitan la alta montaña en Andalucía se encuentran agrupadas en la mitad este de la región, en zonas donde la cordillera Bética

alcanza las cotas más altas. Estas son: el pino albar (*Pinus sylvestris* L.), el pino salgareño (*P. nigra* Arnold) y el pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.). Todas ellas tienen un rango altitudinal medio que varía entre los 1100 y 1900 m s.n.m. aproximadamente, por lo que sus poblaciones podrían correr peligro si se confirman las predicciones de cambio climático.

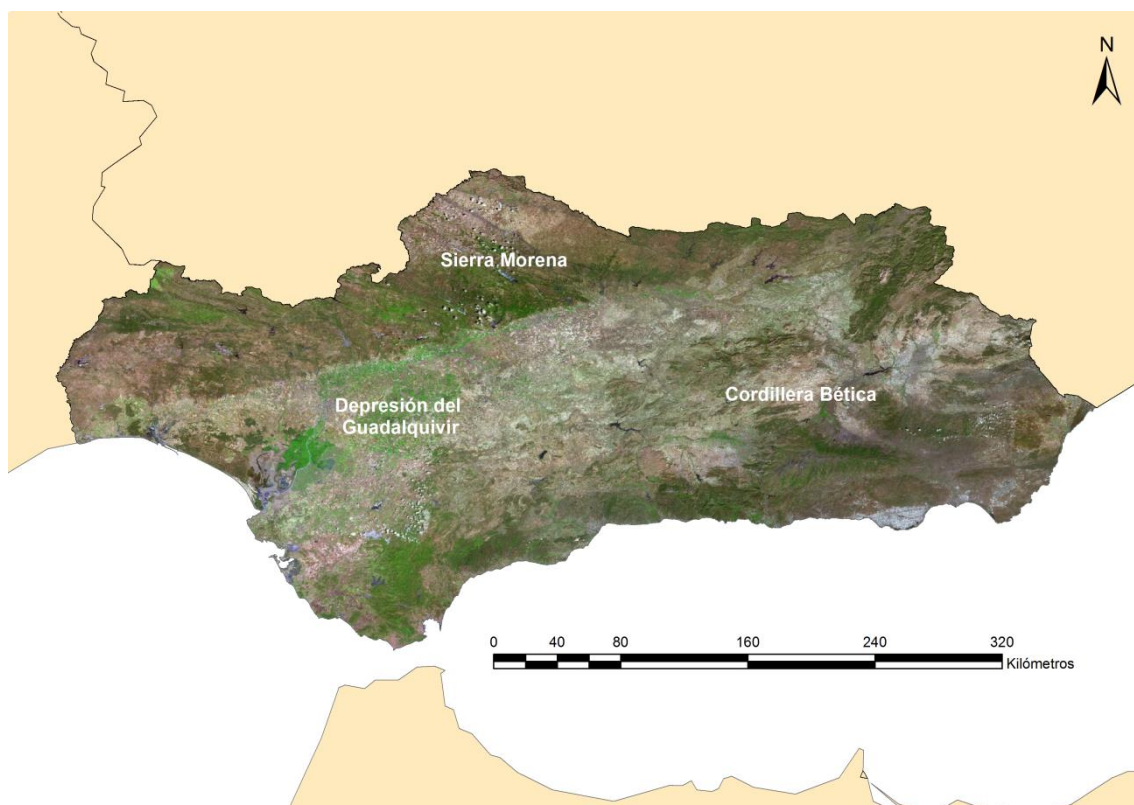


Figura 1.- Área de estudio (elaboración propia a partir de la ortofoto PNOA máxima actualidad del servicio WMS de la REDIAM).

El pino albar es la especie con una altitud media mayor de las tres especies. En el área de estudio, sus principales poblaciones se desarrollan en zonas calcáreo-dolomíticas y rocas metamórficas, si bien en el resto de España también se puede observar en sustratos de naturaleza ácida. Es un pino fácilmente identificable por los tonos anaranjados de la parte superior del tronco y de las ramas principales del árbol, que se aprecian fácilmente con el desprendimiento de la corteza. Habita en Europa y gran parte de Asia y ha sido ampliamente repoblado en la Península Ibérica. Necesita de suelos con cierta humedad y soporta muy bien las heladas y fríos invernales. En Andalucía se localiza principalmente en la provincia de

Granada: Sierra Nevada y Sierra de Baza (Costa Tenorio et al., 2005), donde las repoblaciones son numerosas.

El pino salgareño es capaz de soportar unas condiciones de aridez más fuertes que el pino albar. En el territorio estudiado crece principalmente en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas sobre suelos calcáreo-dolomíticos, aunque al igual que el pino albar puede desarrollarse en suelos ácidos. En su límite superior entra en contacto con el pino albar (López González, 2007). Esta especie sufrió una fuerte sobreexplotación a partir del siglo XIX, por lo que parte de los bosques originales se han perdido. Además, se han llevado a cabo reforestaciones por lo que, al igual que la gran mayoría de pinos, se hace bastante difícil saber en la actualidad su distribución natural con precisión (Gómez-Aparicio et al., 2009).

Con respecto al pinsapo, las poblaciones de mayor importancia quedan relegadas al Parque Natural Sierra de las Nieves, Parque Natural Sierra de Grazalema y al Paraje Natural Los Reales de Sierra Bermeja, en las provincias de Cádiz y Málaga. Habita en laderas y cumbres de montaña pudiendo alcanzar los 1900 m s.n.m., si bien puede bajar a los 300 m s.n.m. refugiado en barrancos y zonas húmedas. De forma natural el pinsapo se desarrolla sobre calizas, calizas dolomíticas y peridotitas. Los pinsapares se han explotado tradicionalmente en especial para la obtención de leña. Por suerte, a partir de la segunda mitad del siglo XX se han realizado programas de conservación y de nuevo ha ido recuperando su distribución natural (Ruiz de la Torre et al., 1994; Linares and Carreira, 2009). En la actualidad la distribución de pinsapo ocupa entre 3600 y 5000 hectáreas (Fernández-Cancio et al., 2007; Linares et al., 2010).

2.3.2. Quercíneas arbóreas

Las coníferas de alta montaña habitan principalmente en la zona oriental de Andalucía, donde el relieve es más abrupto, el suelo más pobre, es decir, donde predominan los afloramientos rocosos, y las condiciones climáticas son más adversas. En estos territorios no son tan competitivas las quercíneas que, sin embargo, encuentran su óptimo en la parte más occidental de Andalucía. Por tanto, en terrenos de menor orografía, altitud y climatología más suave, como son principalmente la Depresión del Guadalquivir y Sierra Morena, dominan las formaciones de *Quercus*.

Hasta cinco especies de quercíneas arbóreas se encuentran en Andalucía (las dos especies más frecuentes son aquellas perennifolias: la encina (*Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.)



Figura 2.- De arriba a abajo: Pinsapar en la cara norte de la Serranía de Ronda (Málaga), repoblación de pino albar en Sierra Nevada (Granada) y repoblación de pino salgareño en Sierra Mágina (Jaén). Fotos de Javier López Tirado.

Samp.) y el alcornoque (*Q. suber* L.). Son especies que han desarrollado diversas adaptaciones para superar la sequía estival y aprovechar al máximo los periodos más favorables (Muñoz Álvarez, 2010). A estas le siguen otras de carácter marcescente: el quejigo (*Q. faginea* Lam.), el melojo (*Q. pyrenaica* Willd.) y el roble andaluz o quejigo moruno (*Q. canariensis* Willd.). Son especies que se desarrollan sobre zonas con más humedad y precipitación que las quercíneas esclerófilas y generalmente a mayores altitudes. Las diferentes exigencias ecológicas de cada especie no exigen que haya zonas de transición donde lógicamente aparezcan formaciones mixtas.

2.3.2.1. Quercíneas arbóreas perennifolias

La encina es una especie típicamente mediterránea que, debido a su gran plasticidad ecológica, presenta el área de distribución más amplia. A las ya mencionadas adaptaciones para soportar la sequía estival, se le une la gran resistencia a las bajas temperaturas invernales. Además, su carácter indiferente al tipo de sustrato, hace de esta especie una colonizadora de casi cualquier tipo de territorio. Tan solo las zonas costeras, donde parece ser más competitivo el alcornoque, y la alta montaña del mundo Bético suponen un reto para el establecimiento de la encina.

El alcornoque presenta una especificidad ecológica más patente que la encina. Se podría decir que su primer factor más limitante es el sustrato, pues no se establece en suelos de carácter básico. Los suelos ácidos son más frecuentes en el cuadrante suroccidental de la Península Ibérica, de ahí que sus principales poblaciones se encuentren en Portugal y en la parte más occidental de España. Otra de las particularidades del alcornoque es que no soporta bien las bajas temperaturas, siendo una especie más oceánica, donde las temperaturas máximas y mínimas son más suaves, frente a la continentalidad que muestra la distribución de la encina. Finalmente, el alcornoque además requiere de zonas más húmedas que la encina, otro factor que se presenta en el occidente de la Península Ibérica, ya que la mayoría de la precipitación anual llega de los frentes atlánticos. Por tanto, las zonas de Andalucía donde el alcornoque presenta su óptimo son principalmente la Sierra Morena occidental y en el Espacio Natural Protegido de Doñana (provincia de Huelva) y en el Sector Aljibico (provincia de Cádiz) donde un espacio natural protegido hace referencia a su dominancia: Parque Natural de Los Alcornocales. Es reseñable que en el suroeste de la Península Ibérica el ser humano ha favorecido a la encina frente al alcornoque –posiblemente por su bellota más dulce–, dando



Figura 3.- De arriba a abajo: Detalle de fruto y hojas de encina en la vega de Córdoba, foto de Javier López Tirado; formación abierta de encinas en pendiente en Sierra Mágina (Jaén), foto de Javier López Tirado; y formación densa y adehesada de alcornoques bajo la influencia de las nieblas de la vertiente atlántica en la Sierra del Aljibe (Málaga), foto de Rafael Obregón Romero.

lugar a formaciones mixtas (Costa Tenorio et al., 2005) donde de forma natural solo habría alcornocales.

2.3.2.2. *Quercíneas arbóreas marcescentes*

La función de la marcescencia, es decir, el hecho de la permanencia de las hojas secas durante los meses fríos en los árboles, no está del todo clara. Al parecer puede tener como objetivo la protección de las yemas que darán lugar a las nuevas hojas, evitar la proliferación de taxones heliófilos vernaes o incluso optimizar el reciclado de nutrientes en el suelo (Costa Tenorio et al., 2005). Este tipo de arbolado no es tan típico como el perennifolio en el área mediterránea. De este modo, quejigares y melojares son más raros en Andalucía, donde buscan zonas con mayor precipitación y altitud. Son bosques en transición entre los encinares y alcornocales mediterráneos y aquellos bosques templados más septentrionales de hoja caduca como son los hayedos y los robledales. Las formaciones de roble andaluz presentan algunas diferencias con los quejigares y melojares, por lo que se pasarán a comentar más adelante.

El quejigo es un taxón que en Andalucía presenta hasta tres subespecies. Éstas pueden diferenciarse, además de por sus caracteres morfológicos, por su distribución geográfica. *Quercus faginea* subsp. *broteroi* (Cout.) A. Camus se distribuye principalmente por Sierra Morena, donde crece en suelos de carácter ácido. En este territorio, encuentra su óptimo en zonas con cierta altitud y precipitación. Hacia zonas más xerófilas y bajas puede dar lugar a formaciones mixtas con alcornoques y encinas. *Quercus faginea* subsp. *faginea* es la subespecie típica que se distribuye en su mayor parte por la Cordillera Bética, donde abundan los suelos básicos con roca caliza. Al igual que la primera subespecie, requiere de zonas con más humedad y precipitación que la encina, con la que contacta en zonas ecotónicas. En esta zona no llega a contactar con el alcornoque ya que este se hace muy raro por la limitación del pH del suelo. Por encima de los quejigares de la zona Bética tienen un claro predominio las coníferas de alta montaña. Esta típica catena donde los bosques de frondosas se disponen altitudinalmente por debajo de los bosques de coníferas puede tener excepciones en algunos enclaves de la Cordillera Bética por la presencia de *Q. faginea* subsp. *alpestris* (Boiss.) Maire, la más rara de las tres subespecies. Este taxón puede alcanzar los 1700-1800 m s.n.m. quedando por encima de los pinsapares de la Sierra de las Nieves (Málaga), como ejemplo más claro. En esta zona existen ejemplares centenarios muy dispersos y acompañados de plantas almohadilladas de la alta montaña calcárea. La extraña presencia de este quejigar se interpreta

como un vestigio del pasado, donde en épocas más suaves este quejigo habría tenido una mayor importancia que en la actualidad (Costa Tenorio et al., 2005).

El melojo, junto a la próxima especie, es la planta más rara de las quercíneas estudiadas, aunque su distribución en Andalucía se podría decir que está bien repartida. Se puede encontrar en Sierra Morena de forma dispersa, siempre copando aquellas áreas más altas y con mayor precipitación, donde suele refugiarse en laderas de orientación norte con fuerte pendiente. Por otro lado, también ocupa una franja altitudinal que puede llegar hasta los 2100 m en Sierra Nevada (López González, 2007). Además, de forma más residual también se puede encontrar en el Parque Natural de las Sierras Tejeda, Almijara y Alhama (Pérez Latorre *et al.*, 2004) y formando un bosque en el pico Aljibe (1091 m s.n.m.), punto más alto del Parque Natural de Los Alcornocales y sector Aljibico. Es una especie que muestra clara preferencia por los suelos ácidos, si bien en Sierra Nevada puede crecer en suelos con pH neutro (Costa Tenorio, 2005). El melojo soporta bien las heladas y en zonas más bajas contacta con la encina y el quejigo, además del alcornoque en montañas silíceas.

El roble andaluz es un endemismo Íbero-Magrebí presente en la Península Ibérica y en el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez). En España es una especie frecuente en vaguadas y canutos (valles cerrados) del sector Aljibico y de forma más puntual en Sierra Morena (Muñoz Álvarez, 2010). Los bosques de este roble andaluz son relictos de épocas anteriores donde había un clima más lluvioso y templado. Actualmente se mantienen gracias a la penetración de las nieblas producidas por el viento de levante o los vientos húmedos de poniente con una orientación abierta hacia el golfo de Cádiz (Valle, 2004). Debido a esta ecología tan peculiar, esta especie es más termófila que quejigos y melojos, por lo que la altitud media de sus poblaciones es, junto con la del alcornoque, de las más bajas de las cinco quercíneas estudiadas.

2.3.3. Pinos mediterráneos

Los pinos de distribución mediterránea estudiados en esta tesis son aquellos más abundantes, en gran parte debido a las repoblaciones llevadas a cabo en Andalucía. Estos son el pino piñonero (*Pinus pinea* L.), el pino carrasco (*P. halepensis* Mill.) y el pino resinero (*P. pinaster* Aiton). Otros pinos menos relevantes y que se han usado para repoblar en Andalucía



Figura 4.- De arriba a abajo: Bosque mixto en umbría de encina con quejigo (*Q. faginea* subsp. *broteroi*) en época invernal en las inmediaciones del embalse de La Breña II (Córdoba), foto de Javier López Tirado; formación abierta de quejigo de alta montaña (*Q. faginea* subsp. *alpestris*) a 1700 m s.n.m. en la Sierra de las Nieves (Málaga), foto de Pablo J. Hidalgo Fernández; y melojos de escaso porte en el pico Aljibe (Cádiz), foto de Rafael Obregón Romero.

son el pino canario (*P. canariensis* Sweet ex Spreng.) y el pino de Monterrey (*P. radiata* D. Don).

El pino piñonero es quizá el pino más conocido y cultivado debido al consumo del piñón. Está ampliamente difundido por la mitad oeste de la región, especialmente en la provincia de Huelva, donde forma las mayores masas en los arenales costeros y en las dunas. En Sierra Morena también es una especie muy frecuente, formando repoblaciones puras como en el Paraje Natural Sierra Pelada y Rivera del Aserrador (Huelva) o más frecuentemente mezclado con encinares, alcornocales y sus etapas de sustitución como ocurre por ejemplo en la Sierra de Córdoba. Su presencia en Andalucía oriental es más rara, a excepción de la Sierra Morena jiennense. Es una especie termófila, que prefiere suelos silíceos, pero que también puede habitar en suelos calizos si estos no son muy arcillosos (López González, 2007).

El pino carrasco es el pino que mejor soporta la sequía, siendo el más frecuente en el sureste de Andalucía, donde las precipitaciones anuales rondan los 250-300 mm. Es, por tanto, una especie termófila que se hace más sensible a las heladas. Debido a su preferencia por los terrenos calizos, predomina en la parte oriental de Andalucía. En el resto del territorio se puede encontrar este pino repoblado de forma dispersa a lo largo de la Depresión del Guadalquivir y Sierra Morena (especialmente en la provincia de Huelva). Según López González (2007) en torno al 30 % de la masa forestal de pino carrasco en la Península Ibérica e Islas Baleares está constituida por repoblación.

La distribución del pino resinero es la que más repartida queda a lo largo de Andalucía. Las masas más importantes se encuentran en las zonas costeras de las provincias de Málaga y Granada, aunque más hacia el interior también es frecuente en la Sierra de Huétor, Sierra de Baza y Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas. En Sierra Morena ha sido repoblado al parecer sin mucho éxito, ya que se observan ejemplares envejecidos y de escaso porte, salvo en las umbrías más húmedas (Muñoz Álvarez, 2010). A pesar de esto, es una especie que también soporta bien la sequía, aunque no llega al grado del pino carrasco. Se desarrolla en suelos de carácter básico y ácido, si bien tiene preferencia por estos últimos. Su mayor resistencia a las heladas, comparativamente con el pino carrasco, hace que en la Cordillera Bética se encuentre en una franja altitudinal intermedia, contactando a menor altitud con *P. halepensis* y a mayores cotas con el pino salgareño y el pino albar.

2.4. Particularidades de las coníferas de la alta montaña andaluza

Las tres especies de coníferas de alta montaña que se estudian dentro de este grupo (pino albar, pino salgareño y pinsapo) han sufrido una reducción reciente de su distribución debido a cambios en el clima desde la última glaciación. Estas especies han quedado relegadas a zonas de altitud con condiciones ambientales aptas para ellas y rodeadas de territorio que es inapropiado (de menor altitud y por tanto más termófilo), por lo que se encuentran aisladas (Hampe & Jump, 2011). Su distribución, en algunos casos, se encuentra en el límite meridional, por lo que el cambio climático proyectado para el siglo XXI puede conllevar que estas especies se restrinjan más aún a cotas superiores.

Las poblaciones naturales de pino albar remanentes en Andalucía son vestigios que han permanecido tras la retirada del hielo desde la última glaciación. Se trata de una especie de distribución Eurosiberiana, que en nuestra latitud está representada por un taxón infraespecífico (*Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis* H. Christ).

El pino salgareño en sentido amplio es una especie circunmediterránea, de la cual se han descrito numerosas subespecies. En la Península Ibérica el taxón presente es *P. nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, que alcanza también el sur de Francia (López González, 2007). Esta es la subespecie con una distribución más occidental, mientras que el resto quedan distribuidas por el centro y oriente del Mediterráneo.

Por último, el pinsapo es un abeto endémico de la Cordillera Bética occidental. Forma parte de un grupo de abetos circunmediterráneos, de entre los cuales algunas especies cuentan con escasos ejemplares (Aussenac, 2002). El pinsapo está muy emparentado con *A. maroccana* Trab., perteneciente al Rif marroquí. De hecho, está tan emparentado que algunos autores consideran al abeto marroquí una variedad del pinsapo español (López González, 2007). El pinsapo es una especie catalogada *en peligro de extinción* en Andalucía por el Decreto 23/2012, de 14 de febrero, por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats.

2.5. Dehesas de quercíneas

Las dehesas son formaciones seminaturales propiciadas por el hombre y la ganadería a lo largo de los siglos. En la dehesa típica o monte hueco se ha reducido la densidad de

arbolado y se ha eliminado parcial o totalmente el estrato arbustivo (Costa Pérez et al., 2006). El resultado es un sistema agrosilvopastoril donde permanece el arbolado más o menos disperso y el suelo tapizado de pasto. El ganado porcino se alimenta del fruto de los *Quercus*, principalmente de la bellota de la encina (*Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp) por ser la más dulce, dando lugar a unos productos de alta calidad con denominación de origen. Pero no solo la dehesa se explota desde un punto de vista ganadero, sino que la explotación forestal (como el descorche de los alcornoques), cinegética y agrícola (en aquellos suelos más productivos donde normalmente se cultivan cereales) también tienen cabida (Muñoz Álvarez, 2010).

Las dehesas se concentran en el noroeste de Andalucía, siendo típicas de Sierra Morena. La principal especie de arbolado que compone las dehesas es la encina, seguida del alcornoque y de otros *Quercus* marcescentes como son el quejigo y el melojo en zonas de mayor pluviometría. No es raro observar dehesas mixtas de encina y alcornoque principalmente, aunque sí se hace más difícil de apreciar dehesas de encina y melojo como ocurre en el Parque Natural Sierra de Cardeña y Montoro en la provincia de Córdoba. Se debe mencionar también que no todas las dehesas están compuestas de quercíneas. En las zonas más termófilas, que generalmente se dan en el contacto de Sierra Morena con la vega del Guadalquivir aparecen las dehesas de acebuches (*Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Mill.) Lehr.), que también pueden aparecer mezclados con encinas.

Desde el punto de vista ecológico, las dehesas suelen presentarse sobre suelos relativamente pobres, de carácter ácido y de relieve suave. El papel del arbolado es muy importante ya que contribuye a evitar la erosión, así como a incrementar la fertilidad del suelo, ya que las quercíneas, con sus raíces pivotantes, bombean agua y nutrientes desde zonas muy profundas hasta la superficie (Muñoz Álvarez, 2010). Además, los árboles crean un microclima bajo su copa, donde se atemperan las oscilaciones térmicas, sirviendo de refugio al ganado en las épocas más desfavorables. Por otro lado, los tipos de pastos varían en función de las condiciones ambientales, topográficas, edafológicas y tipo de ganado y carga de éste. Generalmente predominan las herbáceas terófitas, es decir, las plantas anuales, que en aquellos lugares más ricos en nitrógeno forman comunidades pertenecientes a la clase *Stellarietea mediae*. Por el contrario, en zonas de suelos bastante pobres en materia orgánica y nitrógeno predominan especies características de la clase *Tuberarietea guttatae*. El tipo de ganado también influye en la composición de las comunidades de pastizal. Un claro ejemplo es la interacción del ganado ovino, que corta a ras de suelo las herbáceas, con pastizales vivaces de la clase *Poetea bulbosae*. La asociación *Poa bulbosae-Trifolietum subterranei*, llamada vulgarmente majadal, se caracteriza principalmente por la gramínea *Poa bulbosa* L. y la

leguminosa *Trifolium subterraneum* L. Ambas especies son muy valoradas y palatables para el ganado ovino. Finalmente, sería también reseñable las comunidades de la clase *Isoeto-Nanojuncetea* en zonas de depresión donde la humedad es mayor o existe encharcamiento temporal.

Se puede concluir que las dehesas, como sistema seminatural, han llegado a un equilibrio ecológico entre la influencia del hombre, la ganadería y la cobertura vegetal existente (Jurado Doña & Borrero Borrero, 1992). Las quercíneas son por tanto esenciales para la economía y la conservación de la biodiversidad en Andalucía, especialmente de los pastizales que presentan una muy alta diversidad específica. La falta de carga ganadera y manejo por el hombre daría lugar a la reversión de la dehesa hacia los bosques maduros primitivos, donde las primeras colonizadoras pertenecerían al matorral serial, como es el caso de las jaras (género *Cistus*) y concretamente la pionera jara pringosa (*Cistus ladanifer* L.).

2.6. Repoblaciones de pinos mediterráneos

Los pinos de distribución mediterránea tratados en esta tesis han sufrido una notable modificación de su distribución por la introducción de repoblaciones. Esta alteración tan importante ha hecho que últimamente se haya dudado de la naturalidad de estas especies, si bien algunos estudios recientes de carbón fósil y paleopalinología atribuyen su carácter autóctono (Carrión et al., 2000; Carrión & Díez, 2004; García-Amorena et al., 2007; Rubiales et al., 2009; López-Sáez, 2010). En 1939 se aprobó el Plan General de Repoblación Forestal, lo cual supuso hasta 1986 la repoblación de unas 688.000 hectáreas con pinos en Andalucía (Muñoz Álvarez, 2010). Aunque antes los romanos ya contribuyeron a difundir el pino piñonero por la Península Ibérica (Costa Tenorio et al., 2005; Muñoz Álvarez, 2010). Unido a esto, las repoblaciones más recientes hacen que sea difícil definir el área natural original en Andalucía, hecho que se puede también extrapolar al pino carrasco y al pino resinero.

Estos pinos (pino piñonero, pino carrasco y pino resinero) son especies que tienen pocos requerimientos, adaptándose bien a condiciones ambientales desfavorables. Se implantaron como paso intermedio para la recuperación del bosque natural de quercíneas, aunque muchas de estas repoblaciones finalmente tuvieron un fin de aprovechamiento maderero. Actualmente son pocas las repoblaciones de pinos que se manejan y aclaran para



Figura 5.- De arriba a abajo: Dehesa de encinas en la comarca de los Pedroches (Córdoba), dehesa de alcornoques en la campiña de Paradas (Sevilla) y ganadería porcina y vacuna en la comarca de los Pedroches (Córdoba). Fotos de Javier López Tirado.

favorecer la sucesión natural del monte y bosque mediterráneo. La gran densidad de pinos en algunas repoblaciones no permite el desarrollo de matorral bajo sus copas, quedando un pastizal pobre en especies y dominado por gramíneas. Los pinos también alteran la dinámica del suelo, acidificándolo. Por otro lado, el suelo también sufre una alteración de sus horizontes, ya que en algunos casos el terreno ha sido aterrizado para un mejor aprovechamiento de la masa forestal. Además los pinos pueden propiciar incendios más graves, por ser especies resinosas que arden rápidamente.

La duda de la naturalidad de estos pinos ha hecho que no hayan tenido mucho reconocimiento desde un punto de vista fitosociológico, aunque sí es cierto que más recientemente el pino carrasco y el pino resinero han tenido cabida en las series de vegetación edafoxerófilas de Andalucía (Valle, 2004). Sin embargo, el pino piñonero no se incluye en ninguna serie; especie de la que se presume su naturalidad (pero una distribución actualmente altamente modificada) en las zonas costeras de las provincias de Huelva y Cádiz.

2.7. El alcornoque (*Quercus suber* L.) como estudio a nivel de la cuenca mediterránea

Como resultado de la estancia realizada en Italia, se ha llevado a cabo una colaboración entre la Universidad de Huelva y la *Università degli studi della Tuscia* para realizar unos mapas de idoneidad de alcornoque en toda su distribución, tanto para el presente como para el futuro en diferentes escenarios más o menos favorables.

El alcornoque se distribuye por la cuenca mediterránea occidental, esto es desde la Península Ibérica hasta Italia, alcanzando el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez) y la parte más meridional de Francia. El estudio llevado a cabo no solo arroja luz sobre la posible dinámica poblacional del alcornoque, sino que se puede también valorar el funcionamiento y forma de trabajo de diversos métodos o técnicas usados para la realización del mapa de consenso.



Figura 6.- Arriba: Repoblación de pino piñonero en el centro con pino canario en los extremos; abajo izquierda, repoblación de pino carrasco; y abajo derecha, repoblación de pino resinero. Fotos tomadas en la sierra de Córdoba (Javier López Tirado).



Figura 7.- Aspecto de un alcornocal con cierto grado de manejo en la provincia de Viterbo (Italia central). Foto de Javier López Tirado.

2.8. Aproximación a la metodología

2.8.1. Origen de la información

Desde la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, perteneciente a la Junta de Andalucía, se está haciendo un importante esfuerzo por la creación y actualización de información ambiental, la cual se encuentra disponible para el público en general. La Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM) tiene como objeto la integración, normalización y difusión de toda la información sobre el medio ambiente andaluz. Esta información es generada por todo tipo de centros productores (públicos y privados) de información ambiental en la Comunidad Autónoma. En su dirección web (<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>) existe un extenso catálogo de información ambiental que abarca desde información topográfica hasta mosaicos de ortofotografía de Andalucía, pasando por mapas de usos, vegetación y proyecciones de cambio

climático. Parámetros principalmente climáticos y topográficos (variables independientes de nuestros modelos) a una alta escala de resolución (200 m y 250 m) han sido la base para el desarrollo de nuestro estudio a nivel andaluz. Altitud, pendiente, orientación y curvatura han sido los parámetros topográficos utilizados. Temperatura y precipitación anual o estacional han sido las condiciones climáticas que hemos usado con más frecuencia, seguidas de temperaturas medias de los meses más fríos y más cálidos, evapotranspiración potencial o evapotranspiración de referencia, número de días de lluvia anuales, etc. Otras variables como el índice de continentalidad, ombrotipo, índice anual de aridez, disponibilidad de producción primaria, balance de agua o radiación solar también han sido tenidas en cuenta.

En el caso del estudio de las quercíneas (artículo II) se ha tenido también en cuenta el pH del suelo como variable edáfica. Ésta se ha obtenido de *Map of Soil pH in Europe* (Land Resources Management Unit, Institute for Environment & Sustainability, European Commission, <http://eusoils.jrc.ec.europa.eu/library/data/ph/>).

La variable dependiente, es decir, la presencia y ausencia de cada una de las especies estudiadas, se ha obtenido de la Agencia de Medio Ambiente y Agua (AMAYA), también dependiente de la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (Junta de Andalucía). La presencia de cada especie en Andalucía proviene de la combinación de varios proyectos, que son (i) Cartografía y evaluación de la vegetación de la masa forestal de Andalucía a escala de detalle 1:10.000 (VEGE10), (ii) Mapa de usos y coberturas vegetales del suelo de Andalucía a escala 1:25.000 (MUCVA), (iii) Tercer inventario forestal nacional (IFN3) y (iv) información recopilada por expertos de la Consejería de Medio Ambientes y Ordenación del Territorio. Adicionalmente, para el caso de las quercíneas, se ha digitalizado gran parte de la campiña sevillana y en menor medida de la gaditana debido a la falta de información. De este modo se ha podido completar la presencia principalmente de encina.

Para el caso del estudio de alcornoque a nivel de la cuenca mediterránea, las variables independientes se han obtenido de WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) e ISRIC – World Soil Information (<http://www.isric.org/>). La variable dependiente, es decir, la presencia de alcornoque, se ha conseguido a través de la compilación de información a partir de los Inventarios Forestales Nacionales (Francia, Marruecos, Portugal y España) y las bases de datos más actualizadas como resultado de proyectos nacionales (EUFORGEN para Argelia, Flora Croatica para Croacia, SuberItalia para Italia e IRESA para Túnez). Además se añadió la información procedente de AMAYA (aquella usada para el estudio del alcornoque a nivel andaluz) y se realizaron mejoras de la distribución en el norte de África e Italia.

2.8.2. Manejo de la información

La información fue manejada con el programa de Sistemas de Información Geográfica ArcGIS 10 (ESRI, 2010). Las variables independientes, en formato ráster, fueron normalizadas para que cubrieran la misma extensión, ya que en ocasiones pueden existir diferencias en los límites del área de estudio. En un primer lugar, se trabajó a una escala de resolución de 250 m, para el estudio de las coníferas de la alta montaña del este de Andalucía (artículo I). Los posteriores estudios sobre quercíneas (artículo II) y pinos mediterráneos (artículo III) fueron realizados a una resolución de 200 m. Finalmente, la escala de trabajo del estudio del alcornoque en la cuenca mediterránea fue a una resolución de 30 segundos (aproximadamente 1 km). Los distintos archivos en formato ráster fueron convertidos y reunidos en un único archivo vectorial de puntos. Así, cada punto de la nueva malla era el centroide de su correspondiente celda del archivo ráster original. De este modo, cada punto, en la tabla asociada, reunía las diferentes variables independientes objeto de estudio.

La presencia de las especies sujetas a estudio se encontraba originalmente en un archivo de tipo vectorial compuesto por polígonos. La intercepción entre la malla de puntos y dichos polígonos nos marcó aquellos puntos que presentaban a la especie, frente al resto que supondrían la ausencia de la especie dada. Con la adición de esta información, una malla de puntos uniforme quedaba lista para continuar con el estudio.

El desequilibrio entre número de puntos con presencia de una especie y número de puntos con ausencia de esa misma especie era patente, pues eran muchos más los puntos de ausencia a lo largo de todo el territorio. De este modo, de los puntos de ausencia se eligieron aleatoriamente un número determinado (Felicísimo et al., 2002; Hidalgo et al., 2008). El número de puntos de ausencia a elegir según Narumalani et al. (1997) era el mismo que el de presencia. En unas primeras aproximaciones se tuvo en cuenta este criterio, el cual dio buenos resultados en el análisis estadístico. Más adelante, probamos con aproximadamente el doble de puntos de ausencia respecto a los de presencia, obteniendo mejores resultados. El coeficiente R^2 de Nagelkerke, que valora como se ajusta el modelo con los datos, era mayor. Por este motivo, decidimos trabajar bajo nuestro propio criterio y creamos, a partir de la malla original de puntos, distintas mallas para cada especie o grupo de especies. Estas otras mallas son con las que se realizó el análisis estadístico.

2.8.3. Análisis estadístico

La RL se llevó a cabo a partir del programa estadístico SPSS Statistics 20 (IBM, 2011). En función del grupo de especies se utilizó RLB (artículo I, artículo II y artículo IV) o RLM (artículo II y artículo III). El programa utilizado permitió la apertura del archivo de base de datos (extensión DBF) perteneciente al *shapefile* de la malla de puntos a analizar, por lo que no fue necesaria ninguna conversión para poder ser utilizado.

Para la puesta en marcha de la RLB (clicando en la pestaña *Analyze* → *Regression* → *Binary Logistic...*) se introduce la variable dependiente y las variables independientes a usar en el modelo. El método usado fue *Forward: Conditional*, una técnica paso a paso en la cual las primeras variables seleccionadas son aquellas con una contribución estadística más alta y rechazándose las variables menos significativas. En el caso de la RLM (clicando en la pestaña *Analyze* → *Regression* → *Multinomial Logistic...*) el método elegido fue *Main effects*, el cual no contempla efectos de interacción entre las variables independientes. Una vez que se ejecuta una u otra técnica se obtuvo una serie de datos, donde cabe destacar el ajuste del modelo mediante el coeficiente R^2 de Nagelkerke. Este parámetro es mejor mientras más se aproxime al valor 1. Según Bässler et al. (2010), un valor por encima de 0,4 se considera ya un buen valor de ajuste del modelo. Otra información a tener en cuenta para evaluar el ajuste del modelo fue la tabla de clasificación correcta donde se observa la concordancia de los valores observados con los predichos o estimados por el modelo. Una ecuación sin poder de clasificación tendría unos porcentajes del 50 %. Por el contrario el ajuste sería perfecto con un porcentaje del 100 %. Por último, el parámetro estimado más importante fue el valor de β , que puede ser positivo o negativo, es decir, si la variable independiente en cuestión apoya o evita la variable dependiente (en este caso la presencia de la especie). Este valor de β , para cada variable independiente, se incluyó en la ecuación de RL y se aplicó en la malla continua original (mediante ArcGIS 10, ESRI 2010), por lo que finalmente se obtuvo un valor entre 0 (presencia nula de la especie) y 1 (la máxima probabilidad de presencia de la especie) para cada punto de dicha malla. La conversión de la malla de puntos a ráster dio lugar al mapa de probabilidad final. La aplicación de dicha fórmula a las respectivas mallas continuas de distintos escenarios climáticos a lo largo del siglo XXI nos dio como resultado la potencialidad de la especie dada en el futuro.

Para la validación de los modelos se usó *Area Under ROC Curve* (AUC) con el programa SPSS statistics 20 (IBM, 2011) en el caso de la RLB y que de nuevo alcanza la perfección con el

valor 1. Para la RLM se usó *Akaike Information Criteria* y *Bayesian Information Criteria* (AIC y BIC respectivamente). El ajuste de estos parámetros es bueno cuando el valor del modelo completo (llamado *final* en SPSS) es menor que el valor del modelo nulo (llamado *intercept only* en SPSS) según Burnham & Anderson (2004).

3. OBJETIVOS

3.1. Artículo I

- Obtener un mapa de la distribución potencial de las tres principales coníferas de la alta montaña del Sistema Bético (*A. pinsapo*, *P. sylvestris* var. *nevadensis* y *P. nigra* subsp. *salzmannii*) a una resolución de 250 m para el presente.

3.2. Artículo II

- Obtener un mapa de la distribución potencial a 200 m de resolución para las cinco especies arbóreas de quercíneas (*Q. ilex* subsp. *ballota*, *Q. suber*, *Q. faginea*, *Q. pyrenaica* y *Q. canariensis*) en Andalucía para el presente.
- Proyectar los modelos obtenidos a lo largo del siglo XXI con el fin de obtener futuros mapas de distribución potencial.
- Obtener nueva información detallada para desarrollar futuros programas de manejo y repoblación.
- Predecir el impacto potencial del cambio climático en la distribución de las especies objeto de estudio.

3.3. Artículo III

- Obtener un mapa de idoneidad para el crecimiento de *P. pinea*, *P. halepensis* y *P. pinaster* en Andalucía a 200 m de resolución para el presente.
- Proyectar el resultado obtenido para el presente a tres escenarios climáticos (B1, A1b y A2) durante el siglo XXI.
- Comparar y evaluar los escenarios potenciales para futuros programas de repoblación.
- Predecir el impacto potencial del cambio climático en la distribución de las especies objeto de estudio.

3.4. Artículo IV

- Determinar la distribución potencial de *Q. suber* a nivel de la cuenca mediterránea para el presente.
- Evaluar el impacto de los diferentes escenarios de cambio climático en esta distribución potencial a lo largo del siglo XXI a partir de las técnicas más populares.

Los artículos que forman parte de la tesis han sido retirados debido a restricciones relativas a los derechos de autor. Dichos artículos han sido sustituidos por la referencia bibliográfica, enlace al texto completo (solo miembros de la UHU) y resumen.

- López Tirado, J., Hidalgo Fernández, P.J. "A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation". *Forest Ecology and Management*, Volume 330, págs. 105-114, (2014). DOI: 10.1016/j.foreco.2014.07.009

Enlace al texto completo del artículo (solo para miembros de la UHU):

<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>

RESUMEN:

Species which have suffered a contraction of their original distribution in a recent stage of the Earth's history due to climate changes are termed climate relicts. In the Mediterranean basin, one of the most important hotspots of biodiversity in the world, many relict tree species remain in the mountain ranges. The Baetic range, situated in the southeast of the Iberian Peninsula, comprises three of these taxa (*Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis* H. Christ, *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco and *Abies pinsapo* Boiss.), which grow in enclaves of suitable environmental conditions surrounded by an inhospitable regional climate. A high resolution predictive model for these species was carried out by making a grid of points with a resolution of 250 m, in which twelve explanatory variables were used: four topographical and eight climatic or bioclimatic. This grid also contains information about the presence/absence of the three species involved, which was used as the dependent variable. Then, a modeling process was carried out by means of binary logistic regression. According to the obtained model, climatic and bioclimatic independent variables (especially seasonal rainfall and mean temperatures) are more responsible for species distribution than topographic ones. The final potential distribution was found to be larger than the current one for all three species. This study is able to predict, with a high degree of accuracy, the potential distribution of the three species involved, and it is therefore proposed to implement reforestation programs at small-scale with high resolution (250 m). Other relict tree species from the Mediterranean basin or other places in the world could be modeled in the same way depending on measured variables.

- López Tirado, J., Hidalgo Fernández, P.J.: "Predictive modelling of climax oak trees in southern Spain: insights in a scenario of global change". *Plant Ecology*. Vol. 217, págs. 451-463, (2016). DOI: 10.1007/s11258-016-0589-6

Enlace al texto completo del artículo (solo para miembros de la UHU):
<http://dx.doi.org/10.1007/s11258-016-0589-6>

RESUMEN:

Predictions of an increase in mean temperatures and a widespread reduction in annual rainfall over the next few decades are consistent. Such drastic changes can have a serious, irreversible impact on the current distribution of trees and their ecosystems. Oaks are the most frequent trees in the better preserved areas of the Mediterranean basin; therefore, it is essential to understand potential shifts in their distribution for proper management and protection. The area studied in this work spans approximately 8.7 million hectares. The results obtained at 200 m resolution were subjected to logistic regression over four periods: current period (1961–2000), early twenty-first century (2011–2040), middle twenty-first century (2041–2070) and late twenty-first century (2071–2100). These periods were examined by using the CNCM3 model in an A1b scenario at 200 m resolution for the study area. Four of the five target species exhibited a narrower potential distribution in the twenty-first century. Cork oak and gall oak underwent a drastic potential reduction; on the other hand, Pyrenean oak and Algerian oak might find shelter at higher elevations. By exception, holm oak exhibited the opposite trend and was favoured by projected global warming. This projection is rather adverse for biodiversity and oak-dependent ecosystems. This study allowed an accurate prediction of the potential distribution of five different oak species and is therefore a promising, potentially effective tool for developing high-resolution reforestation programmes.

- López Tirado, J., Hidalgo Fernández, P.J.: "Ecological niche modelling of three Mediterranean pine species in the south of Spain: a tool for afforestation /reforestation programs in the twenty-first century". *New Forests*. Vol. 47, n. 3, págs. 411–429, (2016). DOI: 10.1007/s11056-015-9523-3

Enlace al texto completo del artículo (solo para miembros de la UHU):
<http://dx.doi.org/10.1007/s11056-015-9523-3>

RESUMEN:

Climate change models predict an increase in aridity in many parts of the world for the twenty-first century, which is likely to be more intense in the Mediterranean basin than in other regions. This study addresses the potential distribution of three Mediterranean pine species (*Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill. and *P. pinaster* Aiton) in southern Spain in response to the forecast increased aridity. Pines constitute a useful source of various types of raw materials, which has led to their increasing introduction around the world. The study was based on ecological niche modelling using multinomial logistic regression, over an area spanning about 8.7 million ha in the south of Spain. In total, 11 explanatory variables were included, drawing on measurements made at high resolution (200 m). Four different periods were studied: the reference period (1961–2000), early twenty-first century (2011–2040), middle twenty-first century (2041–2070) and late twenty-first century (2071–2100). Future time slices were analysed in three different scenarios: B1, A1b and A2 in the CNCM3 general circulation model. The results predict a wider distribution for stone pine, which could expand its potential area in southern Spain. In contrast, Aleppo pine, and especially cluster pine, would reduce their present distribution, with cluster pine occupying higher altitude sites while low altitude populations diminished. The validation model enables accurate maps to be produced, representing powerful tools for afforestation/reforestation programs in the future.

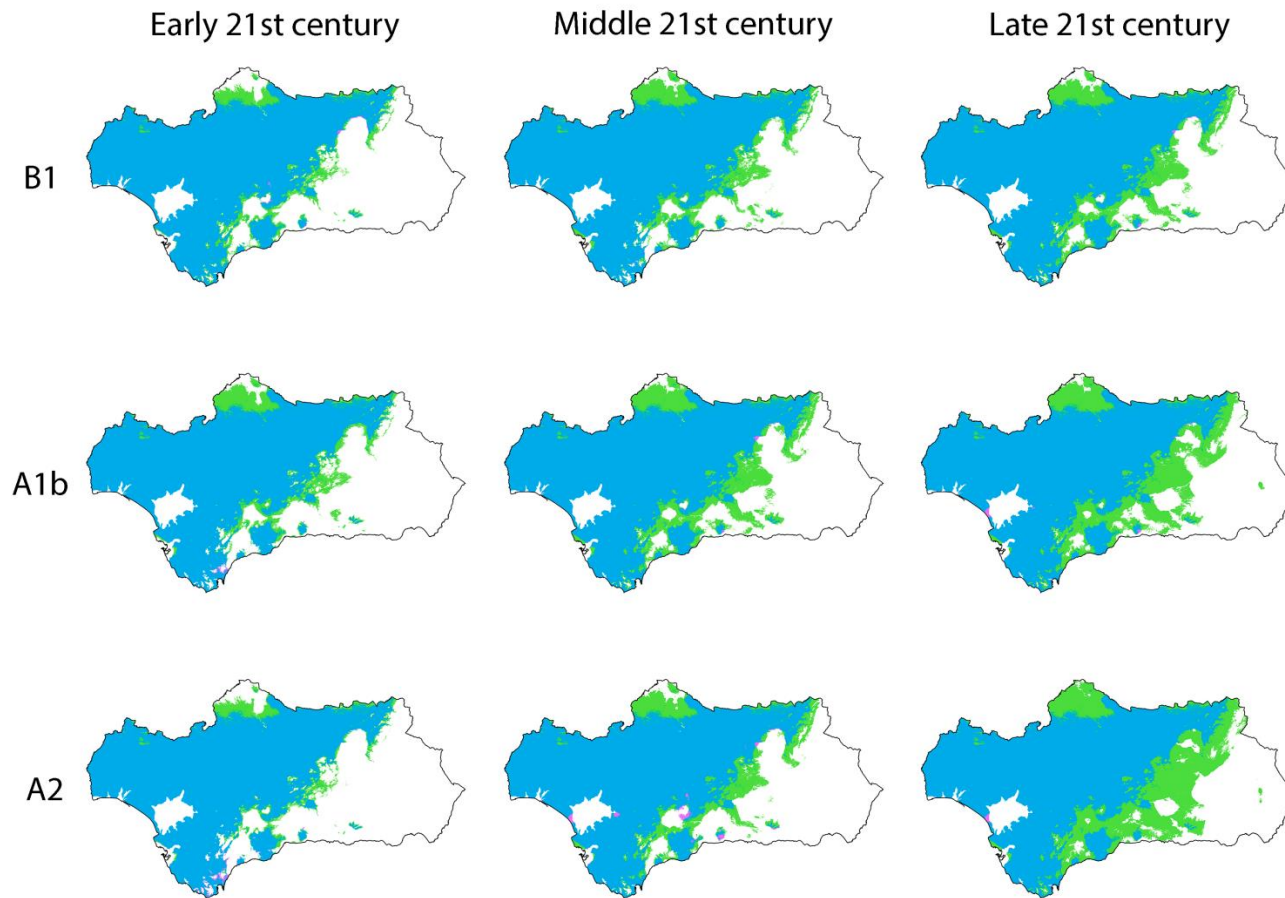
- López Tirado, J., Hidalgo Fernández, P.J: “A tree species range in the face of climate change : cork oak as a study case for the Mediterranean biome” (En publicación)

4. ARTÍCULO I.- A HIGH RESOLUTION PREDICTIVE MODEL FOR RELICT TREES IN THE MEDITERRANEAN-MOUNTAIN FORESTS (*PINUS SYLVESTRIS* L., *P. NIGRA* ARNOLD AND *ABIES PINSAPO* BOISS.) FROM THE SOUTH OF SPAIN: A RELIABLE MANAGEMENT TOOL FOR REFORESTATION

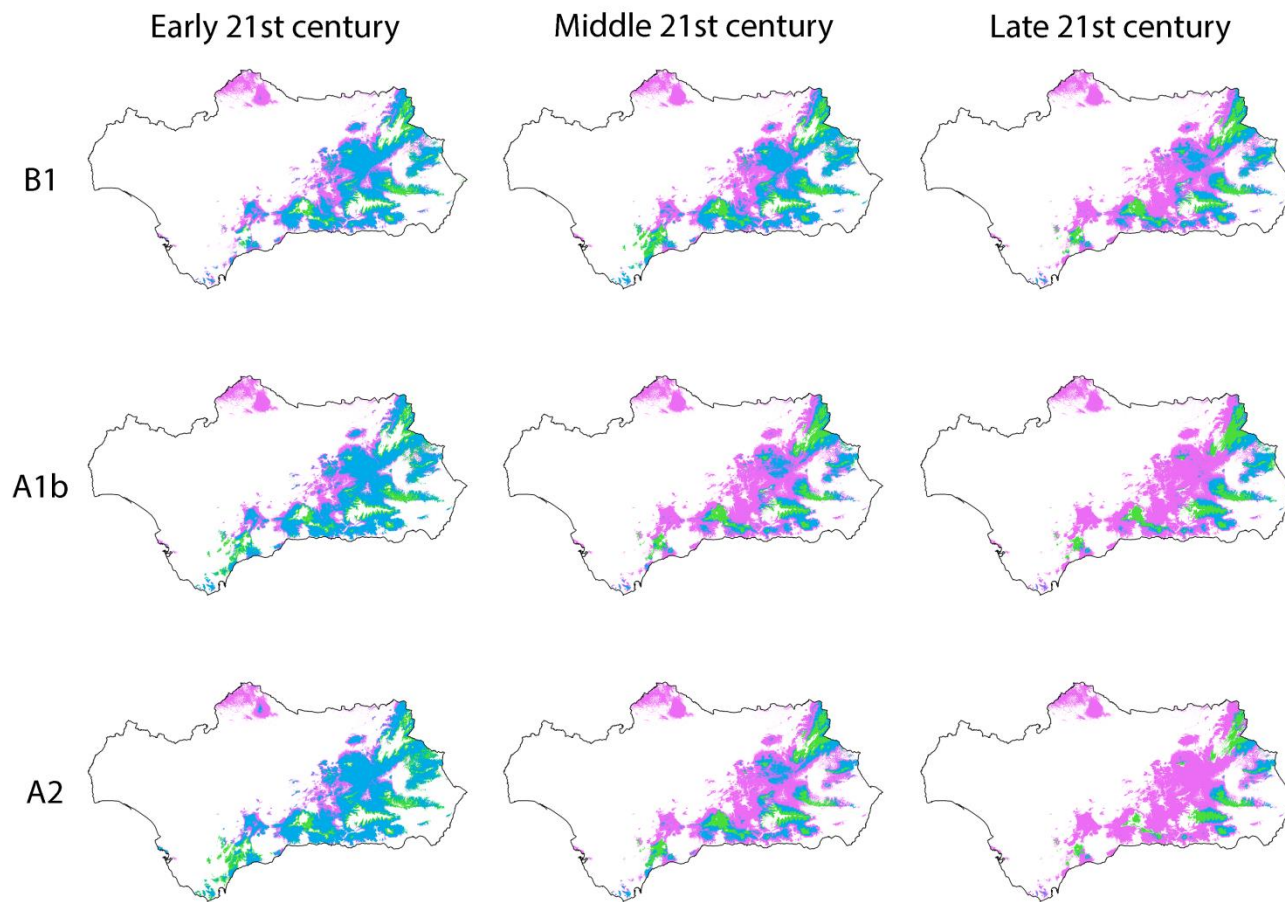
**5. ARTÍCULO II.- PREDICTIVE MODELLING OF CLIMAX OAK TREES
IN SOUTHERN SPAIN: INSIGHTS IN A SCENARIO OF GLOBAL
CHANGE**

6. ARTÍCULO III.- ECOLOGICAL NICHE MODELLING OF THREE MEDITERRANEAN PINE SPECIES IN THE SOUTH OF SPAIN: A TOOL FOR AFFORESTATION/REFORESTATION PROGRAMS IN THE TWENTY-FIRST CENTURY

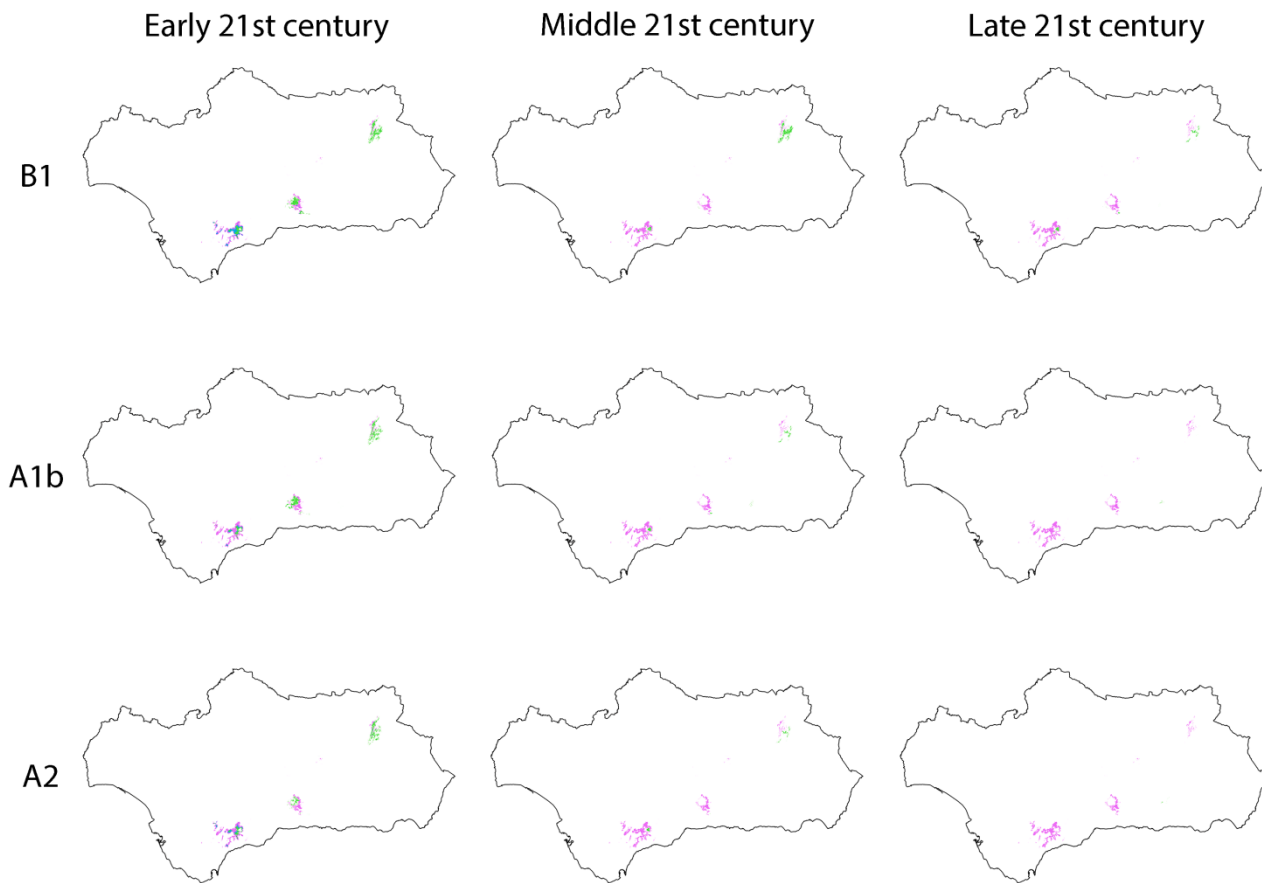
Electronic Supplementary Material



ESM 1 Additional information on comparative areas between the reference period and each scenario is shown for stone pine. Only cells with a probability over 0.5 (as percentage next to each map) were taken into account. Green corresponds to area gained, purple indicates lost areas and blue shows stable areas. White denotes the absence of suitability for both period and scenario.



ESM 2 Additional information on comparative areas between the reference period and each scenario is shown for Aleppo pine. For details, see caption to ESM 1.



ESM 3 Additional information on comparative areas between the reference period and each scenario is shown for cluster pine. For details, see caption to ESM 1.

7. ARTÍCULO IV.- A TREE SPECIES RANGE IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE: CORK OAK AS A STUDY CASE FOR THE MEDITERRANEAN BIOME

A tree species range in the face of climate change: cork oak as a study case for the Mediterranean biome

Abstract

Species distribution models are feasible methods for projecting theoretical responses of living organisms occurrence under several future climate change scenarios. The major interest is focused on trees, which regulate the equilibrium within ecosystems and guarantee the survival of many life forms on the Earth. The repercussions of climatic drivers are expected to pose the strongest threats for the Mediterranean biome, an acknowledged hotspot of biodiversity. Here, we focused on cork oak (*Quercus suber* L.) a keystone species of many landscapes, sustaining a rich biodiversity, ecological processes and economic incomes. Results of 8 combined ecological modelling techniques and two Global Circulation Models highlight a broad contraction of the species potential range over the 21st century, both under intermediate and high emissions scenarios. Coupled northward and upward shifts are predicted, mostly striking Iberia and North Africa. The potential areas detected at Levantine at the present time will likely undergo disappearance. To exacerbate the impacts of climate change, the future of the ecosystems linked to cork oak remains uncertain, because of the expected implications on the phenotypic plasticity or evolutionary responses. A synergy among niche-based, physiological and ecogenetic investigations is strongly needed in the applied realm, to improve the assessment of conservation and reforestation actions.

Keywords: *Quercus suber*, ecological niche modelling, forecasting, climate change, potential distribution, Mediterranean biome.

Introduction

An extensive knowledge of the ecological and geographical range of living organisms is essential for conservation purposes and forecasting approaches. Such a challenge is becoming more relevant in the last years because of the awareness of climate changes as major drivers for adverse consequences on the Earth [1,2].

Trees are keystone species in many terrestrial biomes; they guarantee the survival of many different life forms and provide a huge spectrum of ecosystem services with fundamental feedbacks on biotic and abiotic factors [3]. The response of trees to climate change can therefore severely impact the sensitive equilibrium within the ecosystems [4], and one major challenge for researchers is to depict the framework of such interactions as precise as possible, especially for the broad implications on global biodiversity under future scenarios [5,6].

Responses at spatial and temporal levels can be estimated by multivariate techniques, such as climate envelope models, which aim to simulate species capability to persist across predicted environmental changes. These changes can produce severe consequences in species with a specific ecology and a poor gene pool, probably causing mass extinction [7,8,9]. The assumption of every modelling approach is the niche stability, stating that the ecological tolerance of a species should be stable over time, especially for short periods like those usually considered in most forecasting studies [10]. This ecophysiologic amplitude is retrievable by the assessment of the bioclimatic envelope where the species is able to endure. Although the fundamental niche exerts the primary restraint on a species range, other factors (e.g. biotic interactions) limit the geographic distribution to a realized niche [11]. All the approaches included in the family of Ecological Niche Modelling (ENM) benefit of the facilities provided by Geographic Information Systems (GIS) to empirically investigate the constraints of environmental factors to the species suitability area. When modelling, the relationships “species-physical environment” are under investigation, thus a certain degree of uncertainty may arise in the outcomes, but in the last years many advances were achieved to reduce the models misleading [12]. Moreover, the evaluation of forecasting results is possible only toward statistical inference, thus testing one method against reasonable alternatives under several greenhouses emission scenarios, because no real evidences as for the hindcasting studies are available to assess the models goodness-of-fit.

Among different studies, attention is paid to threatened and/or characteristic species of the most valuable habitats in the world, but special focus is already dedicated to the Mediterranean Biome (e.g. [13,14,15]).

It is widely accepted that the Mediterranean Basin is a prominent hotspot of biodiversity hosting a significant richness of plant lineages and fauna. Nevertheless, this area is expected to cope with strong increases in temperature and decreases in precipitation with consequent effects on forests and ecosystem

services [16,17,18,19,20]. Bussotti et al. [21] already states that plants growing in the Mediterranean Basin are currently near their optimum temperature. For these reasons, the interest for understanding the range dynamics of tree species and their forecasted patterns is rapidly arising in that area [22,23].

In view of this, cork oak (*Quercus suber* L., Fagaceae) is an emblematic species typical of many landscapes of the Mediterranean biome, strictly defined within its thermo- and meso-mediterranean bioclimatic limits [24]. Cork oak stands sustain a rich biodiversity, ecological processes (carbon storage, soil protection, water retention, etc.), and represent a valuable source of income from cork production [25,26,27,28]. The species has been already investigated at local scale to assess suitable sites for conservation and reforestation involvements [29,30], and hindcasted on its whole range to depict the past biogeographical dynamics, widening our knowledge about putative Mediterranean refugial areas patterning [31].

Cross comparisons among modelling approaches, and a detailed present distribution may reduce outcome inadequacies and point out robust results, useful to be addressed to policy makers, stakeholders and experts interested in conservation and restoration purposes [1,32].

Given the great positive feedbacks of cork oak in biodiversity conservation, forest ecology and socio-economic concerns, this study aims (i) to determine the potential distribution of cork oak in the Mediterranean Basin and (ii) to assess the impact of the different scenarios of global change on this distribution along the 21st century, by means of the most popular algorithms for modelling. On a broader framework, once confirmed the double bond “cork oak – Mediterranean bioclimate” [31,33] the present study might contribute to the conservation and management of the current cork oak forests by exploring the scientific and real-world implications of human activities as complementary forces able to alter in space and time the Mediterranean climate system and its related habitats.

Materials and Methods

Cork oak occurrence

National forest inventories (France, Morocco, Portugal, Spain) and the most updated databases resulted from national projects (EUFORGEN for Algeria, Flora Croatica Database for Croatia, SuberItalia for Italy, IRESA- Institut National de Recherche en Genie Rural Eaux et Forêts for Tunisia) were used together with additional regional datasets (AMAYA, Agencia de Medio Ambiente y Agua, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Junta de Andalucía) and refinements at local scale (e.g. North Africa and Italy) to brought improvements upon the species occurrence (Fig. 1 and Vessella et al. 2015 for comparison). The heterogeneous data derived from different sources included 155,209 polygons of presence and it was standardised into a grid of points at 30'' resolution according to the requirements of the ENMs used

hereafter. Indeed, multiple polygons falling within the same grid cell of 30'' were considered as a single presence point, in order to avoid pseudo-replications and to lessen the effect of variation in sampling effort. Overall, 75,028 spatially unique points were retrieved and they represent the current distribution of cork oak in the Mediterranean Basin at the used resolution.

Environmental layers and future scenarios

To model the current ecological niche of cork oak and forecast its geographical distribution, climate and soil factors were selected as main determinants for the species range. A set of 19 climate and 2 soil variables (pH and clay content mass fraction in percentage) were downloaded from WorldClim 1.4 project [34] and ISRIC – World Soil Information [35] at 30'' resolution. In the absence of future projections of soil factors under climate change, they were considered constant to predict future potential suitability areas of cork oak [36]. Additional biotic and abiotic factors (e.g. soil nutrients, species competition), were omitted mainly due to lack of data at broad scale [37]. Elevation and other derived topographic variables were excluded from the list of layers to be modelled, because elevation would alter the future projections, despite its importance for current distribution, and because the determinants of cork oak range are not the elevation per se, but the bioclimatic factors associated with it [38]. However, the effects of climate change on the altitudinal range of the species will be investigated in a post-processing analysis when the future suitability areas will be defined according to the full list of variable shown in Table 1.

To attempt the description of the mechanistic links of variables affecting the global change and allowing predictions, climate projections from two downscaled and bias corrected GCMs (Global Circulation Models, CCSM4 and MIROC5) were retrieved from WorldClim website (original data available at the CMIP Phase 5 home page, <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5>). For each GCM, two emission scenarios based on Representative Concentration Pathways (RCP) were considered [39]. Both of them provide time and space dependent trajectories of concentrations of greenhouse gases and pollutants resulting from human activities, including changes in land use, but with different socio-economic assumptions. The first one achieves an impact of 4.5 watts per square metre by 2100, comparable with the SRES B1 "intermediate emissions scenario" (Special Report on Emissions and Scenarios); the second one accomplishes an increase of 8.5 watts per square metre by the same period, consistent with the SRES A1FI "high emissions scenario". Details are included in the Fifth Assessment Report (AR5) of the Intergovernmental Panel on Climate Change [40]. Predictions for these scenarios and subsequent forecasting projections of cork oak suitability areas were analyzed in two temporal slices: 2050 (average for 2041-2060) and 2070 (average for 2061-2080).

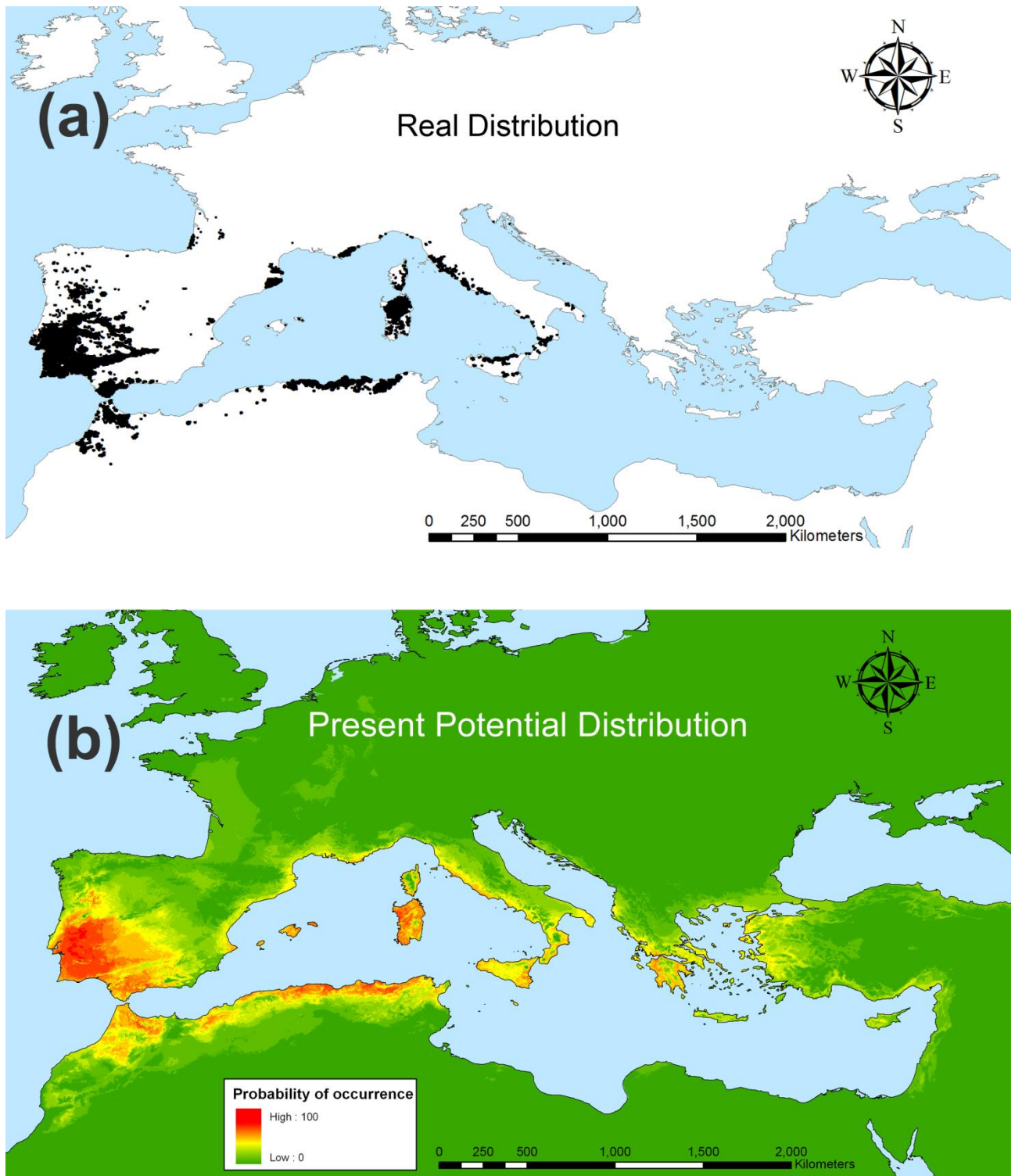


Fig. 1. Real distribution of cork oak (*Quercus suber* L.) at the present time (a); black dots represent the species occurrence within a raster grid of 30'' cell size resolution ($\sim 1 \text{ km}^2$). Consensus map of cork oak potential distribution under the actual climate scenario (b) resulted from the weighted mean of 8 niche modelling algorithm outputs (see S1). Green to red gradient refers to the full range of probability of occurrence for cork oak (0-100%), i.e. the ecological suitability degree of an area according to the environmental variables used in this study (Table 1).

<i>Variable</i>	<i>Label</i>	<i>Source</i>
Annual Mean Temperature (°C)	Bio1	WorldClim
Mean Diurnal Range (°C)	Bio2	WorldClim
Isothermality (Bio2/Bio7) x 100	Bio3	WorldClim
Temperature Seasonality (SDx100) (°C)	Bio4	WorldClim
Max Temperature of Warmest Month (°C)	Bio5	WorldClim
Min Temperature of Coldest Month (°C)	Bio6	WorldClim
Temperature Annual Range (°C)	Bio7	WorldClim
Mean Temperature of Wettest Quarter (°C)	Bio8	WorldClim
Mean Temperature of Driest Quarter (°C)	Bio9	WorldClim
Mean Temperature of Warmest Quarter (°C)	Bio10	WorldClim
Mean Temperature of Coldest Quarter (°C)	Bio11	WorldClim
Annual Precipitation (mm)	Bio12	WorldClim
Precipitation of Wettest Month (mm)	Bio13	WorldClim
Precipitation of Driest Month (mm)	Bio14	WorldClim
Precipitation Seasonality (Coeff. of variation)	Bio15	WorldClim
Precipitation of Wettest Quarter (mm)	Bio16	WorldClim
Precipitation of Driest Quarter (mm)	Bio17	WorldClim
Precipitation of Warmest Quarter (mm)	Bio18	WorldClim
Precipitation of Coldest Quarter (mm)	Bio19	WorldClim
Clay mass fraction (%)	Clay	ISRIC
pH	pH	ISRIC

Table 1. Environmental variables used in this study. All of them are raster data at 30 arc-seconds of resolution.

Modeling approach and statistical evaluation

A selection of 8 niche modelling algorithms belonging to three groups of statistical techniques was applied to retrieve the current potential suitability of cork oak and to forecast it according to the abovementioned future scenarios (Table S1): "profile methods" that use the environmental distance to calculate bioclimatic envelopes (BIOCLIM, Environmental Niche Factor Analysis - ENFA, Environmental Distance), "regression-based and multivariate techniques" that measures the relationship between the dependent and independent variables (Binary Logistic Regression - BLR, Climate Space Model - CSM), and "machine learning techniques" (Maximum Entropy - MaxEnt, Genetic Algorithm for Rule set Production - GARP, Support Vector Machine - SVM). The software openModeller 1.5.0 was employed to run the algorithms, BLR excepted, within the same framework and using only presence-data with pseudo-absence points randomly generated from the background [41]. The BLR was computed by the software SPSS Statistics 20 [42]; the number of absence-data was selected almost doubling the number of presence-data [13], placed randomly but more concentrated around the real presence points and following a decreasing gradation of density with distance. The resulted output were saved as float ASCII raster maps at 30" resolution with suitability values ranging from 0 to 1, later uploaded into GIS environment and reclassified in ten intervals using ArcMap 10 (green to red colour ramp from lowest to highest values). The predictive results of BIOCLIM were applied following Brotons et al. [43] to fit the other methods and produce comparable indices.

The goodness-of-fit for each model was estimated toward the Receiver Operating Characteristic (ROC) curve, calculating the Area Under the Curve AUC. Since different models may output different suitability values for each cell of the study area, a weighted average "consensus" map was generated, taking into account the AUC score of each model [31]. This last output represented the data source for calculating the variables ranges at the present time, and forecasting species niche to the 21st century.

Results

Species distribution models at the present time

The performances of the eight algorithms yielded AUC values over 0.85, stating relevant goodness-of-fits of the suitability predictions. The discriminatory capacity of the models is mainly far from random results, although CSM and ENFA resulted the closest approaches to 0.5 of accuracy (Table 2). The global surfaces with suitability values within the range of 1-100% are approximately between 1.5 and 2 millions of square kilometres, Environmental Distance excepted. Despite different magnitudes and probability of occurrence, the geographical extents of the stand-alone models mainly encompass the Mediterranean coasts and

inland on the three major peninsulas (Iberia, Italy and Balkans). Further areas resulted habitable for cork oak, but not detected by all the models: Minor Asia, Middle East coast and France (Fig. S2).

	AUC	Surface predicted presence (km ² x10 ⁶)	Accuracy (%)	Commission error
Bioclim	0.92	1.63	100.00	0
Binary Logistic Regression	0.90	2.15	83.30	5.33x10 ⁻⁵
Climate Space Model	0.93	1.39	56.70	0.04
Ecological-Niche Factor Analysis	0.94	1.94	69.94	0.01
Environmental Distance	0.89	5.05	100.00	0
GARP – Best Subsets	0.89	1.56	81.07	3.41x10 ⁻³
Maximum Entropy	0.85	2.06	72.33	0
Support Vector Machine	0.98	1.61	99.58	2.93x10 ⁻⁴

Table 2. Main statistical scores for the goodness-of-fit of the algorithms used in this paper.

The generated consensus map confirms as the core of the potential suitability area is located in the Central-Western Mediterranean (highest probability values) where the species already occurs, but extending Mediterranean eastward in Croatia, Greece, Turkey, Levantine and even northward along the Atlantic region of France (Fig. 1), the later corresponding to a climate more suitable for temperate forests. In any case, the potentiality showed by the model for these marginal areas is always lower than 50%. High potentiality is observed in areas where the cork-oak is absent or rare, for example in the mountainous area at the south of Tlemcen (Algeria). The overall surface of habitable areas is about 1,936,000 km², out of which 316,400 km² have suitability values over 50%. This last subset of predicted cells are mainly placed in South-western Iberia, North Africa, Balears, Sardinia, Sicily, central-southern Tyrrhenian coast, south of Greece and Aegean Islands. Indeed, the most favourable areas mostly persist on and around the current species distribution. Nevertheless, some areas where cork-oak forest are widely present today (e.g., North Portugal, Catalonia, Languedoc and northern Tyrrhenian coast) seem to have less potentiality than expected .

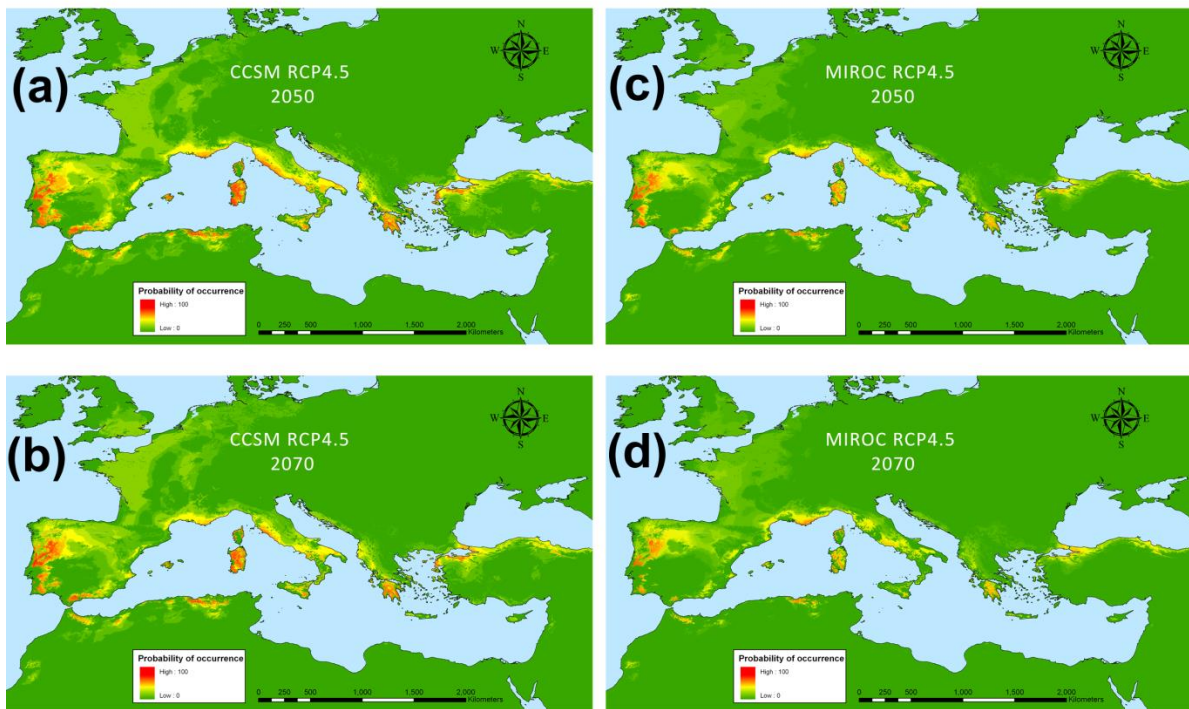
Projected cork oak distributions in the 21st century

The GCMs tested in this study reveal a generalized contraction of the potential habitable areas for cork oak, mainly evident in the Western Mediterranean Basin (Fig. 2) where the highest potentiality was assessed by the present model. CCSM4 and MIROC5 GCMs do not significantly differ in projecting a marked effect of the global changes on the species distribution, both in 2050 and in 2070, under the intermediate and hard emissions scenarios. A global contraction of the potential occurrence is observed across the 21st century especially from 2050 to 2070, confirmed by both GCMs although MIROC5 resulted of 20% stricter in mean than CCSM4 (Table 3). The loss of potential range mainly affects the higher probability classes (over 50%) in all the climatic models and scenarios. Results point out as the most favourable areas for the occurrence of cork oak might be limited to the 80% of the present potential surface in 2050, and to the 77% by the end of this century, in case of a moderate increase of greenhouse gases according to less impacting scenario (CCSM4 RCP 4.5; Fig. 2a,c). The hardest scenario coupled with the most pessimistic GCM provides a projection in which only 30% of the areas over 50% of suitability (62% of the full range 0-100%) will be available in 2050, while the availability would reduce to 16% after one century (52% if we consider the full range) (MIROC5 RCP 8.5; Fig. 2f,h).

Two regions mainly result to undergo a large reduction of the species potential area: North Africa and Iberia. In particular, all the forecasting models show the cork oak persistence in fragmented zones on the Moroccan Rif and along the Algerian Tell Atlas (Bejaia District) but showing potentiality below of 50% of probability. In the Iberian peninsula, the species is predicted to find favourable areas in the hinterland Baetic System, Alentejo, and Sierra de Estrela. Out of the present Mediterranean bioclimate, some areas appear as potential for cork-oak such as western Cantabrian Mountains more suitable for deciduous broadleaved oaks.

On the other side, the expected global change seems to affect the ecological suitability in the Levantine, where the present prediction models stated potential areas along the southern Turkish coasts and Middle East, thereafter unsuitable. Overall, two combined altitudinal and latitudinal shifts are observed: the first one is geographically constrained to the regions where cork oak presently occurs, the second is detectable toward new large areas in central western Europe, although with probability values less than 50%. In some cases, the coupled effects of those shifts seems to lead to a species retreat inland, mainly observed in Iberia, North Africa and partially in Italy.

Consensus map - Intermediate emissions scenario



Consensus map - High emissions scenario

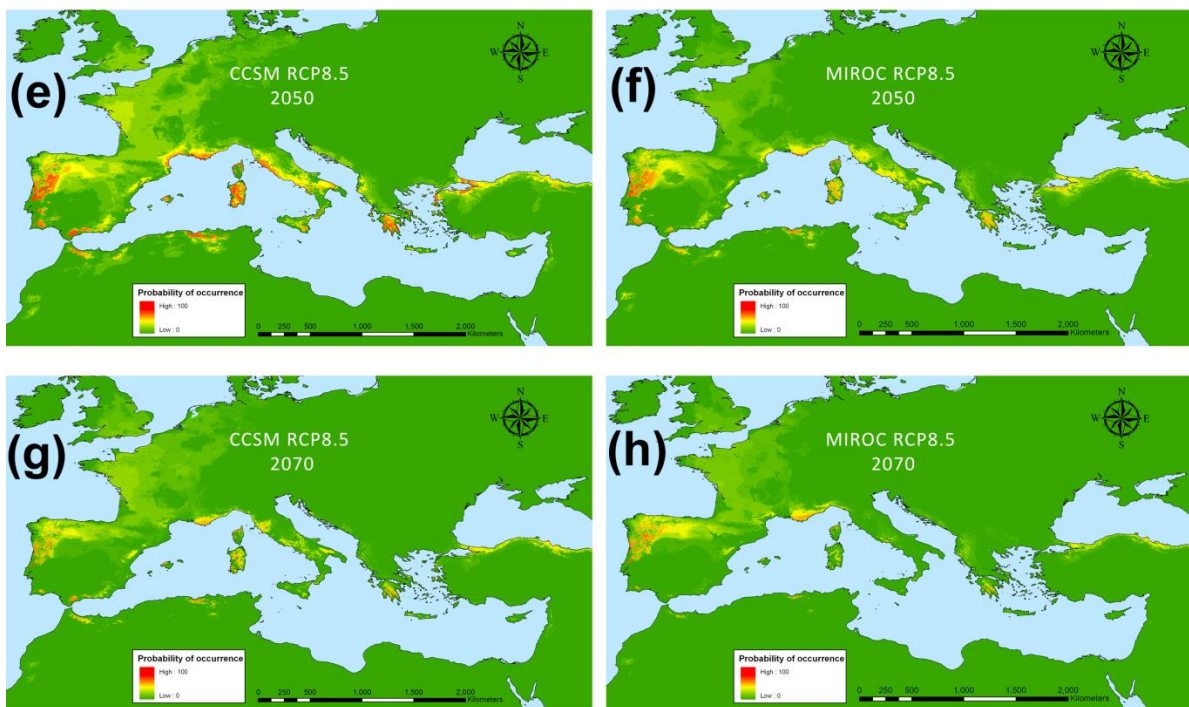


Fig. 2. Forecasting results of the cork oak potential distribution in the 21st century (time slices centred on 2050 and 2070) under the intermediate (a-d) and high emissions scenario (e-h). Left column shows the projections according to CCSM4 General Circulation Model; right column shows the results using MIROC5. Colour gradient follows Fig. 1.

Focusing on the surfaces with suitability over 50%, the extreme values (minimum and maximum) of the climate and pedologic variables show slight, but not relevant deviations between the present and the forecasting cork oak models (Table 3). Some remarks might be perceptible when RCP 4.5 and RCP 8.5 for both circulation models are compared, for example an increase in the maximum temperature of the warmest month and the annual precipitation. Notably, the range of elevation from present time to 2070 projections undergoes a progressive shift toward major values, especially of the maximum ones; the magnitude of these changes is also proportional with the effects of the emissions scenarios investigated, i.e. major differences are detected between present and RCP 8.5 than between present and RCP 4.5.

Discussion

Forecasting approach is largely employed in ecology studies and it already demonstrated as robust data and validation proofs can provide reliable results and information to be used in theoretical and practical applications e.g. [23,44,45].

Some inferences might be drawn on the future dynamics of the Mediterranean Biome under the global warming. The IPCC already stated a general contraction of the Mediterranean environment, threaten by desertification and expansion of arid and semi-arid regions, with many vegetation assemblages migrating north and in elevation [46,47]. Such a phenomenon is estimated to be heterogeneous in space, with striking contractions but no expansion areas nearby, especially on the Middle East, South Iberia and North Africa [48]. Despite the benefits to Mediterranean plant species retrieved from an increase of CO₂ levels in the atmosphere, the collateral effects of higher temperatures and aridity would further limit the adaptability of the Mediterranean flora, with consequences of its distribution and composition [49]. The Mediterranean Biome might then undergoes shifts and replacements (in latitude and elevation) as response to the climate change [50].

The results presented in this study are consistent with these projections and provide further insights about the ecological amplitude of a species which might be considered as a fingerprint of the Mediterranean bioclimatic extent *sensu* Rivas-Martínez [24].

The outputs of the modelling at the present time confirm that cork oak could encompass the whole Mediterranean Basin *sensu stricto*, potentially occurring even at Levantine, in agreement with previous investigations where both simulations, historical and fossil evidences pointed out the presence of this species in these areas, at least from the Last Interglacial (~ 130 ka BP) to the early 20th century ([31,51] and references therein). In particular, the highest values of present potential suitability match with the real distribution, placing the species where an oceanic Mediterranean climate mainly rules *sensu* Daget [52].

		CCSM4				MIROC5			
	Present	RCP 4.5 2050	RCP 4.5 2070	RCP 8.5 2050	RCP 8.5 2070	RCP 4.5 2050	RCP 4.5 2070	RCP 8.5 2050	RCP 8.5 2070
Bio1	13.8/18.2	13.8/18.4	13.8/18.5	13.9/18.3	14.2/18.3	13.9/18.4	13.8/18.2	13.8/18.4	13.6/18.3
Bio2	7.0/12.7	7.0/12.7	7.0/12.7	7.1/12.6	7.2/12.8	7.2/12.7	7.3/12.9	7.3/12.8	7.7/12.6
Bio3	31/44	29/42	29/42	29/42	29/42	29/42	29/43	29/42	29/42
Bio4	4117/6888	4629/6870	4565/6888	4658/6893	4711/6893	4619/6893	4766/6901	4486/6895	4489/6894
Bio5	26.9/35.3	28.6/35.0	28.9/34.9	29.1/34.8	29.4/35.1	28.8/34.9	29.1/34.7	28.3/34.6	28.3/35.0
Bio6	1.2/8.1	1.0/7.8	0.9/7.8	0.8/7.7	1.1/7.7	0.8/7.7	1.1/7.9	0.7/7.7	0.8/7.6
Bio7	20.2/33.0	22.4/32.0	22.4/32.3	22.8/32.4	22.7/32.4	22.7/32.2	22.8/31.9	22.4/32.1	21.9/32.7
Bio8	7.2/15.2	6.3/15.3	6.6/15.3	6.9/15.3	6.9/15.1	6.6/15.4	6.6/15.2	6.7/15.2	7.1/15.1
Bio9	20.8/25.7	21.9/26.0	21.7/26.0	22.1/26.1	22.4/26.2	21.9/26.1	22.1/26.2	21.5/26.2	21.4/26.2
Bio10	21.0/25.9	22.0/26.2	22.0/26.2	22.3/26.2	22.6/26.3	22.0/26.2	22.2/26.2	21.6/26.2	21.6/26.2
Bio11	6.4/12.2	5.8/12.0	5.8/12.1	5.8/12.1	6.2/12.0	5.7/12.0	5.9/12.0	5.9/12.1	6.0/12.1
Bio12	434/1008	416/952	411/978	414/979	425/1006	421/993	429/942	439/1010	444/1022
Bio13	58/166	61/159	60/154	61/157	63/167	58/164	58/167	64/157	67/168
Bio14	0/13	1/19	1/19	1/19	2/19	1/20	2/20	2/20	4/20
Bio15	44/78	39/75	39/74	37/75	38/76	38/75	37/73	37/76	37/73
Bio16	162/457	162/424	162/423	168/437	176/470	155/434	162/420	171/435	174/443
Bio17	10/70	17/83	13/82	14/87	14/87	16/81	14/85	14/82	22/84
Bio18	15/94	20/103	18/113	20/112	18/111	19/94	15/89	16/112	23/99
Bio19	145/448	147/416	145/412	136/427	156/459	139/420	139/410	143/422	131/436
Clay (%)	15/34	19/33	19/33	12/40	19/32	19/33	19/32	19/33	18/31
pH	6.3/7.8	6.3/7.8	6.2/7.8	6.2/7.7	6.2/7.6	6.3/7.8	6.2/7.6	6.2/7.7	6.2/7.4
Elevation	-37/1428	-24/1589	-19/1623	-14/1621	-4/1768	-14/1623	-8/1733	-4/1665	-4/1733
Global predicted surface	316.4 (1936)	193.8 (1560.9)	150.6 (1504.7)	129.4 (1488.1)	60.3 (1223.1)	131.6 (1364.3)	99.7 (1264.3)	95.4 (1201.4)	50.7 (1006.5)

Table 3. Extreme values (minimum-maximum) of climate and pedologic variables for *Q. suber* over the threshold (0.5) for each studied scenario in the present and the future. Elevation is also included to quantify the species shifting in altitude. Note: the latter row shows the global predicted surfaces of the suitability areas with probability values over 50% and of the whole range (0-100% in brackets; the unit is km²x10³).

Cork oak has been widely managed in the Mediterranean, especially in the Iberian peninsula, leading to human-shaped ecosystems, and sometimes to the detriment of other species such as holm oak (*Quercus ilex* L.). However, at a broad scale, the actual distribution of cork oak should be considered mostly native and not introduced or strongly altered by humans [53,54]. The portion of the real species occurrence (about 89%) overlapped with the most suitable potential areas seems to confirm the abovementioned assumption.

The effects of the two emissions scenarios considered in this study are coherent between the simulated GCMs and globally affect the modification of the species suitability in the 21st century (Fig. 2). Although each model can entail sources of uncertainty, the effects of the exponential increase of greenhouses emissions through time are mirrored by a progressive process of reduction of the habitable area for cork oak. This pattern is consistent with other findings about tree species in the Mediterranean Basin and their response to global warming [1,13,14,15,46]. Two main hints raise from the analysis of the results, focusing on what the models predict about the Mediterranean Basin and in Central-western Europe respectively.

Global change and potential range dynamics in the Mediterranean Basin

The severe drought conditions expected for the southern part of the Mediterranean would reduce the habitable areas for cork oak, which might undergoes a marked risk of local extinction with a consequent fragmented distribution, especially in North Africa and Iberia [46]. If the habitable area is reduced for this species, or the potentiality for its permanence is predicted to be limited in a given location, other species like holm oak would be probably favoured in competition [55]. This pattern would likely have strong repercussions through time for the species regeneration performance and affect the vegetation composition in many areas of the Mediterranean [56]. This phenomenon is steady with the deteriorating environment at the southern range edge, as assessed in other forest species, where high temperatures and water limitation could represent considerable threats together with multiple biotic and abiotic factors [2,57]. This would also affect the ecophysiological response, and phenological shifts could be observed as well [58,59]. The influence of global warming is also fingerprinted into the upward shift in elevation which would be experienced by cork oak mostly at the south-western part of its potential suitable area. Such a climate-related response is already acting and observed in many *taxa*, having feedbacks on species adaptation, future distribution, and vegetation hierarchies even at community level [60,61,62,63]. If the climate changes act as driving forces, reducing the size and moving the core of the cork oak niche to upper elevations in the Mediterranean Basin, the outcomes will ripple through the whole species distribution with consequences also on the layering of the surrounding mountain vegetation belts [64,65]. At lower elevation, the effects of drought and heat stress induced by climate change could lead to enlarged fires

phenomena, shrub encroachment and spread of degraded vegetation or more xero-thermophilous species groups, thus altering the biogeography of forests [57,66,67]. However, a realized vertical shifting at higher elevation could be constrained by other factors such as soil nutrients, soil type or land use, even in case where no physical barriers and species competition exist [68,69]. An example could be the predicted distribution along the Baetic System, mostly calcareous, thus less favourable for a real cork oak spread than other species like holm oak [27] or Portuguese oak (*Quercus faginea* Lam.) in wettest areas [70]. Global change may alter normal plant phenorhythms and seasonal cycles of insects and pathogens, thus affecting the survival of cork oak trees and/or their ability in fructification and dissemination. Global change may also modify thermal cycles in soils, a further constrain for the species which might threaten seed survival by pathogens, thus limiting seed recruitment and affecting the population dynamics [57,71].

Moreover, the results of this study infers the importance of areas already identified as putative refugia since the Last Interglacial and still habitable for cork oak [16,31]. Despite the massive impact of the global warming predicted by the models in the southern Mediterranean, some areas would keep their suitability for the species occurrence, thus assuming an important role in terms of biodiversity conservation. Those areas might be worthy of a deeper scientific investigation and public awareness for preserving cork oak from extinction. In view of this, the niche modelling approach could be considered as a promising tool for planning, monitoring and managing native populations and their habitats [72,73,74].

Global change and potential range extension in Central-western Europe

The suitable areas identified by the models in Central-western Europe, seem to indicate a theoretical latitudinal shift of the favourable climate conditions for cork oak. This finding does not necessarily mean the species will face such a northward migration. In fact, we could argue that mountain belts like the Pyrenees, the Cantabrian Range and the Alps may limit the extent to which cork oak can move in a reasonably short time. In addition, the limited long-distance dispersal capacity of cork oak and its resilience will play a crucial role in tracking the suitable habitats and echo the importance of site accessibility [56]. Since the colonization pace at the leading edge will be determined in concert by the generation time, rates of reproduction and dispersal [75], the occupation of those central-western European areas by a natural species migration would be unrealistic in a century [76,77]. In addition, the low values of suitability, up to 30%, remark the projected outputs to be intended as theoretical supporting information about species introduction by means of reforestation initiatives and focused techniques [44,78].

Migration, phenotypic plasticity, genetic adaptation and their combination are strategies commonly adopted by tree populations to face the environmental changes [2,79,80,81,82,83]. Indeed, the dispersal capacity of tree species will play a crucial role in tracking the suitable habitats. Colonization pace will be determined in concert by the generation time (from seed to first reproduction), rates of reproduction and dispersal [75]. High levels of fecundity, gene flow and large effective population sizes, coupled with the efficiency of dispersal mechanisms under the new conditions will be determinant, despite no experimental data are available on cork oak at this regard. However, unlike early successional species, oaks in general might show considerable time lags in adjusting their ranges due to very slow migration rates [84], and local differences among stands are very probable [85]. Current cork oak populations should therefore should rely on phenotypic plasticity and genetic adaptation to respond to the expected scenario. In this view, large phenotypic and genetic variation has been showed since decades in numerous oak provenance tests [82].

Local adaptation of cork oak at several phenotypic and eco-physiological traits has been detected in several common garden or provenance tests (e.g. [86,87,88,89,90,91]). Differential performances related to provenance origin were evidenced, which might ideally provide insights into local adaptation of existing populations, or drive future reforestation programs. However, existing and future trials also need to study traditionally overlooked components such as germination and establishment of the new generation (e.g., [92]). In addition, new experiments should include field sites beyond the current range margins. Experiments in controlled growth chambers would be helpful as well, as they could allow inspection of specific abiotic aspects and direct tests on seeds and seedlings of climatic regimes analogous to those predicted for the future. Coupled with these approaches, molecular studies at the quantitative trait level and the next availability of the *Quercus* genome assembly (<https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/>) will certainly contribute to expand our knowledge on future adaptation of cork oak populations. However, there is no doubt on the paramount importance of the existing genetic diversity to support future adaptation of a tree species [82,93,94]. Gene flow also will have a fundamental role in determining cork oak future.

Different evolutionary changes triggered by climate change are to be expected at different parts of the natural distributions of tree species [2,82]. At the 'leading edge of a species' range (North Iberia, Aquitaine, Languedoc, Provence, North Tyrrhenian for cork oak), repeated founder effects with associated genetic drift are very likely [95]; however, the diffusion of advantageous alleles enhancing adaptation to the new conditions should be favored in the long term, provided there is no isolation among individuals and populations. In the less impacted part of the range (e.g. Sardinia, Central Italy), populations will probably undergo an interplay between a moderate selection and plastic response and gene flow could act as a buffering system. In contrast, populations at the rear edge (either latitudinal or altitudinal, e.g. North

Africa, Andalusia, Algarve, Sicily, Apulia) will face the strong selective pressures of the new, unsuitable local conditions [2]. Here, population sizes may undergo a drastic reduction and even run an extinction risk [81], unless favorable gene swamping from central and northern populations will reinforce their adaptability [96].

However, still little is known on cork oak adaptive genetic variation and the genes underlying local adaptation, contrary to other oak species (e.g. [2,97,98,99]), although a strong plastid DNA geographical structure has been reported for this species [53], which might underlie the existence of geographic clines. In this respect, important evidence was recently obtained by Modesto et al. [100] on candidate genes likely involved in cork oak adaptation to drought stress, high temperature and pathogen resistance. However, the depicted patterns of natural selection seem to be extremely complex, and further information on clear signatures on functionally important adaptive genetic variation are necessarily required. Finally, hybridization and epigenetics could be worthy of investigation for cork oak response to climate change.

In oaks, hybridization is a key factor in species evolution [101] and genetic adaptation [102]. In fact, hybridization between closely related species, located along ecological gradients or at the border of cork oak range, might facilitate immigration of pre-adapted genes and influence ecological niche/range expansion [102]. For instance, there is molecular evidence of selective introgression in oaks [103] as well as for the displacement of pioneer [102] and less competitive species [104]. In this view, the role of potentially hybridizing cork oak congeners (e.g. *Quercus cerris*, *Quercus ilex*) is yet unknown and it should be certainly assessed in future research [53,105].

Epigenetic effects and their inheritance need further investigation as well (see for instance the effect of different temperatures during embryogenesis affecting climatic adaptation in *Picea abies*; [106,107] although there is still a considerable lack of research in broadleaf trees [108].

In conclusion, In conclusion, a multidisciplinary framework of investigation will be certainly beneficial and of major importance to deeply understand the repercussions of climate change for cork oak. Coupling ecological niche modelling approaches with ecophysiological and ecogenetic studies might help the decision-makers to secure future refugia for the Mediterranean flora, to plan and manage future protected areas network, to assess new guidelines for seed recruitment, gene-banks and *ex situ* conservation sites.

Acknowledgements

We are in debt with the following Institutions for the useful assistance and availability, both capital for the realization of this study: Institut National de l'Information géographique et forestière (France), Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (Spain), Ministero delle Politiche Agricole, Alimentari e

Forestali (Italy), Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas, Divisão de Apoio à Produção Florestal e Valorização de Recursos Silvestres (special thanks to Dr. Cristina Maria Pereira Santos, Dr. Luis Manuel Moreira Silva Reis, Prof. Maria Carolina Varela) (Portugal), Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification (Morocco), Institut National de Recherche en Génie Rural Eaux et Forêts (Tunisia). We also thank to Prof. Fazia Krouchi (University Mouloud Mammeri of Tizi-Ouzou, Algeria) and Dr. Michele Bozzano (Bioversity International, Italy) for additional data about the cork oak occurrence in North Africa.

The authors are grateful to the Council of Economy, Innovation, Science and Employment of the Andalusian Government for supporting this research in the framework of the Project “Modelo espacial de distribución de las quercíneas y otras formaciones forestales de Andalucía: una herramienta para la gestión y la conservación del patrimonio natural” (Code P10-RNM-6013). Also we thanks to CEI CamBio for their support. This work was partially funded by Zephyr Project, through the 7th Framework Programme (grant agreement 308313).

References

1. Keenan T, Serra JM, 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.
2. Alberto FJ, Aitken SN, Alia R, Gonzalez-Martinez SC, Hanninen H, et al. (2013) Potential for evolutionary responses to climate change evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19: 1645-1661.
3. Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quetier F, Grigulis K, et al. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684-20689.
4. Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, Prentice IC, Betts RA, et al. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7: 357-373.
5. Lepetz V, Massot M, Schmeller DS, Clobert J (2009) Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation* 18: 3185-3203.
6. Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365-377.
7. Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.

8. Leakey RE, Lewin R (1996) *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*: Anchor Books.
9. Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, et al. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470: 531-534.
10. Malizia RW, Stigall AL (2011) Niche stability in Late Ordovician articulated brachiopod species before, during, and after the Richmondian Invasion. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 311: 154-170.
11. Roughgarden J (1974) The Fundamental and Realized Niche of a Solitary Population. *The American Naturalist* 108: 232-235.
12. Gould SF, Beeton NJ, Harris RMB, Hutchinson MF, Lechner AM, et al. (2014) A tool for simulating and communicating uncertainty when modelling species distributions under future climates. *Ecology and Evolution* 4: 4798-4811.
13. López-Tirado J, Hidalgo PJ (2014) A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management* 330: 105-114.
14. Casazza G, Giordani P, Benesperi R, Foggi B, Viciani D, et al. (2014) Climate change hastens the urgency of conservation for range-restricted plant species in the central-northern Mediterranean region. *Biological Conservation* 179: 129-138.
15. Temunovic M, Frascaria-Lacoste N, Franjic J, Satovic Z, Fernandez-Manjarres JF (2013) Identifying refugia from climate change using coupled ecological and genetic data in a transitional Mediterranean-temperate tree species. *Molecular Ecology* 22: 2128-2142.
16. Médail F, Diadema K (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1345.
17. Giorgi F, Bi XQ, Pal J (2004) Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100). *Climate Dynamics* 23: 839-858.
18. Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, et al. (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310: 1333-1337.
19. Vitale M, Mancini M, Matteucci G, Francesconi F, Valenti R, et al. (2012) Model-based assessment of ecological adaptations of three forest tree species growing in Italy and impact on carbon and water balance at national scale under current and future climate scenarios. *Iforest-Biogeosciences and Forestry* 5: 235-246.
20. Planton S, Lionello P, Artale V, Aznar R, Carrillo A, et al. (2012) 8 - The Climate of the Mediterranean Region in Future Climate Projections. In: Lionello P, editor. *The Climate of the Mediterranean Region*. Oxford: Elsevier. pp. 449-502.

21. Bussotti F, Ferrini F, Pollastrini M, Fini A (2014) The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany* 103: 80-98.
22. Pearman PB, Randin CF, Broennimann O, Vittoz P, van der Knaap WO, et al. (2008) Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* 11: 357-369.
23. Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC (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.
24. Rivas-Martínez S, Penas A, Díaz TE (2004) Bioclimatic Map of Europe. Spain: Cartographic Service, University of León.
25. Aronson J, Pereira JS, Pausas JG (2009) *Cork Oak Woodlands on the Edge: Ecology, Adaptive Management, and Restoration*: Island Press.
26. Marras T, Petroselli A, Vessella F, Damiani G, Schirone B (2014) Noble Biomass: Restore, Recycle, Profit Using Cork Oak (*Quercus suber* L.) *Applied Mathematical Sciences* 8: 6495-6513.
27. Petroselli A, Vessella F, Cavagnuolo L, Piovesan G, Schirone B (2013) Ecological behavior of *Quercus suber* and *Quercus ilex* inferred by topographic wetness index (TWI). *Trees-Structure and Function* 27: 1201-1215.
28. Ibáñez B, Ibáñez I, Gómez-Aparicio L, Ruiz-Benito P, García LV, et al. (2014) Contrasting effects of climate change along life stages of a dominant tree species: the importance of soil-climate interactions. *Diversity and Distributions* 20: 872-883.
29. Hidalgo PJ, Marín JM, Quijada J, Moreira JM (2008) A spatial distribution model of cork oak (*Quercus suber*) in southwestern Spain: A suitable tool for reforestation. *Forest Ecology and Management* 255: 25-34.
30. Vessella F, Schirone B (2013) Predicting potential distribution of *Quercus suber* in Italy based on ecological niche models: Conservation insights and reforestation involvements. *Forest Ecology and Management* 304: 150-161.
31. Vessella F, Simeone MC, Schirone B (2015) *Quercus suber* range dynamics by ecological niche modelling: from the Last Interglacial to present time. *Quaternary Science Reviews* 119: 85-93.
32. Beaumont LJ, Pitman AJ, Poulsen M, Hughes L (2007) Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology* 13: 1368-1385.
33. Mazzoleni S, di Pasquale G, Mulligan M, di Martino P, Rego F, editors (2004) *Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape*. Chichester, West Sussex, UK: John Wiley & Sons.
34. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

35. Hengl T, de Jesus JM, MacMillan RA, Batjes NH, Heuvelink GBM, et al. (2014) SoilGrids1km-Global Soil Information Based on Automated Mapping. *Plos One* 9.
36. Bertrand R, Perez V, Gegout JC (2012) Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology* 18: 2648-2660.
37. Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
38. Kumar P (2012) Assessment of impact of climate change on *Rhododendrons* in Sikkim Himalayas using Maxent modelling: limitations and challenges. *Biodiversity and Conservation* 21: 1251-1266.
39. van Vuuren DP, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, et al. (2011) The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109: 5-31.
40. IPCC (2014) *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Geneva (Switzerland): IPCC. 151 p.
41. Muñoz MED, de Giovanni R, de Siqueira MF, Sutton T, Brewer P, et al. (2011) openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *Geoinformatica* 15: 111-135.
42. IBM (2011) *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0*. Armonk, NY: IBM Corp.
43. Brotons L, Thuiller W, Araújo MB, Hirzel AH (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27: 437-448.
44. Wang TL, Campbell EM, O'Neill GA, Aitken SN (2012) Projecting future distributions of ecosystem climate niches: Uncertainties and management applications. *Forest Ecology and Management* 279: 128-140.
45. Rojas-Soto OR, Sosa V, Ornelas JF (2012) Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* 21: 2671-2690.
46. Benito Garzon M, Sanchez de Dios R, Sainz Ollero H (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11: 169-178.
47. Fischlin A, Midgley GF, Price JT, Leemans R, Gopal B, et al. (2007) Ecosystems, their properties, goods, and services. In: Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE, editors. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 211-272.
48. Klausmeyer KR, Shaw MR (2009) Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. *Plos One* 4.
49. Dukes JS, Chiariello NR, Cleland EE, Moore LA, Shaw MR, et al. (2005) Responses of grassland production to single and multiple global environmental changes. *Plos Biology* 3: 1829-1837.

50. Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
51. Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2003) Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14: 669-680.
52. Daget P (1977) Le bioclimat méditerranéen: Caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio* 34: 1-20.
53. Magri D, Fineschi S, Bellarosa R, Buonamici A, Sebastiani F, et al. (2007) The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology* 16: 5259-5266.
54. Carrión JS, Parra I, Navarro C, Munuera M (2000) Past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: A pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6: 29-44.
55. Pons J, Pausas JG (2006) Oak regeneration in heterogeneous landscapes: The case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 231: 196-204.
56. Soto A, Lorenzo Z, Gil L (2007) Differences in fine-scale genetic structure and dispersal in *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L.: Consequences for regeneration of mediterranean open woods. *Heredity* 99: 601-607.
57. Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
58. Gordo O, Sanz JJ (2010) Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology* 16: 1082-1106.
59. Valladares F, Matesanz S, Guilhaumon F, Araújo MB, Balaguer L, et al. (2014) The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* 17: 1351-1364.
60. Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768-1771.
61. Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
62. Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
63. Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 637-669.
64. Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 11823-11826.

65. Grabherr G, Gottfried M, Pauli H (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448-448.
66. Ellison AM, Bank MS, Clinton BD, Colburn EA, Elliott K, et al. (2005) Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 479-486.
67. Sarris D, Christodoulakis D, Körner C (2011) Impact of recent climatic change on growth of low elevation eastern Mediterranean forest trees. *Climatic Change* 106: 203-223.
68. Coudun C, Gegout JC, Piedallu C, Rameau JC (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33: 1750-1763.
69. Ibáñez B, Gómez-Aparicio L, Stoll P, Ávila JM, Pérez-Ramos IM, et al. (2015) A Neighborhood Analysis of the Consequences of *Quercus suber* Decline for Regeneration Dynamics in Mediterranean Forests. *Plos One* 10: e0117827.
70. Muñoz Álvarez JM (2010) Vegetación de la Reserva de la Biosfera y de los Espacios Naturales de Sierra Morena. Córdoba, Spain: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. 387 p.
71. Connolly B, Orrock J (2015) Climatic variation and seed persistence: freeze–thaw cycles lower survival via the joint action of abiotic stress and fungal pathogens. *Oecologia*: 1-8.
72. Araújo MB, Williams PH (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation* 96: 331-345.
73. Costa GC, Nogueira C, Machado RB, Colli GR (2010) Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 19: 883-899.
74. Lemes P, Melo AS, Loyola RD (2014) Climate change threatens protected areas of the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 23: 357-368.
75. Petit RJ, Hampe A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 187-214.
76. Acácio V, Holmgren M (2014) Pathways for resilience in Mediterranean cork oak land use systems. *Annals of Forest Science* 71: 5-13.
77. Svenning J-C, Fitzpatrick MC, Normand S, Graham CH, Pearman PB, et al. (2010) Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography* 33: 1070-1080.
78. Schirone B, Salis A, Vessella F (2011) Effectiveness of the Miyawaki method in Mediterranean forest restoration programs. *Landscape and Ecological Engineering* 7: 81-92.
79. Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21: 394-407.

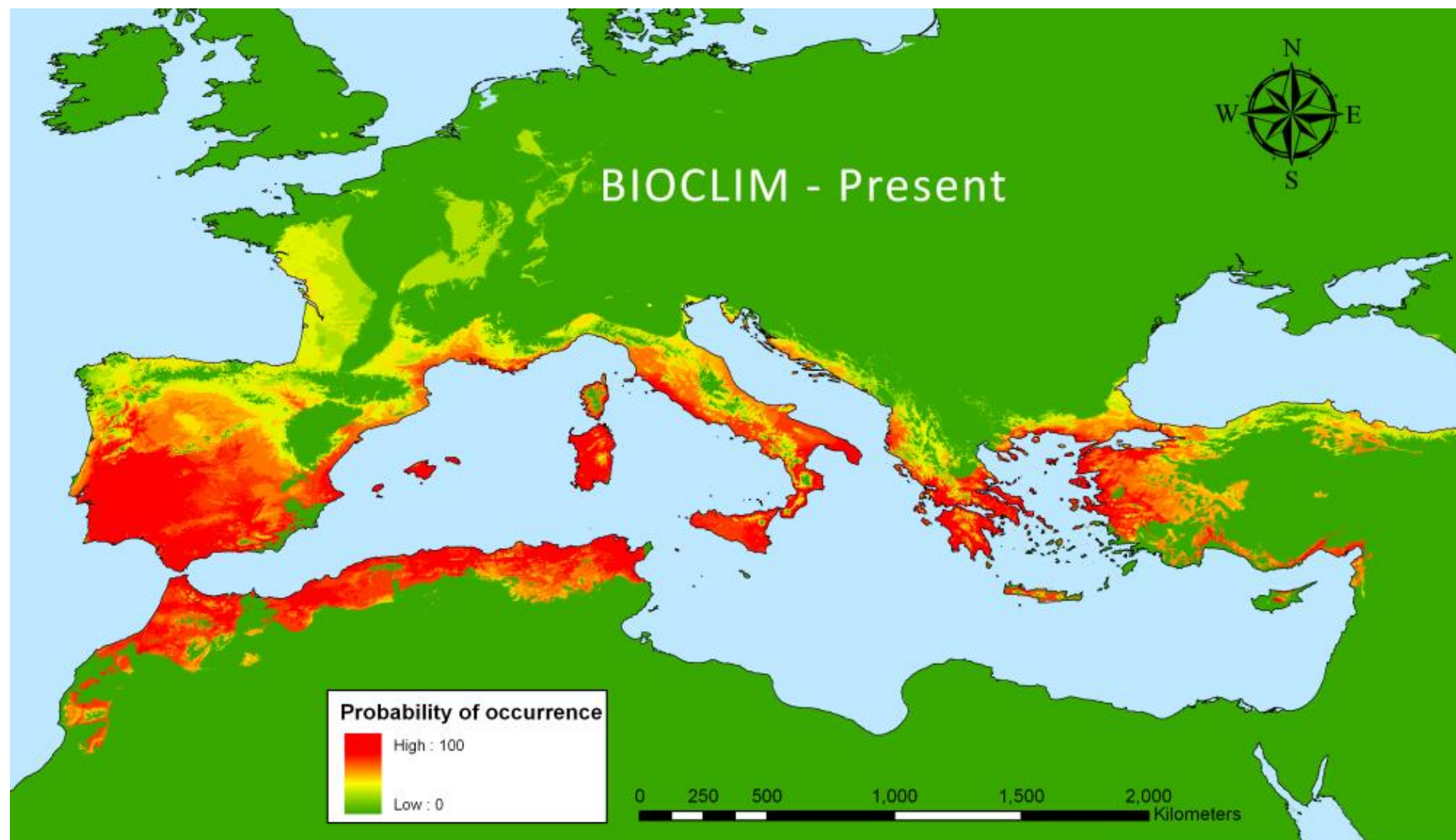
80. Crispo E (2008) Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1460-1469.
81. Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95-111.
82. Kremer A, Potts BM, Delzon S (2014) Genetic divergence in forest trees: understanding the consequences of climate change. *Functional Ecology* 28: 22-36.
83. Bussotti F, Pollastrini M, Holland V, Bruggemann W (2015) Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany* 111: 91-113.
84. Delzon S, Urli M, Samalens JC, Lamy JB, Lischke H, et al. (2013) Field Evidence of Colonisation by Holm Oak, at the Northern Margin of Its Distribution Range, during the Anthropocene Period. *Plos One* 8.
85. Gerber S, Chadœuf J, Gugerli F, Lascoux M, Buiteveld J, et al. (2014) High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. *Plos One* 9: e85130.
86. Varela MC. The EUFORGEN *Quercus suber* Network and the research projects for the evaluation of genetic variability of cork oak; 2001. ISBN 92-9043-469-4 IPGRI Via dei Tre Denari, 472/a 00057 Maccarese (Fiumicino) Rome, Italy International Plant Genetic Resources Institute. pp. 6.
87. Aranda I, Castro L, Alía R, Pardos JA, Gil L (2005) Low temperature during winter elicits differential responses among populations of the Mediterranean evergreen cork oak (*Quercus suber*). *Tree Physiology* 25: 1085-1090.
88. Aranda I, Pardos M, Puértolas J, Jiménez MD, Pardos JA (2007) Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiology* 27: 671-677.
89. Gandour M, Khouja ML, Toumi L, Triki S (2007) Morphological evaluation of cork oak (*Quercus suber*): Mediterranean provenance variability in Tunisia. *Annals of Forest Science* 64: 549-555.
90. Ramírez-Valiente JA, Sánchez-Gómez D, Aranda I, Valladares F (2010) Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* 30: 618-627.
91. Ramirez-Valiente JA, Valladares F, Huertas AD, Granados S, Aranda I (2011) Factors affecting cork oak growth under dry conditions: local adaptation and contrasting additive genetic variance within populations. *Tree Genetics & Genomes* 7: 285-295.
92. Huang X, Schmitt J, Dorn L, Griffith C, Effgen S, et al. (2010) The earliest stages of adaptation in an experimental plant population: strong selection on QTLs for seed dormancy. *Molecular Ecology* 19: 1335-1351.
93. de Jong G (2005) Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist* 166: 101-117.

94. Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, et al. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15: 684-692.
95. Arenas M, Ray N, Currat M, Excoffier L (2012) Consequences of Range Contractions and Range Shifts on Molecular Diversity. *Molecular Biology and Evolution* 29: 207-218.
96. Holliday JA, Suren H, Aitken SN (2012) Divergent selection and heterogeneous migration rates across the range of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279: 1675-1683.
97. Homolka A, Schueler S, Burg K, Fluch S, Kremer A (2013) Insights into drought adaptation of two European oak species revealed by nucleotide diversity of candidate genes. *Tree Genetics & Genomes* 9: 1179-1192.
98. Sork VL, Davis FW, Westfall R, Flint A, Ikegami M, et al. (2010) Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata* Née) in the face of climate change. *Molecular Ecology* 19: 3806-3823.
99. Derory J, Léger P, Garcia V, Schaeffer J, Hauser M-T, et al. (2006) Transcriptome analysis of bud burst in sessile oak (*Quercus petraea*). *New Phytologist* 170: 723-738.
100. Modesto IS, Miguel C, Pina-Martins F, Glushkova M, Veloso M, et al. (2014) Identifying signatures of natural selection in cork oak (*Quercus suber* L.) genes through SNP analysis. *Tree Genetics & Genomes* 10: 1645-1660.
101. Arnold ML (2004) Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: were Anderson and Stebbins right? *The Plant Cell* 16: 562-570.
102. Petit RJ, Bodénès C, Ducousso A, Roussel G, Kremer A (2004) Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 161: 151-164.
103. Dodd RS, Afzal-Rafii Z (2004) Selection and dispersal in a multispecies oak hybrid zone. *Evolution* 58: 261-269.
104. McKinnon JS, Mori S, Blackman BK, David L, Kingsley DM, et al. (2004) Evidence for ecology's role in speciation. *Nature* 429: 294-298.
105. Burgarella C, Lorenzo Z, Jabbour-Zahab R, Lumaret R, Guichoux E, et al. (2009) Detection of hybrids in nature: Application to oaks (*Quercus suber* and *Q. ilex*). *Heredity* 102: 442-452.
106. Yakovlev I, Fossdal CG, Skråppa T, Olsen JE, Jahren AH, et al. (2012) An adaptive epigenetic memory in conifers with important implications for seed production. *Seed Science Research* 22: 63-76.
107. Yakovlev IA, Asante DK, Fossdal CG, Junttila O, Johnsen Ø (2011) Differential gene expression related to an epigenetic memory affecting climatic adaptation in Norway spruce. *Plant Science* 180: 132-139.
108. Bräutigam K, Vining KJ, Lafon-Placette C, Fossdal CG, Mirouze M, et al. (2013) Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. *Ecology and Evolution* 3: 399-415.

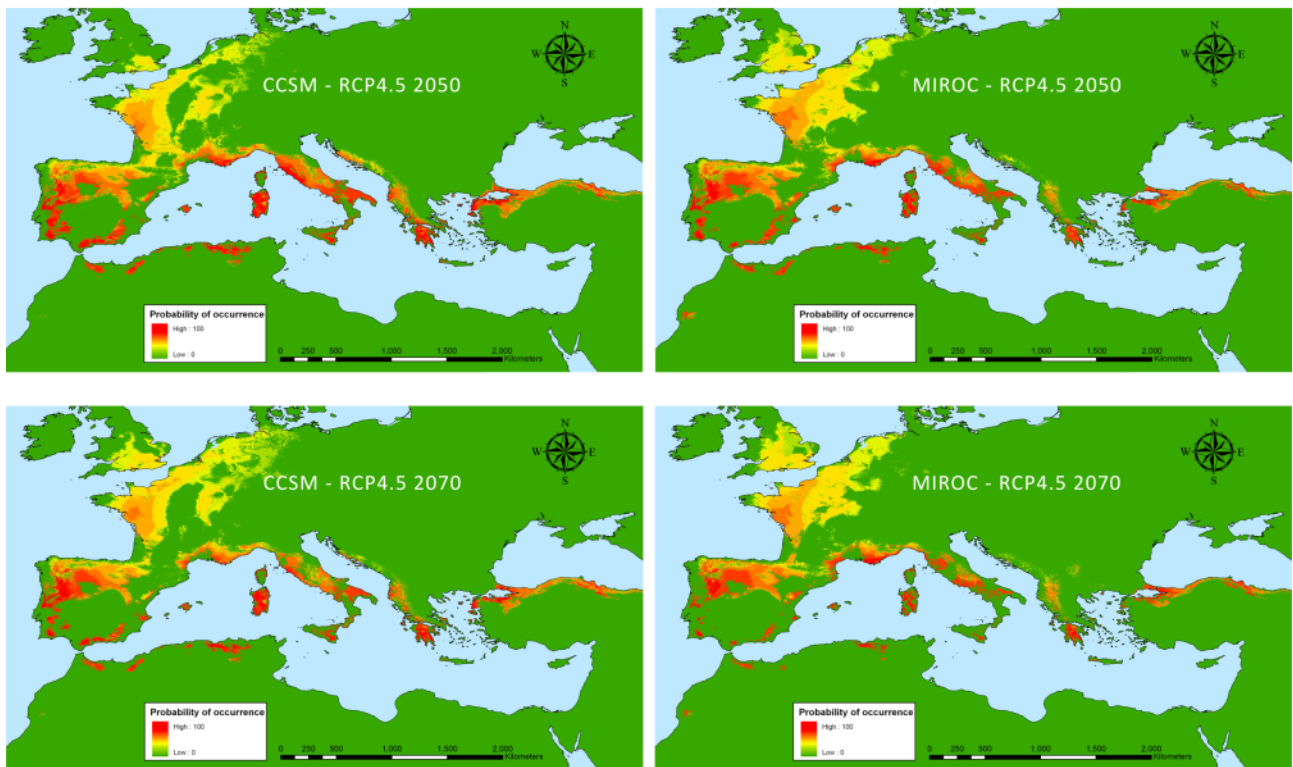
Supporting Information

BIOCLIM	BINOMIAL LOGISTIC REGRESSION	CLIMATE SPACE MODEL	ECOLOGICAL NICHE FACTOR ANALYSIS
Standard deviation cutoff: 1.960 [95%] 21-dimensional occurrence points. 75028 points used to find the bioclimatic envelope. Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII	Method: Forward Stepwise Conditional Criteria: PIN(0.05) ; POUT(0.10) ; ITERATE(20) ; CUT(0.5) Presence cases: 75026 Absence cases: 201194 Total selected cases: 276220 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: GEOTIFF	Number of random eigenvalues: 8 Number of standard deviations added to the randomised eigen value: 2 Minimum number of components in model: 1. Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII	Retained Components= 5/21 Percent variation for component retention: 75% 75028 presence points used Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII
ENVIRONMENTAL DISTANCE	GARP "Best Subsets"	MAXENT	SUPPORT VECTOR MACHINE
Metric: Euclidean Nearest 'n' points: 8 Maximum distance to nearest point: 0.1 Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII	Training data: 75% Testing data: 25% Runs: 20 Number of max iterations:10 ³ Convergence Limit: 0.000001 4 Rule types -> 1 rule combination Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Binary ASCII	Training data: 75% Testing data: 25% Runs: 10 Number of max iterations:10 ³ Convergence Limit: 0.000001 Minimum number of components in model: 1. Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII	Kernel function: one-class SVM Kernel type: radial basis function: $\exp(-\gamma u-v ^2)$ Degree in kernel function: 3 Number of background points: 10000 Threshold: 50% Total number of cells: 15330688 Output Format: Logistic Cumulative ASCII

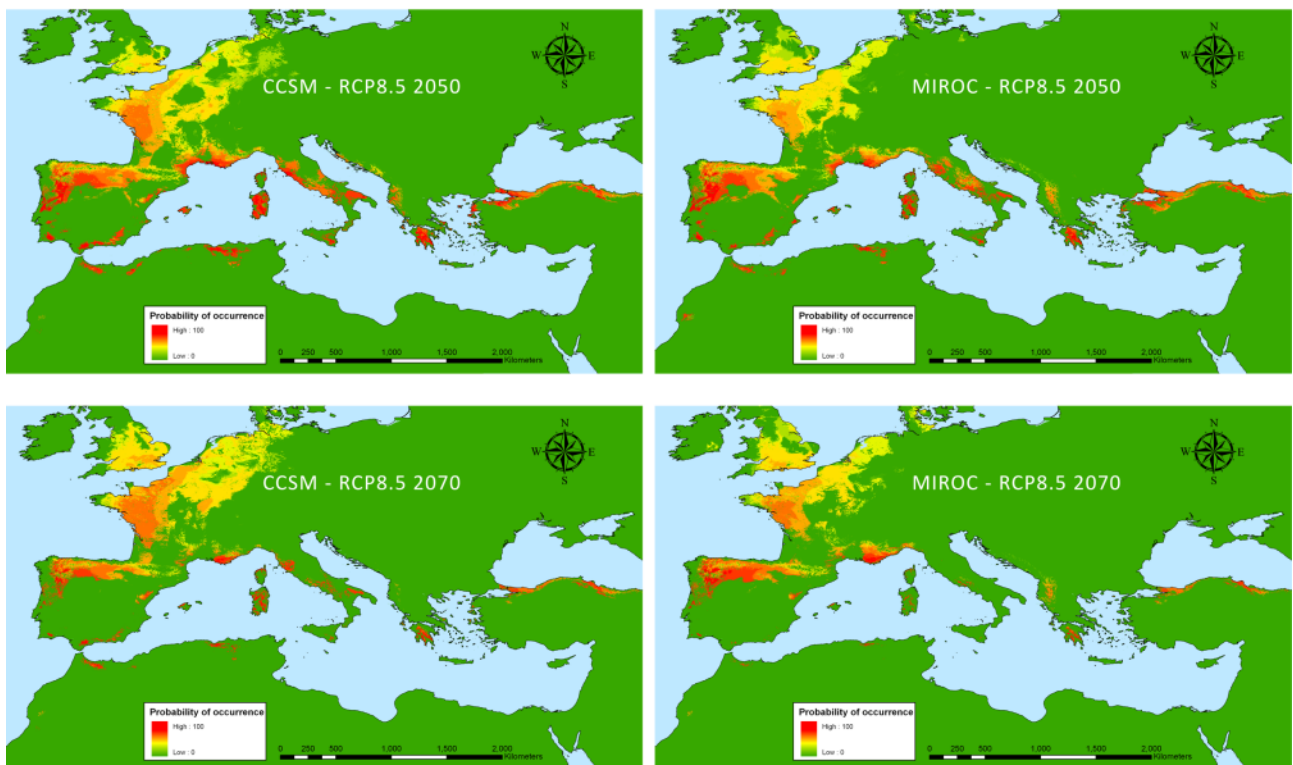
Table S1. Main settings used in openModeller 1.5 and SPSS Statistics 20 to run the 8 algorithms in this study.

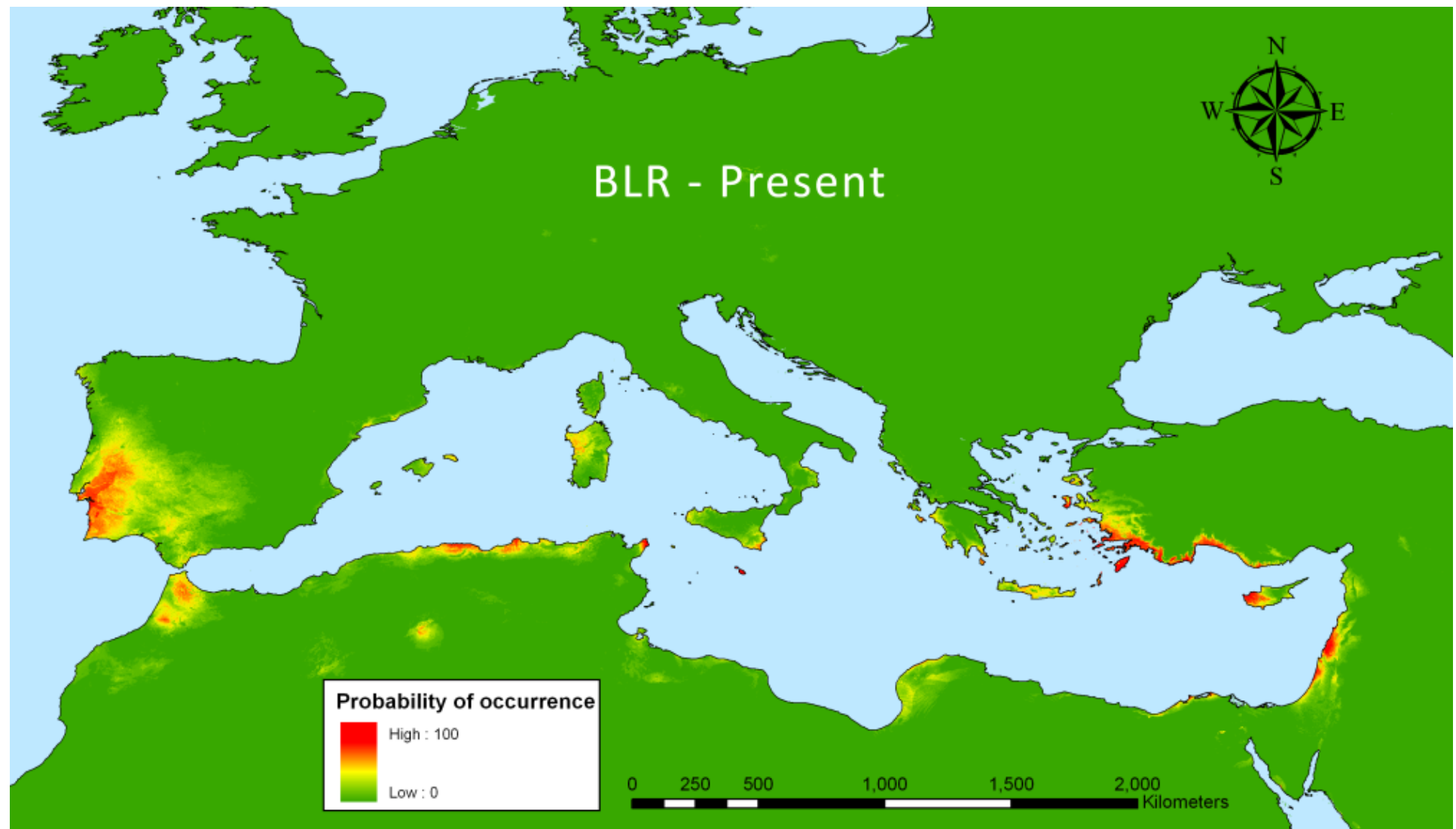


BIOCLIM - Intermediate emissions scenario

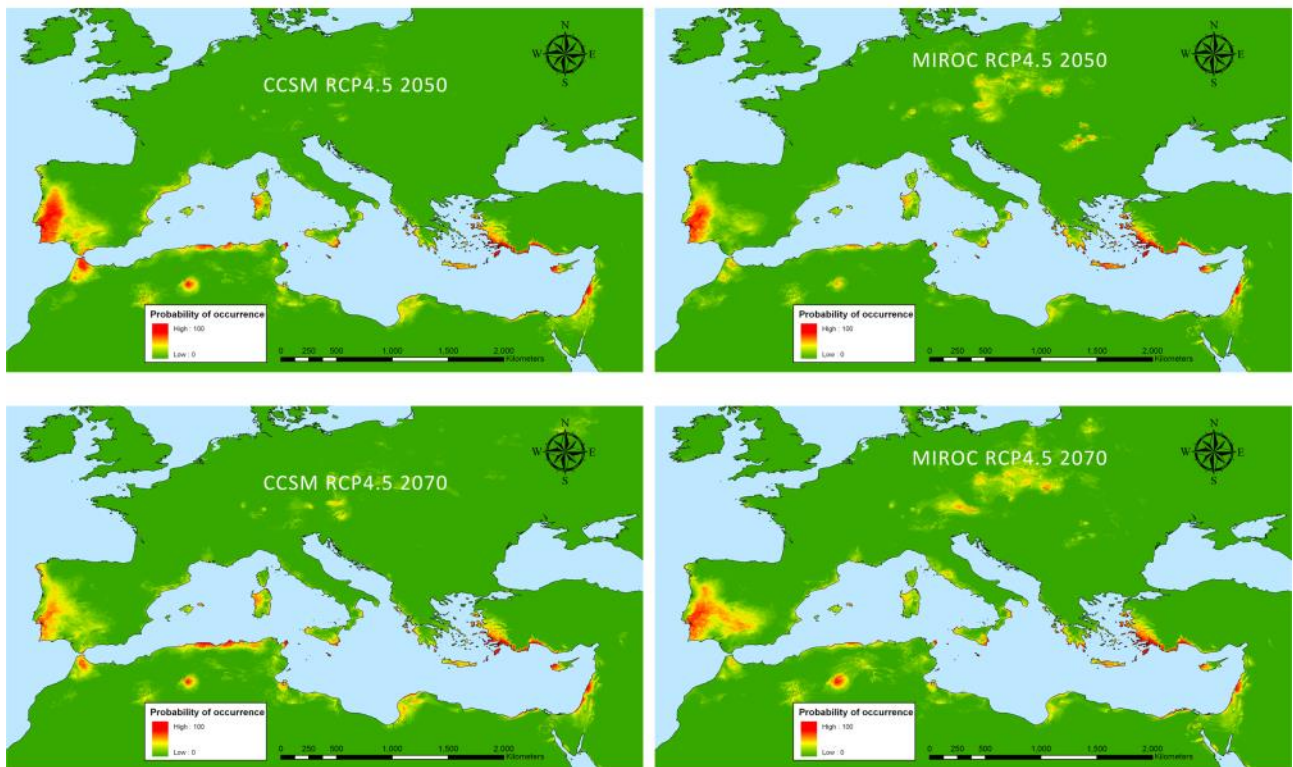


BIOCLIM - High emissions scenario

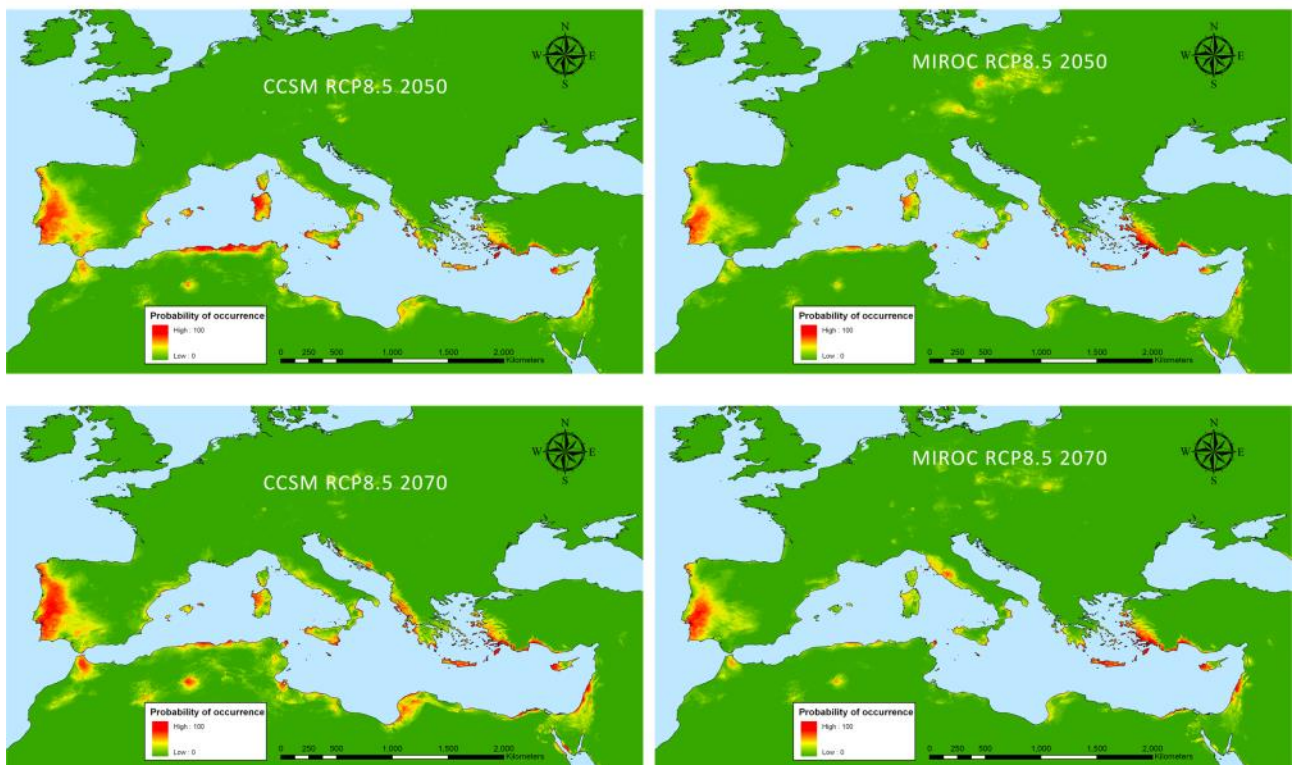


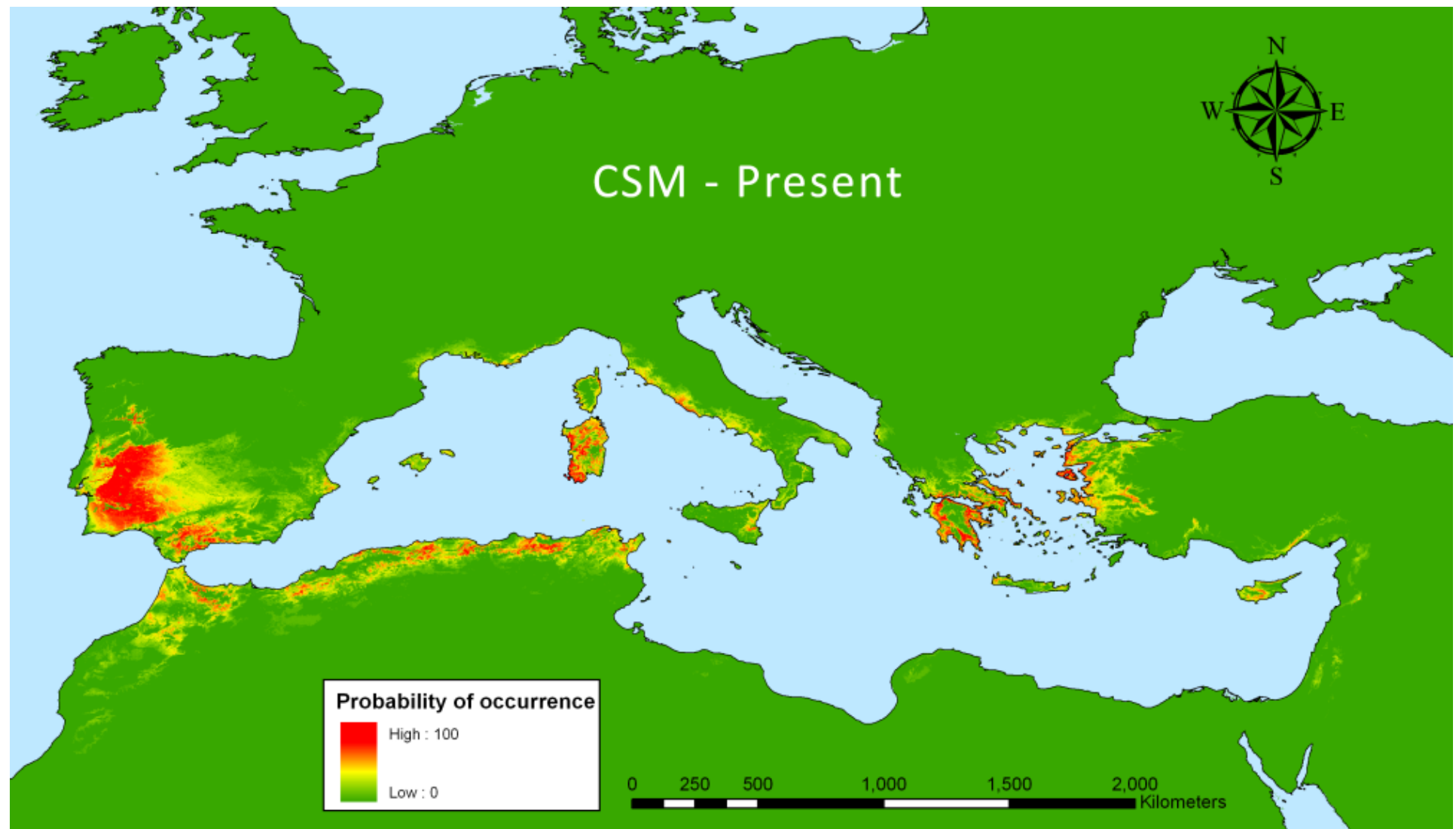


Binary Logistic Regression - Intermediate emissions scenario

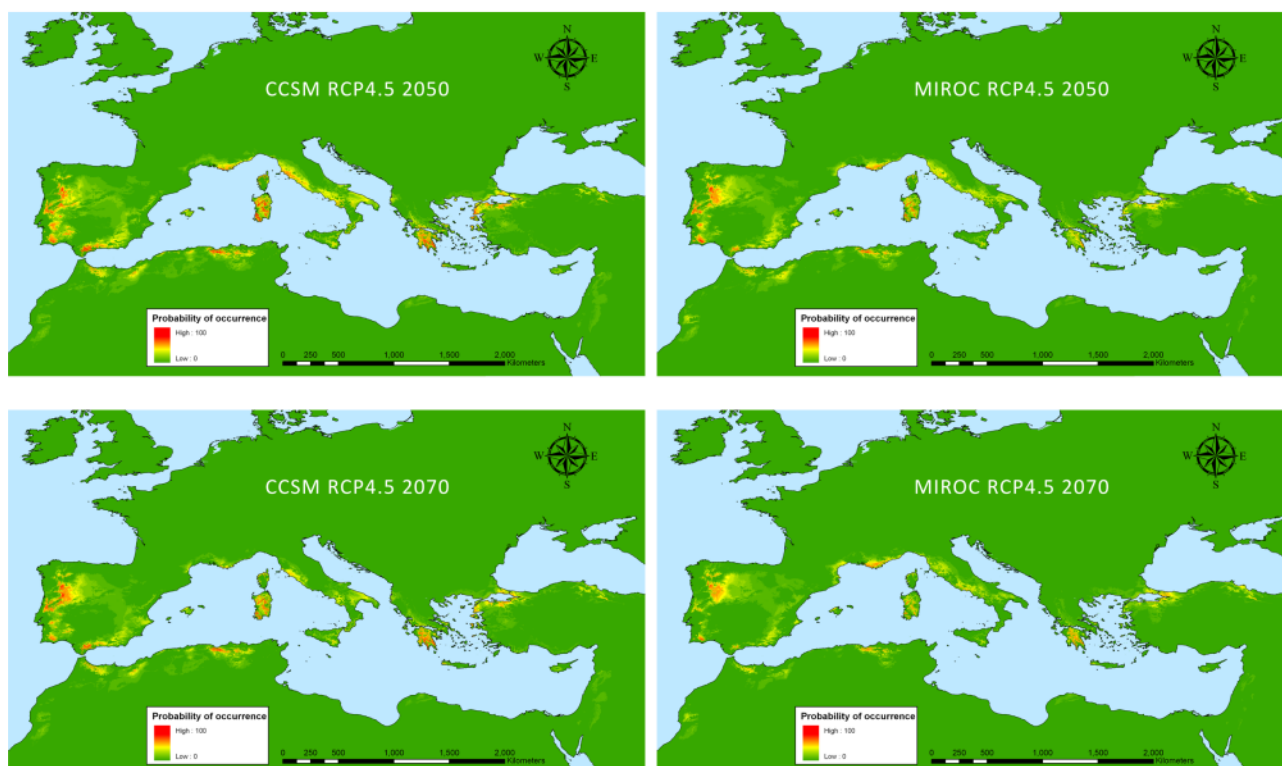


Binary Logistic Regression - High emissions scenario

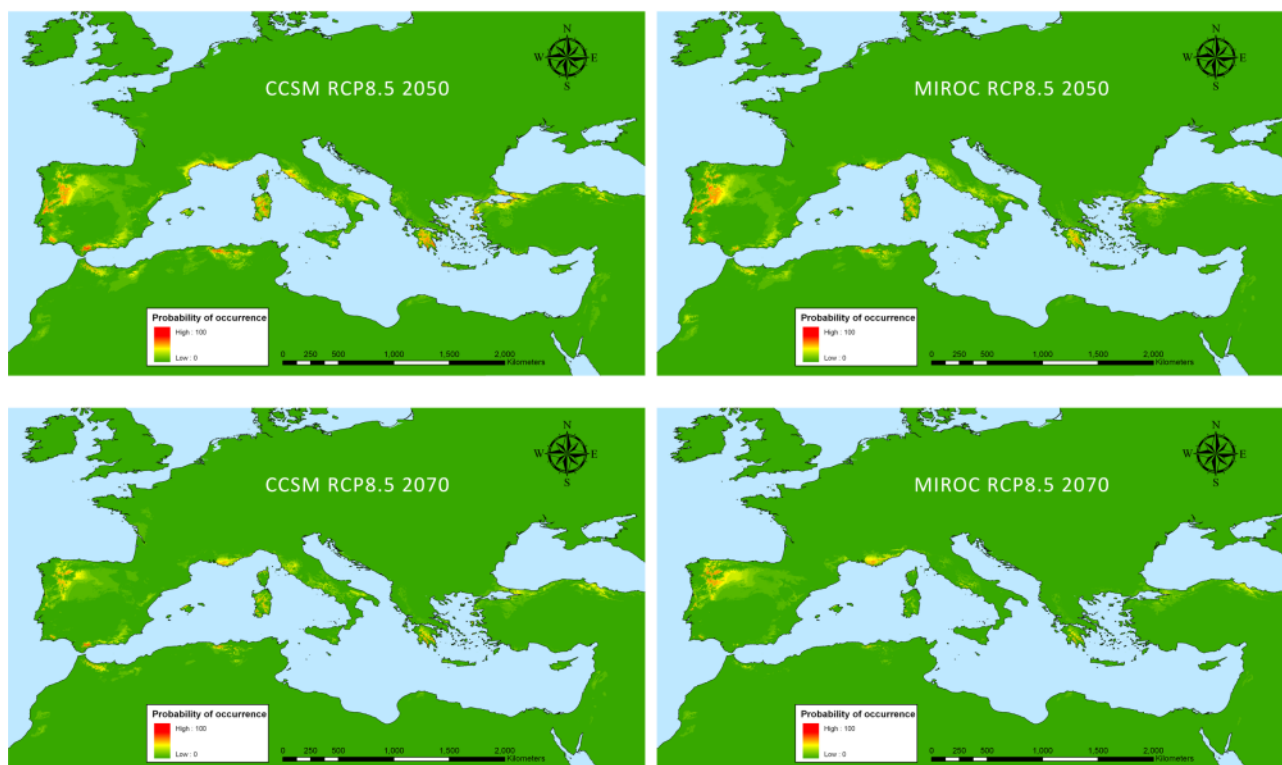


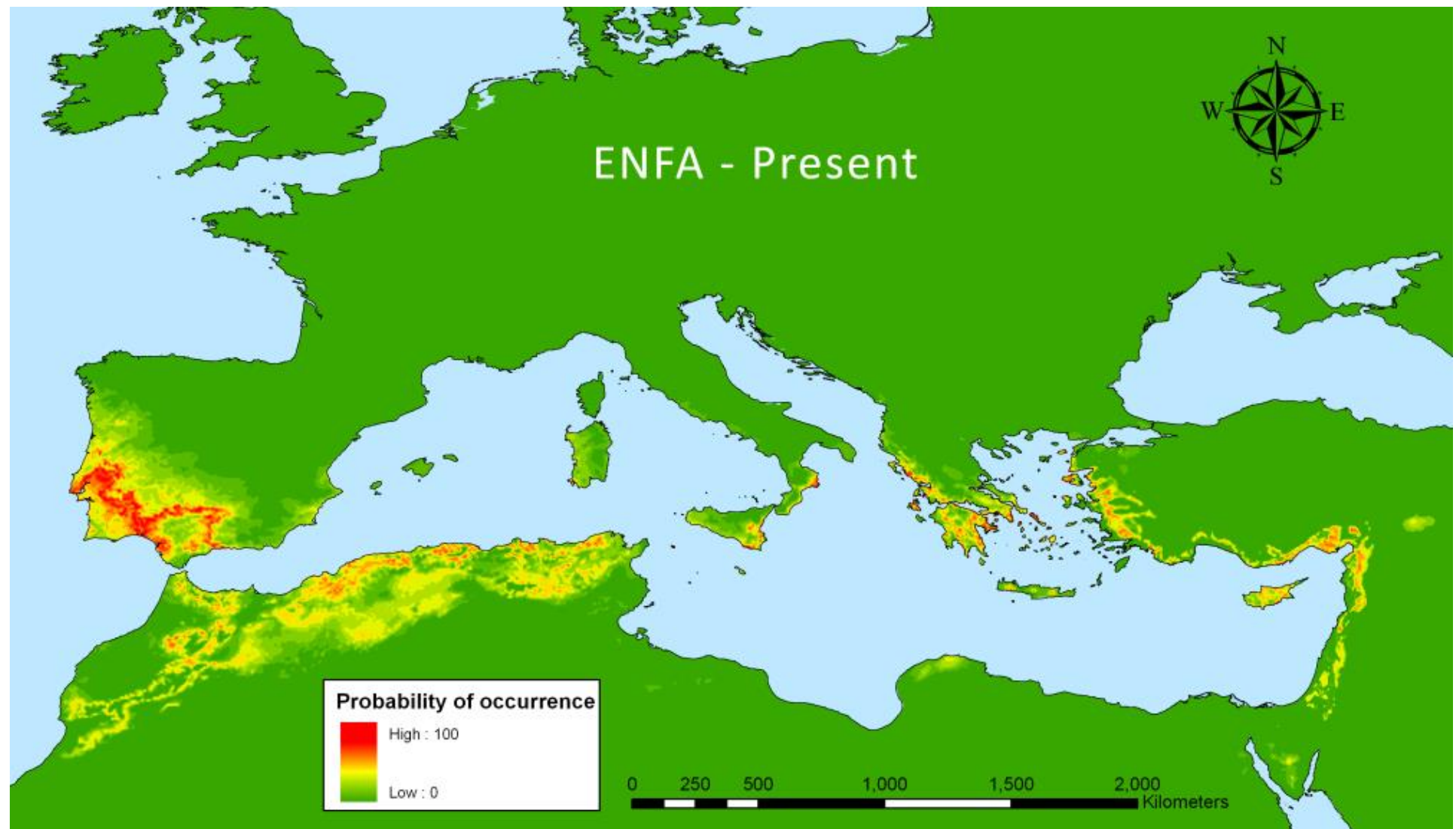


Climate Space Model - Intermediate emissions scenario

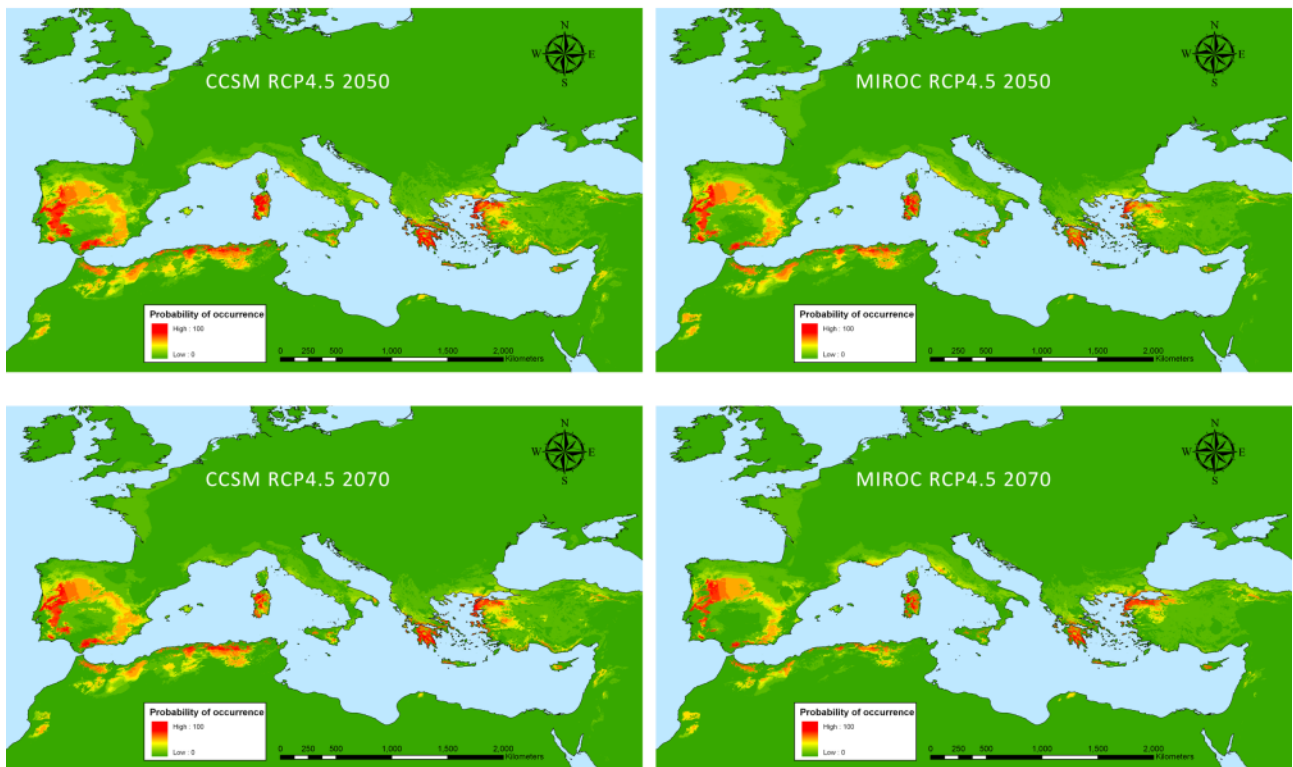


Climate Space Model - High emissions scenario

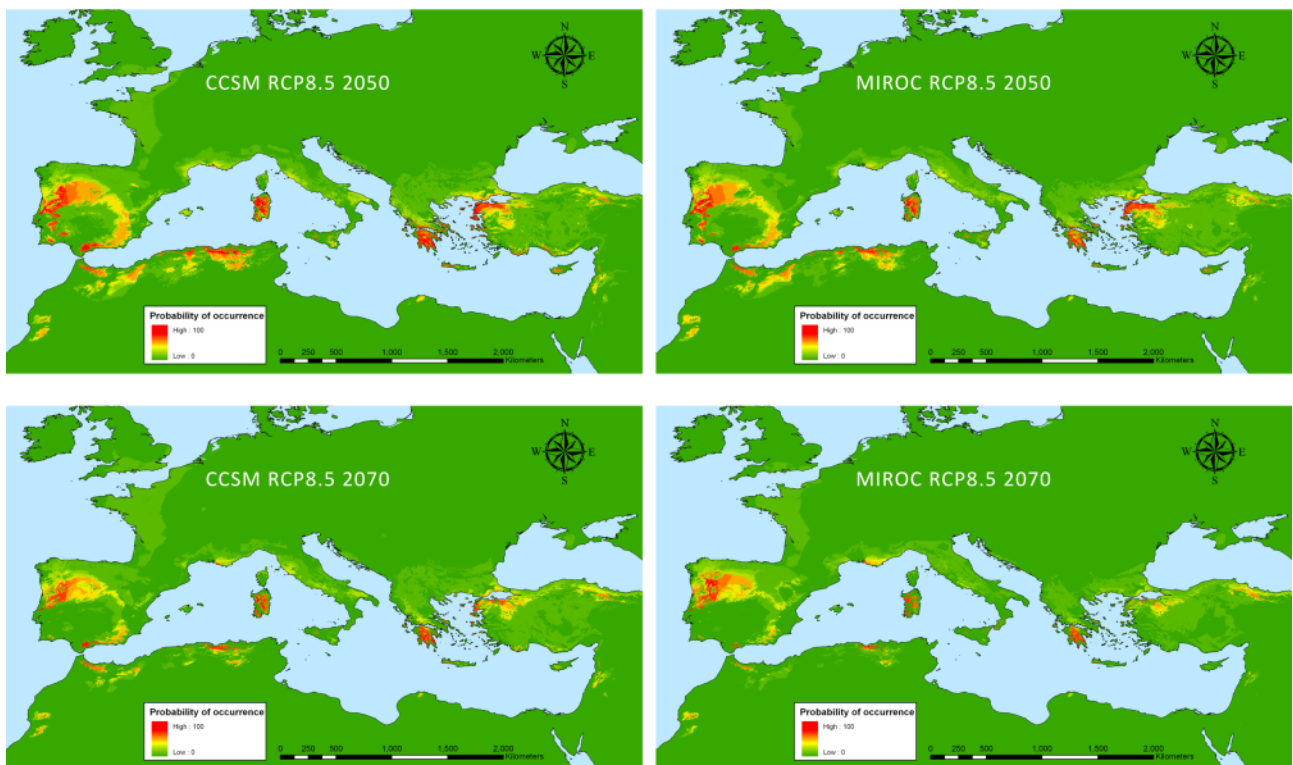


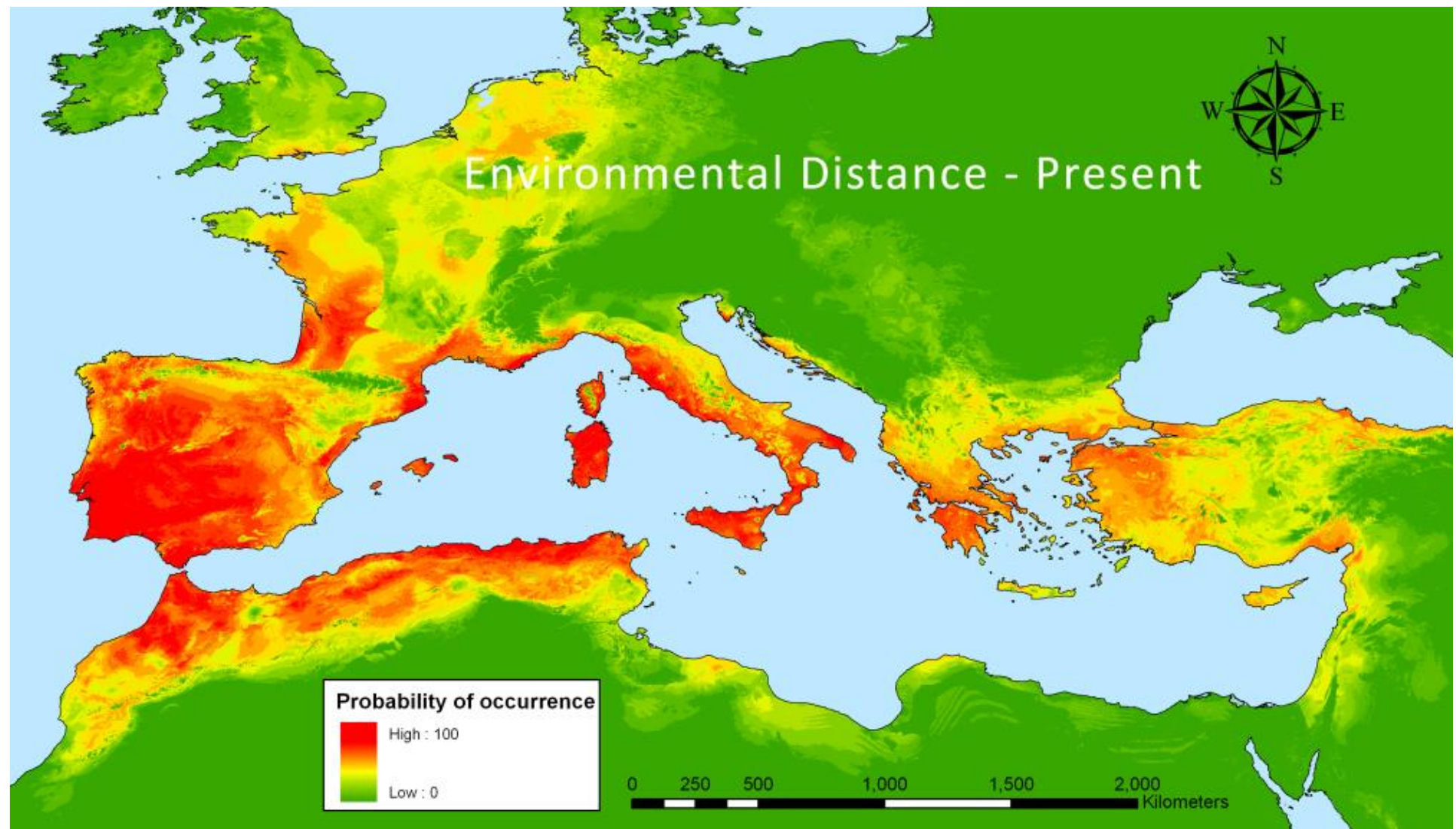


ENFA - Intermediate emissions scenario

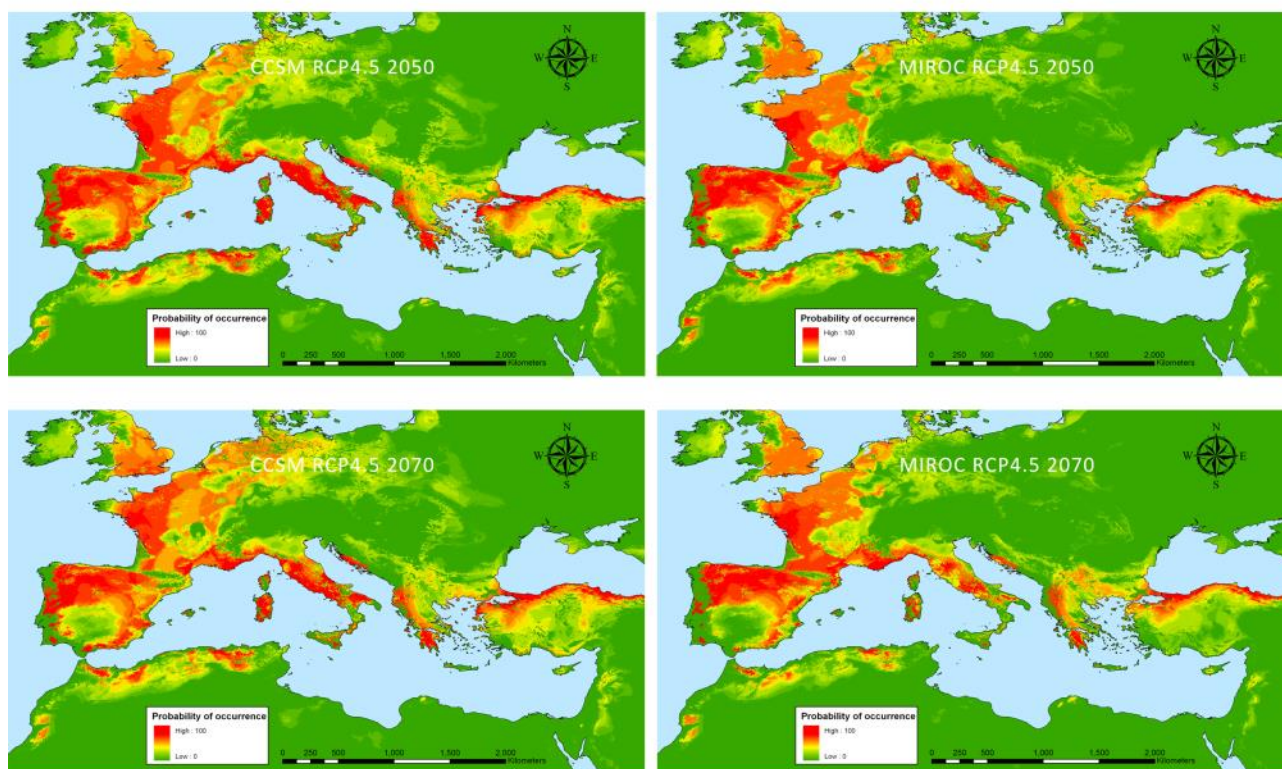


ENFA - Hard emissions scenario

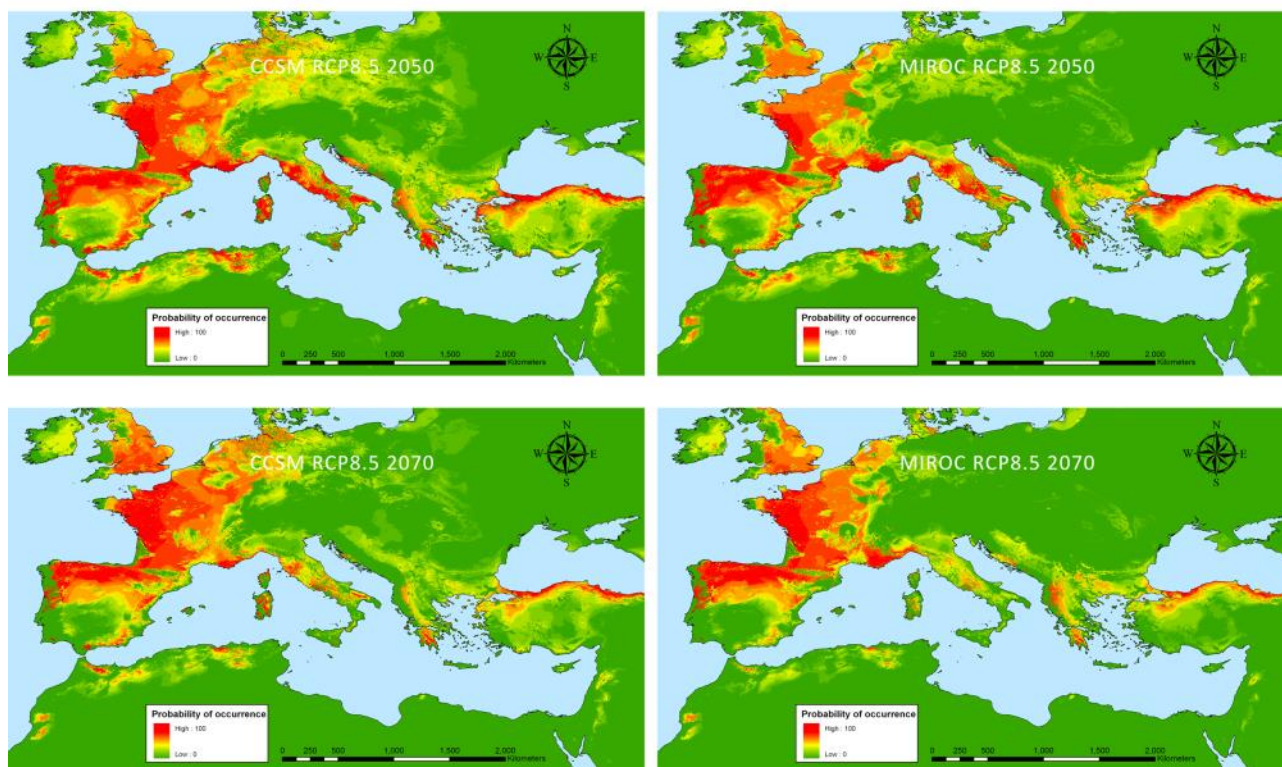


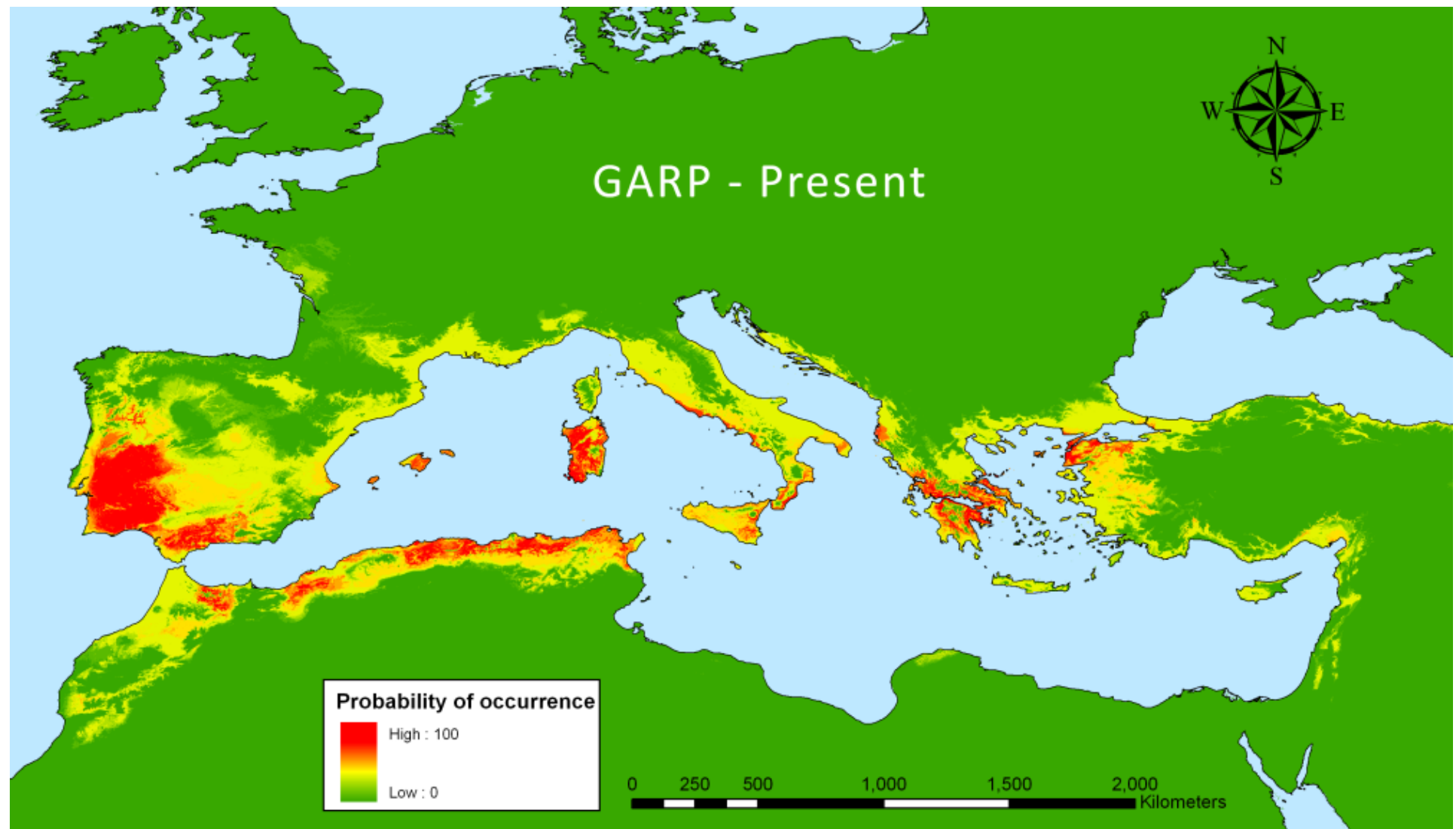


Environmental Distance - Intermediate emissions scenario

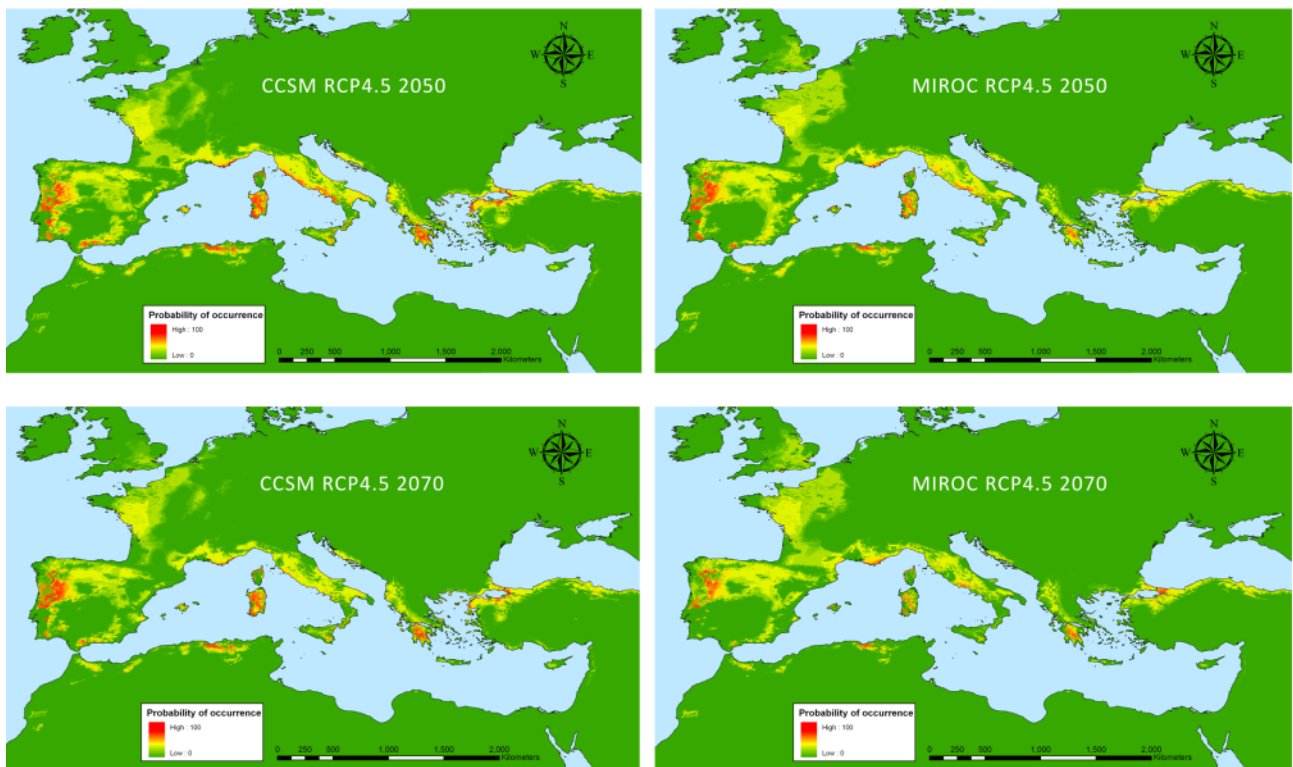


Environmental Distance - High emissions scenario

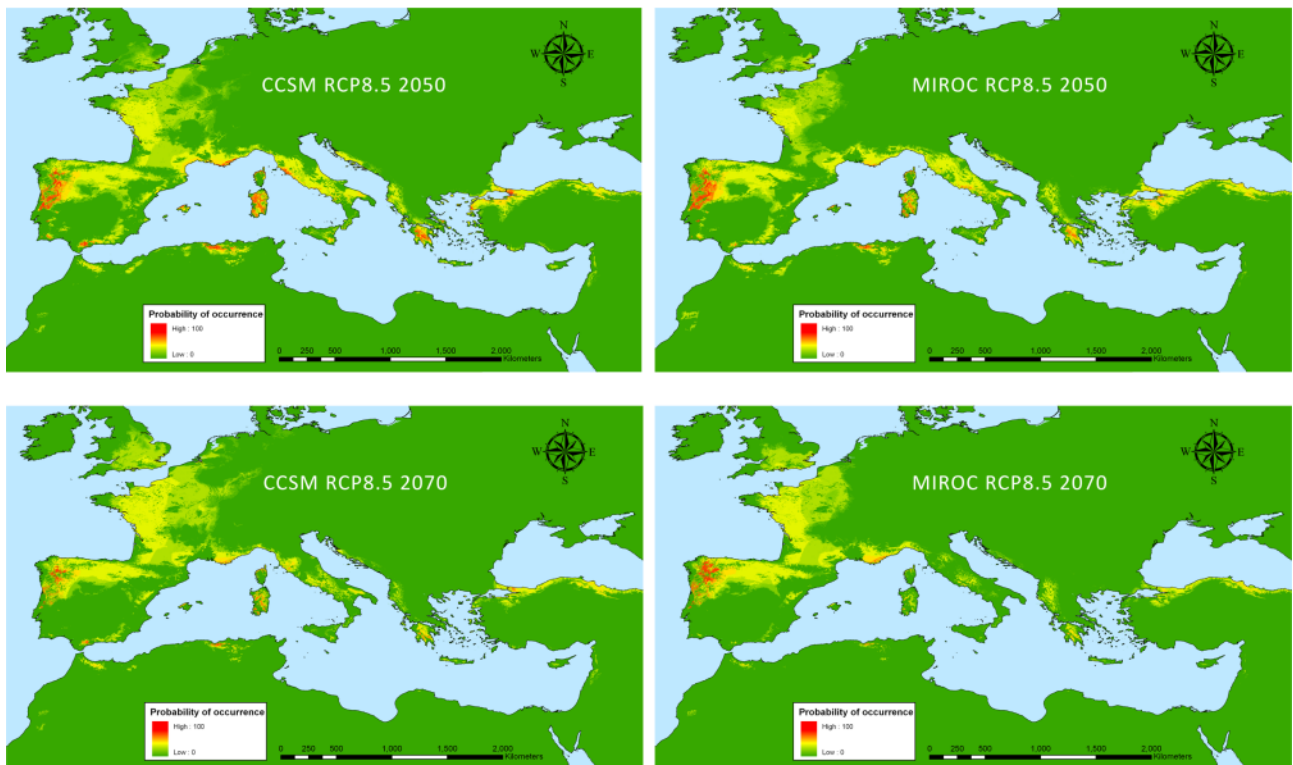


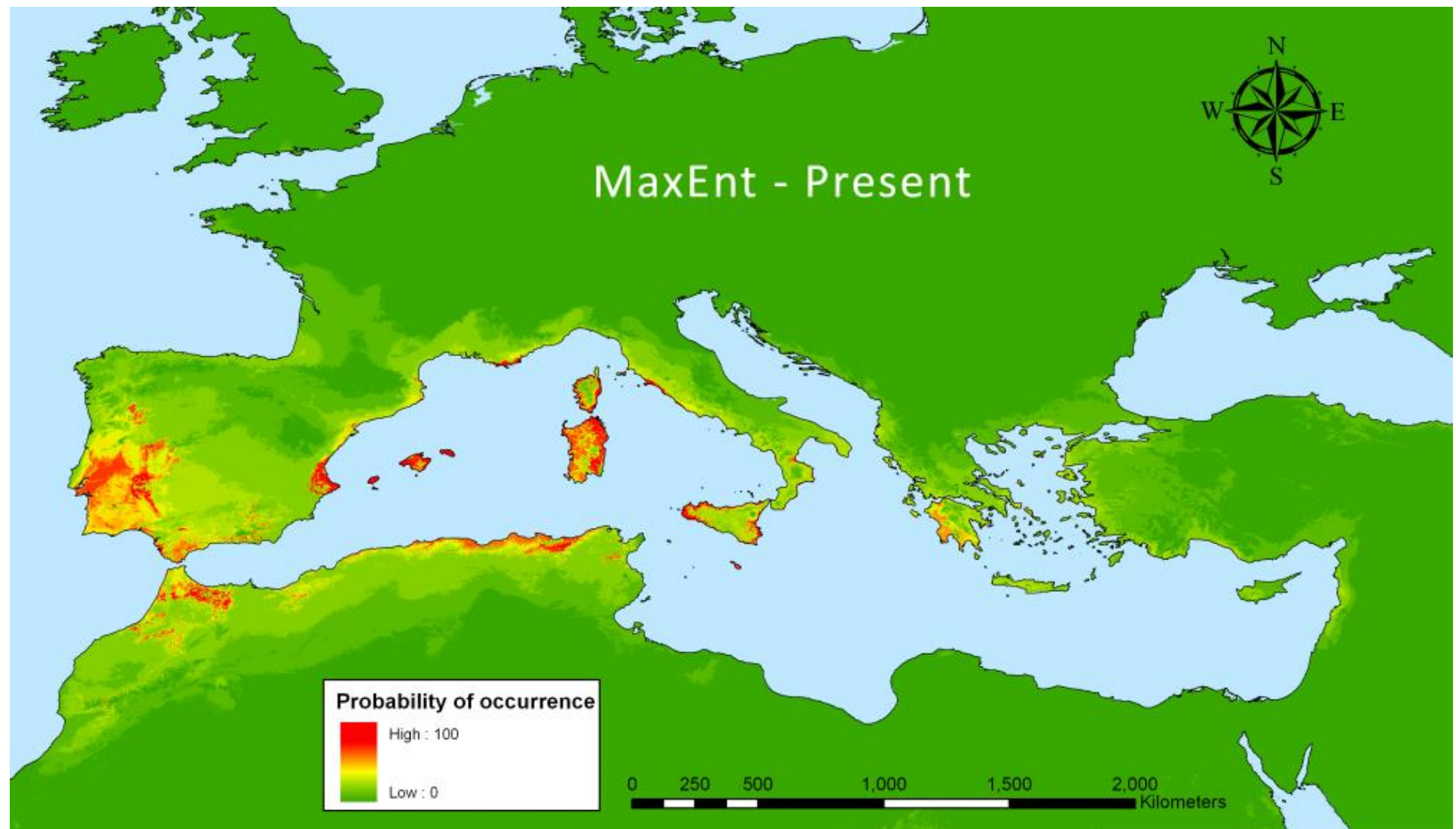


GARP - Intermediate emissions scenario

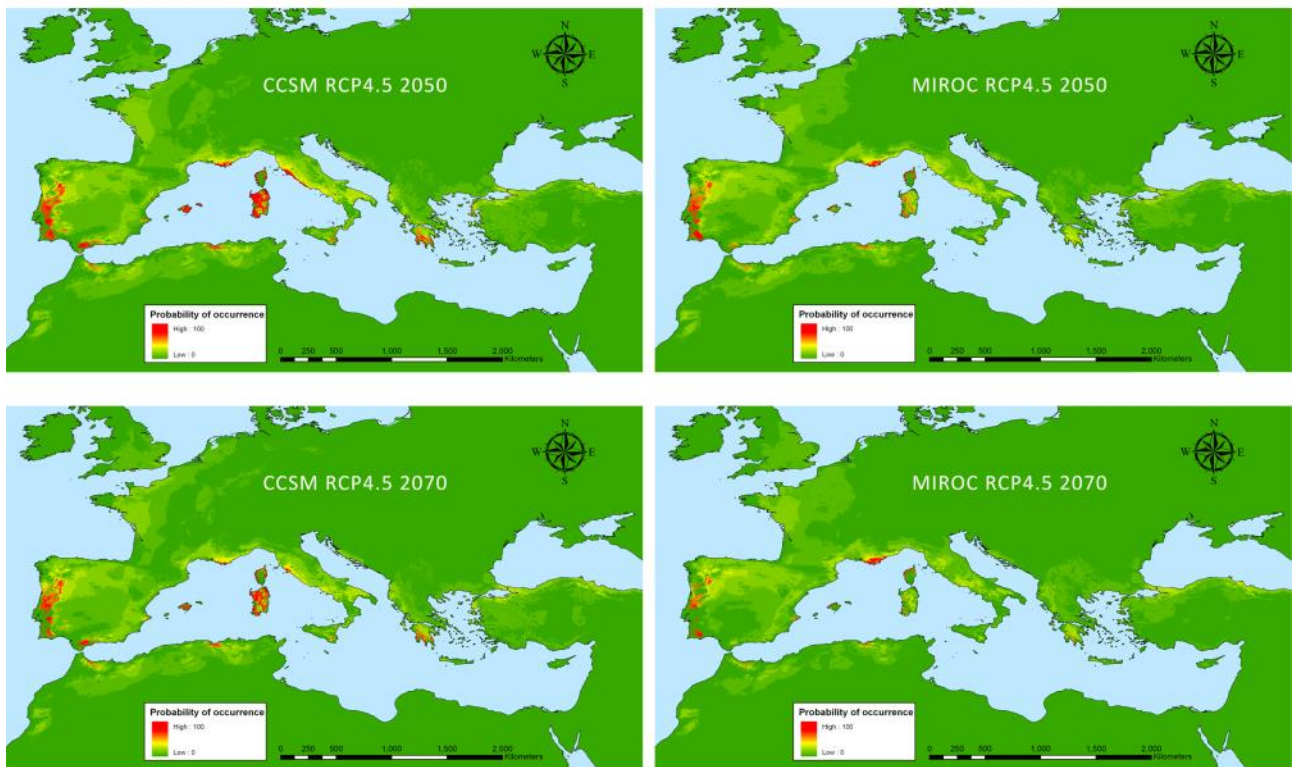


GARP - High emissions scenario

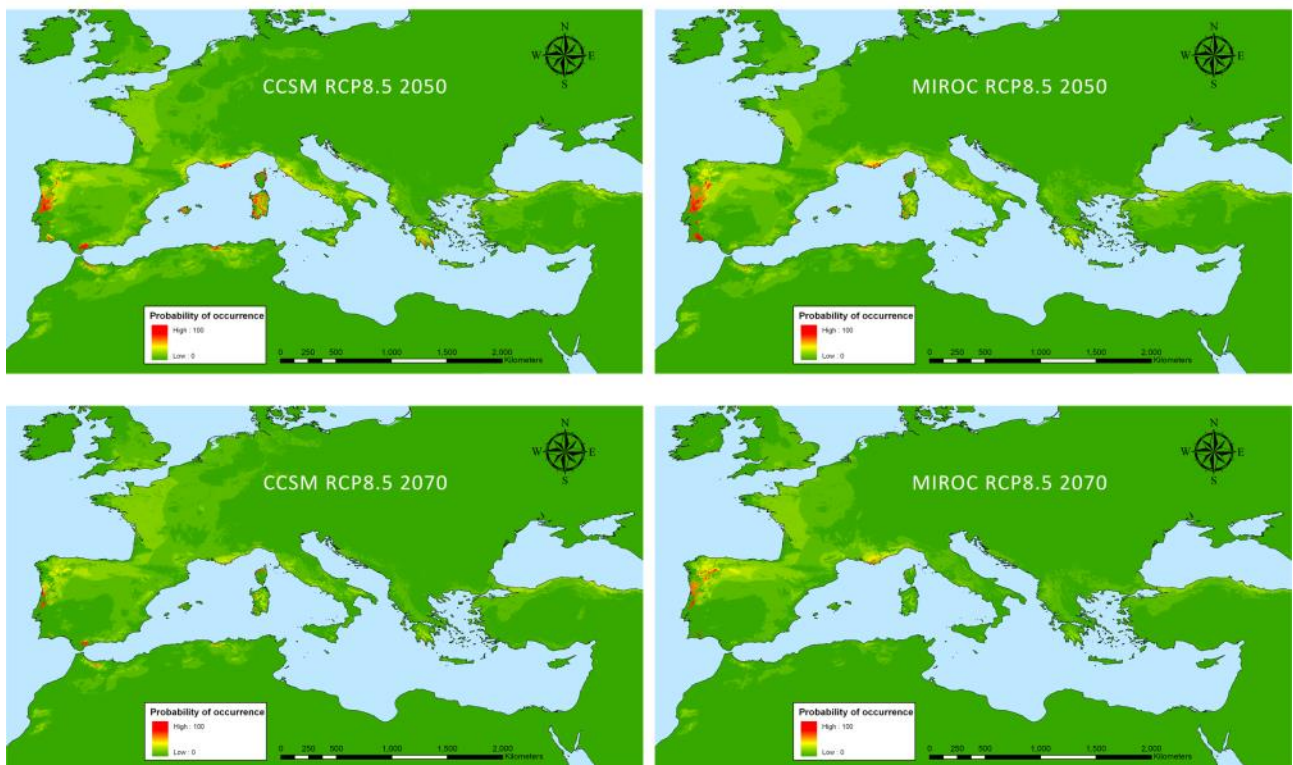


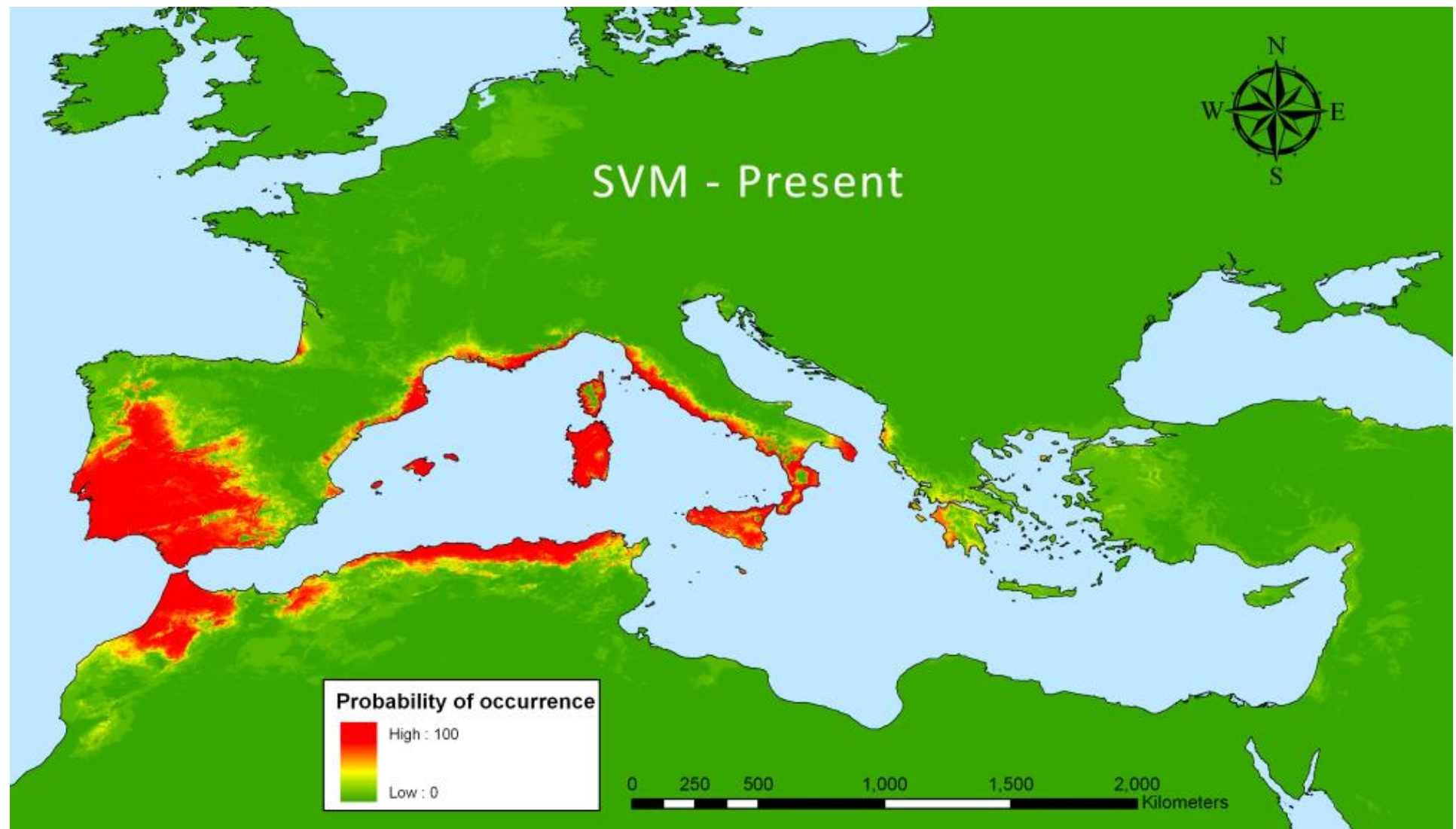


MaxEnt - Intermediate emissions scenario

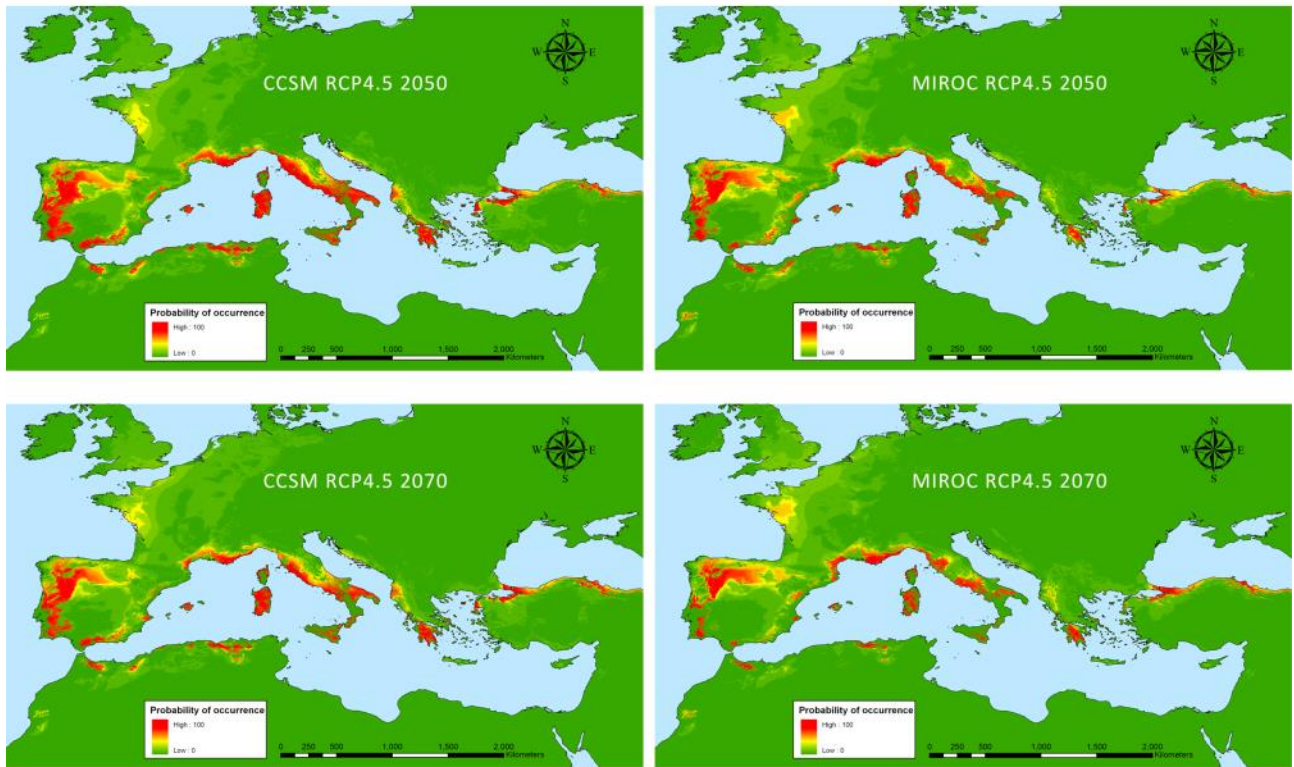


MaxEnt - High emissions scenario





SVM - Intermediate emissions scenario



SVM - High emissions scenario

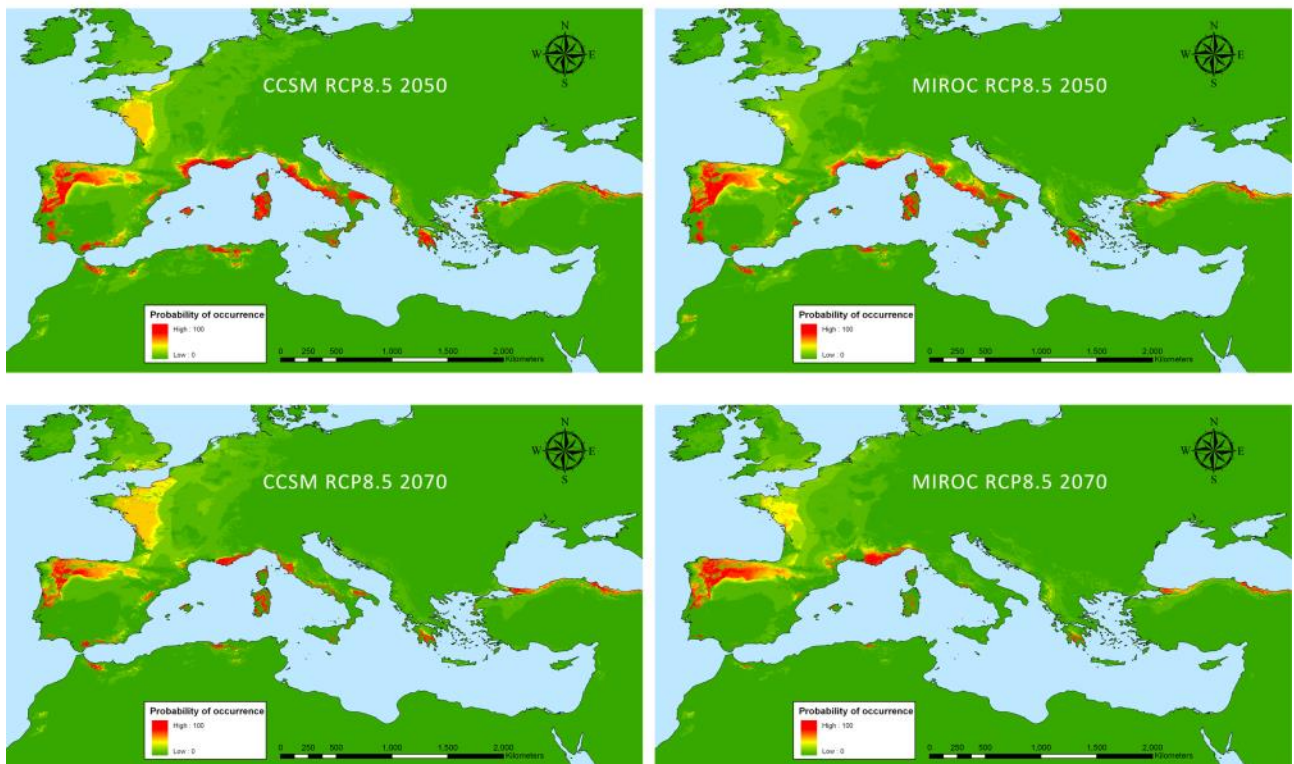


Figure S1. Projected suitability areas for cork oak at the present time (stand alone map) and in the 21st century (mosaic), according to different Global Circulation Models (CCSM4; MIROC5) and Representative Concentration Pathways (RCP 4.5 – Intermediate emissions scenario; RCP 8.5 – High emission scenario). Each group of maps represents the results provided by one of the eight algorithms used in this study. The colour gradient (green/red) follows the criteria of Fig. 2.

8. DISCUSIÓN GENERAL

8.1. Distribución actual vs. distribución potencial

Desde tiempos ancestrales la superficie de la Tierra ha sufrido cambios y alteraciones por parte del ser humano. Principalmente, el comienzo de la agricultura ha conllevado la destrucción de gran parte de la cubierta forestal primigenia, lo que se traduce en una pérdida de hábitat natural y un descenso de la biodiversidad. Otras prácticas como la urbanización -en ocasiones incontrolada-, la construcción de infraestructuras como las vías de comunicación, la contaminación por parte de la industria y la quema deliberada del monte por diferentes motivos políticos y económicos, ayudan a una mayor degradación y fragmentación del hábitat. El sobrepastoreo, es decir, un exceso de carga ganadera en determinados lugares también influye negativamente en la regeneración de las formaciones forestales. Por los motivos anteriormente expuestos, hoy en día, tanto animales como plantas presentan una distribución actual que se ha reducido drásticamente y que no se corresponde con aquella que potencialmente deberían tener si el hábitat se hubiera mantenido invariable.

En Andalucía, la gran mayoría de las especies estudiadas atienden a este patrón. Esta tendencia se puede observar en la tabla 1, donde se ha comparado, en superficie, la distribución actual de las especies desde la que se ha partido para el estudio y la distribución potencial que se ha obtenido para el presente en aquellas celdas que sobrepasan el 0,5 de probabilidad de presencia. La escala de resolución ha sido de 250 m para *A. pinsapo*, *P. sylvestris* y *P. nigra* y 200 m para *Q. ilex* subsp. *ballota*, *Q. suber*, *Q. faginea* (*sensu lato*), *Q. pyrenaica*, *Q. canariensis*, *P. pinea*, *P. halepensis* y *P. pinaster*.

Especie	Distribución	Distribución
	actual (km ²)	potencial (km ²)
<i>Abies pinsapo</i>	160	2673
<i>Pinus sylvestris</i>	583	3694
<i>Pinus nigra</i>	1681	6365
<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i>	5680	39471
<i>Quercus suber</i>	3235	5020

<i>Quercus faginea (sensu lato)</i>	1108	1022
<i>Quercus pyrenaica</i>	78	2303
<i>Quercus canariensis</i>	68	2147
<i>Pinus pinea</i>	3754	48432
<i>Pinus halepensis</i>	4076	18962
<i>Pinus pinaster</i>	1885	440

Tabla 1.- Distribución actual vs. distribución potencial.

Son dos los casos en los que la distribución potencial no supera la distribución actual: el quejigo (*Quercus faginea*) y el pino resinero (*Pinus pinaster*). Ambas especies no han obtenido valores entre 0,98 y 1 de probabilidad para la distribución potencial como ha sucedido en la gran mayoría de las especies. El quejigo presenta una máxima probabilidad de idoneidad de 0,88 mientras que el pino resinero permanece en 0,70. Si se hace un cálculo para el umbral (considerado en la mitad) de estos últimos valores, esto es 0,44 y 0,35, el área de distribución potencial asciende a 1611 km² y 1476 km² respectivamente. En el caso del pino resinero, el área de distribución potencial continúa siendo menor al área de distribución actual. Al igual que el pino piñonero y el pino carrasco, el pino resinero ha sufrido numerosas repoblaciones en Andalucía. Muchas de ellas han sido llevadas a cabo en Sierra Morena, territorio donde su introducción no ha dado buen resultado (salvo en las umbrías más húmedas), observándose repoblaciones envejecidas y de escaso desarrollo (Muñoz Álvarez, 2010). Esta afirmación es consistente con nuestros resultados, puesto que tan solo algunas celdas en la Sierra de Aracena (Huelva) presentan probabilidad de presencia, siempre ésta por debajo del 0,5.

El estudio del alcornoque a nivel de la cuenca mediterránea se ha llevado a cabo con dos modelos de circulación general, diversos escenarios de emisión y diferentes algoritmos. El mapa de consenso que agrupa todos los algoritmos desarrollados muestra como el cuadrante suroccidental de la Península Ibérica comprende el núcleo poblacional más grande del alcornoque. En esta zona predominan los suelos de carácter ácido y un buen régimen de pluviometría gracias a los frentes atlánticos –en zonas con influencia oceánica ya que no soporta bien las bajas temperaturas–, dos de los requerimientos más importantes para el establecimiento y competitividad del alcornoque (Montoya, 1980; Montero, 1988; García-Mozo et al., 2001). Hoy en día la presencia de alcornoque no es tan patente ya que se ha favorecido a la encina, presumiblemente por la dulzura de las bellotas (Costa Tenorio et al., 2005). Otras áreas donde se ha

detectado una distribución potencial alta son la franja costera del norte de África, la costa tirrénica italiana y Cerdeña principalmente. Hacia el Mediterráneo oriental llama la atención la potencialidad presente en zonas donde actualmente no se encuentra el alcornoque; son la costa griega y la costa turca en menor medida.

En Andalucía, la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio está llevando a cabo la coordinación del uso del suelo (<http://www.juntadeandalucia.es/temas/vivienda-consumo/urbanismo/ordenacion.html>, último acceso Septiembre 2015). Para ello se cuenta con los siguientes planes y actuaciones: (a) el Plan de Ordenación del Territorio de Andalucía (POTA), (b) el Plan de Protección del Corredor Litoral de Andalucía, (c) los Planes de Ordenación del Territorio de ámbito subregional, (d) las actuaciones de interés supramunicipal, (e) las actuaciones de interés autonómico y (f) la estrategia de Paisaje de Andalucía. De esta forma se apuesta por el mantenimiento de los parches o rodales naturales y encontrar un equilibrio entre sostenibilidad, cohesión y competitividad, evitando en la medida de lo posible la degradación y fragmentación del hábitat, aspecto importante para que la distribución actual de las especies estudiadas no se reduzca.

8.2. Especies en un contexto de cambio climático

Como se ha pronosticado en estos últimos años, se espera un aumento en la temperatura y una disminución en la precipitación anual en el sur de Europa (Morales et al., 2005; Schröter et al., 2005; IPCC, 2007; Giorgi and Lionello, 2008). La cuenca mediterránea puede ser una de las áreas más afectadas por estas predicciones y España concretamente un escenario bastante interesante para el estudio de la distribución de las especies a lo largo del siglo XXI (Márquez et al., 2011). Esto se acentúa aún más si las especies estudiadas se encuentran en el límite de su distribución general, como así apunta Bussotti et al. (2014) comentando que las plantas que crecen en la cuenca mediterránea están actualmente cerca de su temperatura óptima. Bajo nuestro punto de vista, esta afirmación es bastante acertada siempre que se tome como generalizada, puesto que nuestros resultados en Andalucía la confirman para la mayoría de las especies estudiadas. Aquellas especies que presenten unos requerimientos ecológicos más o menos específicos y/o una variabilidad genética baja serán susceptibles de reducir su distribución a lo largo de los años, con posibilidad de extinción en el futuro (Leakey & Levin, 1996; Dirzo & Raven, 2003; Thuiller et al., 2011). Sin embargo, las especies que posean alta variabilidad genética y no tengan tantas exigencias ecológicas, es decir, sean indiferentes al tipo de sustrato, soporten un amplio rango de precipitaciones, etc., podrían verse beneficiadas y adaptarse al cambio climático que se espera (Nicotra et al., 2010).

En el grupo de especies estudiado para el artículo I, no se recoge una modelización con vistas a periodos futuros durante el siglo XXI en un contexto de cambio climático. No obstante, se ha llevado a cabo dicho estudio en el que *A. pinsapo*, *P. sylvestris* y *P. nigra* experimentan una reducción de su área de distribución potencial en el futuro (López-Tirado & Hidalgo, 2013). Como se puede observar en el anexo I, esta reducción de área es especialmente severa para el pinsapo y el pino silvestre, mientras que para el pino salgareño la reducción de área es más paulatina en el núcleo más extenso que posee en el Parque Natural Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas. De este estudio también se puede desprender que las variables topográficas tienen menor peso en la modelización que las variables climáticas.

Las quercíneas arbóreas en Andalucía, estudiadas en el artículo II, podrían sufrir cambios dispares en función de la especie. Para ello, el estudio se ha centrado en el escenario A1b del modelo de circulación general CNCM3. Este escenario es intermedio entre otros procesados, donde se encuentra un equilibrio a través de todos los recursos en un mundo con rápido crecimiento económico, población global que alcanza su punto crítico a mitad de siglo XXI y rápida introducción a tecnologías más nuevas y eficientes (IPCC, 2007).

Como se ha comentado arriba, especies con una plasticidad ecológica amplia podrían verse beneficiadas del cambio climático que se prevé. Es el caso de la encina dentro de las quercíneas arbóreas andaluzas. Es una especie que tiene una alta tolerancia a los periodos de sequía, por lo que se puede permitir una adaptación a la variabilidad de precipitación (Methy et al., 1997; Martínez-Ferri et al., 2000; Ferrio et al., 2003). Nuestro estudio concluye que esta especie podría experimentar una ampliación de su área de distribución en Andalucía. Es notorio que hacia final del siglo XXI encontraría especialmente mayor potencialidad en áreas cercanas a la costa, donde actualmente no predomina al ser un taxón más propio de áreas interiores de la Península Ibérica. El resto de quercíneas estudiadas no tienen la amplitud ecológica de la encina, lo que las llevaría según nuestro estudio a una reducción de su área potencial de distribución. Las formaciones de alcornoque y quejigo podrían sufrir una gran disminución de su distribución potencial. Para finales de siglo, el alcornoque se podría ver seriamente mermado y permanecería refugiado en las dos áreas que actualmente contienen las mayores poblaciones: la Sierra Morena onubense (especialmente en el norte, en el Parque Natural Sierra de Aracena y Picos de Aroche) y en la zona Aljibica de Cádiz y Málaga. El quejigo (*sensu lato*) podría perder la potencialidad especialmente en las zonas más bajas, por lo que se vería drásticamente reducida su distribución en Sierra Morena, principal zona de establecimiento de *Q. faginea* subsp. *broteroi* (Cout.) A. Camus. En la Cordillera Bética sin embargo se mantendría un núcleo con una gran potencialidad al sur del Parque Natural Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas, mientras que en Sierra Nevada experimentaría un ascenso en altitud, como también le ocurriría en otras sierras béticas, aunque ya con una potencialidad más moderada. Por otro lado, el melojo, según se percibe en nuestros resultados, podría prácticamente desaparecer de Sierra Morena. Tan solo mantendría un pequeño rodal

con una potencialidad media-baja en un punto de Huelva para el último periodo, coincidiendo con el mayor núcleo de alcornoque. Sin embargo, en la Bética subiría en altitud presentando su mayor potencialidad en Sierra Nevada, así como en Sierra de Gádor principalmente. Finalmente, la quercínea que más dificultad presentaría de supervivencia sería el quejigo moruno o roble andaluz. Es una especie que encuentra su óptimo en el Parque Natural de Los Alcornocales, refugiada en los *canutos* donde recibe gran cantidad de brumas procedentes del océano, dando a la zona un carácter subtropical. Con las proyecciones de cambio climático que se prevén la especie no tendría cabida en su actual área de distribución y podría quedar relegada a un pequeño parche en el Parque Natural Sierra de Grazalema, uno de los lugares donde actualmente se registra el mayor índice de precipitación de España.

En el grupo de pinos mediterráneos estudiados en el artículo III se ha profundizado más, no solo estudiando un escenario de cambio climático, sino tres. Usando como base el mismo modelo de circulación general que para las quercíneas (CNCM3), se han estudiado los escenarios B1, A1b y A2. El escenario A1b ya ha sido comentado anteriormente. El escenario B1 se rige por una población total similar a la de A1, pero considera cambios más rápidos en la economía. El escenario A2 tiene establecido un crecimiento poblacional mayor aún a los anteriores, con un lento desarrollo económico a la par que un lento cambio tecnológico (IPCC, 2007). De las tres especies que se han estudiado, el pino piñonero vería expandida el área de distribución potencial en Andalucía, donde tan solo no colonizaría el este de la región. Por el contrario, el pino carrasco y el pino resinero reducirían su distribución potencial, especialmente drástico en este último donde para el escenario más severo (A2 en el último periodo) no se han encontrado celdas por encima de 0.5 de probabilidad. La reducción de área del pino carrasco sería más paulatina y siempre ascendiendo en altitud conforme avanzan los periodos estudiados y la severidad de los escenarios.

Finalmente, en el estudio del alcornoque a nivel de la cuenca mediterránea se han estudiado dos modelos de circulación general con distintos escenarios y dos periodos durante el siglo XXI. Como se puede observar en el artículo IV, se pone de nuevo de manifiesto una reducción del área de distribución potencial del alcornoque. El modelo de circulación general MIROC5 es más restrictivo que CCSM4. En cualquier caso, este cambio queda sujeto a dos patrones principalmente. Una primera tendencia de ascensión altitudinal – donde se pierden numerosas poblaciones actuales- y en segundo lugar también latitudinal, aunque barreras geográficas como Los Pirineos o Los Alpes deberían limitar la expansión de esta especie hacia el norte.

9. CONCLUSIONES

9.1. Conclusiones comunes

1. Los modelos llevados a cabo con RL y otros algoritmos a una alta resolución (desde los 200 m a los 1000 m aproximadamente) proporcionaron una distribución potencial de las especies con un alto grado de exactitud, como así demuestran los resultados de la validación de los mismos.
2. Los mapas de distribución potencial para las especies estudiadas en el presente indicaron una mayor extensión que la conocida en la actualidad, salvo para *Pinus pinaster*.
3. La información obtenida a partir de estos modelos podría ser utilizada con el objetivo de realizar programas de manejo, conservación y reforestación.

9.2. Artículo I

4. Las precipitaciones estacionales (verano e invierno) junto con las temperaturas medias (temperatura media anual, temperatura media del mes más frío y temperatura media del mes más cálido) fueron las variables independientes más significativas. Sin embargo, las variables topográficas (altitud, pendiente, orientación y curvatura) fueron las menos eficientes.
5. Los valores (medio, mínimo y máximo) de la precipitación invernal indicaron que *Abies pinsapo* se desarrolla en el área más lluviosa, en un ambiente muy oceánico. Por el contrario, ambas especies de pinos de alta montaña (*Pinus sylvestris* y *P. nigra* subsp. *salzmannii*) ocuparon territorios más interiores, en un ambiente más continental y con una precipitación menor.

9.3. Artículo II

6. A lo largo del siglo XXI las quercíneas estudiadas podrían ver reducida su área potencial de distribución respecto al área potencial del presente, excepto para *Quercus ilex* subsp. *ballota*.
7. La reducción de potencialidad sería especialmente drástica para *Q. canariensis*. *Quercus suber* se refugiaría en sus dos núcleos más amplios y *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* encontrarían más idoneidad de nicho a mayores altitudes, especialmente este último.

8. *Quercus ilex* subsp. *ballota* podría verse favorecido en los distintos escenarios ya que su distribución potencial aumenta considerablemente, con posibilidades de colonizar, sobre todo, áreas más cercanas a la costa.

9.4. Artículo III

9. Las proyecciones realizadas para las tres especies de pinos mediterráneos en el siglo XXI indican una posible reducción del área potencial, respecto al presente, para *Pinus halepensis* y especialmente para *P. pinaster*. Por el contrario, *P. pinea* podría ver ampliada su distribución potencial en este contexto de cambio climático.
10. De los tres escenarios estudiados, en el escenario B1 se mostró más área potencial para *P. halepensis* y *P. pinaster*, mientras que el escenario A2 dio lugar a un área potencial más reducida. Este resultado es completamente inverso para *P. pinea*, que se vio favorecido por las condiciones más extremas del escenario A2.

9.5. Artículo IV

11. La cuenca mediterránea podría experimentar cambios drásticos en la distribución del alcornoque en respuesta al cambio climático, lo que supondría una reducción y subida de la distribución potencial en latitud y altitud respecto a la del presente.
12. Los dos Modelos de Circulación Global (MCGs) utilizados mostraron tendencias similares, si bien MIROC5 fue algo más restrictivo que CCSM4.

10. CONCLUSIONS

10.1. Common conclusions

1. Models carried out from 200 m to approximately 1000 m of resolution by means of different algorithms, provided a potential distribution of the target species with a high degree of accuracy. Validation of the models supports it.
2. Potential distribution maps for the studied species at present time pointed out a larger occurrence than the current distribution, excepting *Pinus pinaster*.
3. Resulted maps from the models could be used for management, conservation and afforestation/reforestation programmes.

10.2. Paper I

4. Seasonal rainfall (summer rainfall and winter rainfall) and mean temperatures (mean annual temperature, mean temperature of the coldest month and mean temperature of the warmest month) were the main explaining variables. In contrast, topographical variables (elevation, slope, aspect and curvature) were less efficient.
5. Mean, minimum and maximum values of winter rainfall indicated that *Abies pinsapo* grows in the rainiest territory, being very close to an oceanic environment. In contrast, both pine species (*Pinus sylvestris* and *P. nigra* subsp. *salzmannii*) occupied inner zones, that is, a more continental environment, where rainfall is lower.

10.3. Paper II

6. The studied oaks could reduce their potential distribution along the 21st century with respect to the potential distribution at present time. Only *Quercus ilex* subsp. *ballota* could undergo a spread in the future.

7. The decrease in the potential distribution could be particularly drastic for *Q. canariensis*. *Quercus suber* could be sheltered into the main stands. *Quercus faginea* and especially *Q. pyrenaica* could find potential area at higher elevations.
8. *Quercus ilex* subsp. *ballota* could spread its potential distribution towards closer areas to the coastline.

10.4. Paper III

9. Projections carried out for *P. halepensis* and *P. pinaster* in the 21st century could state a decrease in the potential area. In contrast, *P. pinea* could spread its potential distribution in this context of global change.
10. *Pinus halepensis* y *P. pinaster* had a larger potential area in the B1 scenario, whereas A2 scenario showed a more restricted potential area. In the case of *P. pinea*, this result was contrary, because this pine was favoured by the most extreme conditions in A2 scenario.

10.5. Paper IV

11. Mediterranean basin could undergo shifts in response to global change. Thus, *Q. suber* could suffer a decrease and an upward migration in latitude and elevation in the potential distribution along the 21st century.
12. Both Global Circulation Models (GCMs) showed similar trends, although MIROC5 was stricter than CCSM4.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Acácio, V., Holmgren, M., 2014. Pathways for resilience in Mediterranean cork oak land use systems. *Annals of Forest Science*, 71 (1): 5-13.
- Acker, S.A., Halpern, C.B., Harmon, M.E., Dyrness, C.T., 2002. Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiol.*, 22: 213–217.
- Aertsen, W., Kint, V., Van Orshoven, J., Özkan, K., Muys, B., 2010. Comparison and ranking of different modelling techniques for prediction of site index in Mediterranean mountain forests. *Ecol. Model.*, 221 (8): 1119–1130.
- Ahrens, C.D., 2006. *Meteorology Today* (8th edn). Brooks/Cole Publishing, California, USA.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-Mclane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1 (1): 95-111.
- Akaike, H., 1973. Information Theory as an Extension of the Maximum Likelihood Principle. En: *Second International Symposium on Information Theory*, Budapest, Akademiai Kiado, 267-281.
- Alba-Sanchez, F., López-Saez, J.A., Benito-de Pando, B., Linares, J.C., Nieto-Lugilde, D., López-Merino, L., 2010. Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Divers. Distrib.*, 16 (2): 214–228.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., Gonzalez-Martinez, S.C., Hanninen, H., Kremer, A., Lefevre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19 (6): 1645-1661.
- Alejano, R., Vázquez-Piqué, J., Carevic, F., Fernández, M., 2011. Do ecological and silvicultural factors influence acorn mass in Holm-oak (southwestern Spain)? *Agroforest. Syst.*, 83 (1): 25–39.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259 (4): 660-684.
- Aranda, I., Castro, L., Alía, R., Pardos, J.A., Gil, L., 2005. Low temperature during winter elicits differential responses among populations of the Mediterranean evergreen cork oak (*Quercus suber*). *Tree Physiology*, 25 (8): 1085-1090.
- Aranda, I., Pardos, M., Puértolas, J., Jiménez, M.D., Pardos, J.A., 2007. Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiology*, 27 (5): 671-677.
- Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *J. Biogeogr.*, 33: 1677–1688.

- Araújo, M.B., Williams, P.H., 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, 96 (3): 331-345.
- Arenas, M., Ray, N., Currat, M., Excoffier, L., 2012. Consequences of Range Contractions and Range Shifts on Molecular Diversity. *Molecular Biology and Evolution*, 29 (1): 207-218.
- Arnold, M.L., 2004. Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: were Anderson and Stebbins right? *The Plant Cell*, 16 (3): 562-570.
- Aronson, J., Pereira, J.S., Pausas, J.G., 2009. *Cork Oak Woodlands on the Edge: Ecology, Adaptive Management, and Restoration*, Island Press.
- Attorre, F., Alfo, M., De Sanctis, M., Francesconi, F., Valenti, R., Vitale, M., Bruno, F., 2011. Evaluating the effects of climate change on tree species abundance and distribution in the Italian peninsula. *Appl. Veg. Sci.*, 14 (2): 242-255.
- Augustin, N.H., Cummins, R.P., French, D.D., 2001. Exploring spatial vegetation dynamics using logistic regression and a multinomial logit model. *J. Appl. Ecol.*, 38 (5): 991-1006.
- Aussenac, G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, 59 (8): 823-832.
- Axelrod, D.I., 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 70: 629-657.
- Baishya, R., Barik, S.K., 2011. Estimation of tree biomass, carbon pool and net primary production of an old-growth *Pinus kesiya* Royle ex. Gordon forest in north-eastern India. *Ann. Forest Sci.*, 68: 727-736, doi:10.1007/s13595-011-0089-8.
- Barbéro, M., Loisel, R., Quézel, P., Richardson, M.D., Romane, F., 1998. Pines of the Mediterranean basin. En: Richardson DM (ed) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 153-170.
- Bässler, C., Müller, J., Hothorn, T., Kneib, T., Badeck, F., Dziöck, F., 2010. Estimation of the extinction risk for high-montane species as a consequence of global warming and assessment of their suitability as cross-taxa indicators. *Ecol. Indic.*, 10: 341-352, doi:10.1016/j.ecolind.2009.06.014.
- Beaumont, L.J., Pitman, A.J., Poulsen, M., Hughes, L., 2007. Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology*, 13 (7): 1368-1385.
- Bede-Fazekas, A., Horvath, L., Kocsis, M., 2014. Impact of climate change on the potential distribution of Mediterranean pines. *Idojaras*, 118: 41-52.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15 (4): 365-377.
- Ben-David, A., 2008. About the relationship between ROC curves and Cohen's kappa. *Eng. Appl. Artif. Intell.*, 21 (6): 874-882.

- Benito Garzón, M., Sánchez De Dios, R., Sainz Ollero, H., 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, 11 (2): 169-178.
- Bertrand, R., Perez, V., Gegout, J.C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, 18 (8): 2648-2660.
- Bräutigam, K., Vining, K.J., Lafon-Placette, C., Fossdal, C.G., Mirouze, M., Marcos, J.G., Fluch, S., Fraga, M.F., Guevara, M.Á., Abarca, D., Johnsen, Ø., Maury, S., Strauss, S.H., Campbell, M.M., Rohde, A., Díaz-Sala, C., Cervera, M.-T., 2013. Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. *Ecology and Evolution*, 3 (2): 399-415.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M.B., Hirzel, A.H., 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27 (4): 437-448.
- Bugalho, M.N., Caldeira, M.C., Pereira, J.S., Aronson, J., Pausas, J.G., 2011. Mediterranean cork-oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Front. Ecol. Environ.*, 9: 278-286.
- Burgarella, C., Lorenzo, Z., Jabbour-Zahab, R., Lumaret, R., Guichoux, E., Petit, R.J., Soto, Á., Gil, L., 2009. Detection of hybrids in nature: Application to oaks (*Quercus suber* and *Q. ilex*). *Heredity*, 102 (5): 442-452.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33: 261-304, doi:10.1177/0049124104268644.
- Bussotti, F., Ferrini, F., Pollastrini, M., Fini, A., 2014. The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany*, 103: 80-98.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., Bruggemann, W., 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111: 91-113.
- Cabezudo Artero, B., Pérez Latorre, A.V., 2004. Las comunidades vegetales. En: Herrera, C.M. (coord.), *El monte mediterráneo en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España, pp 29-45.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Allen, H.L., Fox, T.R., Rubilar, R., Binkley, D., 2013. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecol. Manage.*, 288: 43-48, doi:10.1016/j.foreco.2012.05.026.
- Candel-Pérez, D., Linares, J.C., Vinegla, B., Lucas-Borja, M.E., 2012. Assessing climate-growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *For. Ecol. Manage.*, 274: 48-57.
- Cañellas, I., Roig, S., Montero, G., 2006. Pruning influence on acorn yield in cork-oak open woodland. En: *International Congress on Silvopastoralism and Sustainable Management: Silvopastoralism and Sustainable Land Management*, Lugo, España, CABI Publishing, Oxfordshire, 110-111.

- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro, C., Munuera, M., 2000. Past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: A pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions*, 6 (1): 29-44.
- Carrión, J.S., Díez, M.J., 2004. Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil. En: Herrera, C.M. (coord), *El monte mediterráneo en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España, pp 21–27.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M., 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *Holocene*, 10: 243–252, doi:10.1191/095968300676937462.
- Carvalho, J.P., 2005. O Carvalho Negral, Agro-UTAD, Vila-Real, Portugal.
- Casazza, G., Giordani, P., Benesperi, R., Foggi, B., Viciani, D., Filigheddu, R., Farris, E., Bagella, S., Pisanu, S., Mariotti, M.G., 2014. Climate change hastens the urgency of conservation for range-restricted plant species in the central-northern Mediterranean region. *Biological Conservation*, 179: 129-138.
- Ceballos, L., Ruiz de la Torre, J., 1979. Árboles y arbustos, 1st ed. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid.
- Connolly, B., Orrock, J., 2015. Climatic variation and seed persistence: freeze–thaw cycles lower survival via the joint action of abiotic stress and fungal pathogens. *Oecologia*: 1-8.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M., Rojo, L., 2011. The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *J. Arid. Environ.*, 75: 1377–1384, doi:10.1016/j.jaridenv.2011.08.003.
- Costa Pérez, J.C., Martín Vicente, A., Fernández Alés, R. & Estirado Oliet, M., 2006. *Dehesas de Andalucía: Caracterización ambiental*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Costa Tenorio, M., Morla Juaristi, C., Sainz Ollero, H. (eds), 2005. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*, Editorial Planeta, Barcelona, España.
- Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B., Colli, G.R., 2010. Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 19 (3): 883-899.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *J. Biogeogr.*, 33: 1750-1763.
- Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F.I., Prentice, I.C., Betts, R.A., Brovkin, V., Cox, P.M., Fisher, V., Foley, J.A., Friend, A.D., Kucharik, C., Lomas, M.R., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A., Young-Molling, C., 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7 (4): 357-373.
- Crispo, E., 2008. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 21 (6): 1460-1469.

- Daget, P., 1977. Le bioclimat mediterraneen: Caracteres generaux, modes de caracterisation. *Vegetatio*, 34 (1): 1-20.
- Daveau, S., 1988. Notas e Recensões. Progressos recentes no conhecimento da evolução holocénica da cobertura vegetal em Portugal e nas regiões vizinhas (Recent progress in the knowledge of the Holocene evolution of the forest cover in Portugal and neighbour regions), *Finisterra* (Lisboa), XXIII, 45: 101–115.
- De Castro, M., Martín-Vide, J., Alonso, S., 2005. El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI. En: Moreno Rodríguez, J.M. (coord.) *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*, Ministerio de Medio Ambiente y Universidad de Castilla–La Mancha, pp 1–64.
- De Jong, G., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166 (1): 101-117.
- Debazac, E.F., 1983. Temperate broad-leaved evergreen forest of the Mediterranean region and Middle East. En: *Ecosystems of the world 10: temperate broad-leaved evergreen forests*, Elsevier, Amsterdam, 107–123.
- Del Campo, A.D., Fernandes, T.J.G., Molina, A.J., 2014. Hydrology-oriented (adaptive) silviculture in a semiarid pine plantation: How much can be modified the water cycle through forest management? *Eur. J. Forest Res.*, 133: 879–894, doi:10.1007/s10342-014-0805-7.
- Delzon, S., Urli, M., Samalens, J.C., Lamy, J.B., Lischke, H., Sin, F., Zimmermann, N.E., Porte, A.J., 2013. Field Evidence of Colonisation by Holm Oak, at the Northern Margin of Its Distribution Range, during the Anthropocene Period. *Plos One*, 8 (11).
- Derak, M., Cortina, J., 2014. Multi-criteria participative evaluation of *Pinus halepensis* plantations in a semiarid area of southeast Spain. *Ecol. Indic.*, 43: 56–68, doi:10.1016/j.ecolind.2014.02.017.
- Derory, J., Léger, P., Garcia, V., Schaeffer, J., Hauser, M.-T., Salin, F., Luschig, C., Plomion, C., Glössl, J., Kremer, A., 2006. Transcriptome analysis of bud burst in sessile oak (*Quercus petraea*). *New Phytologist*, 170 (4): 723-738.
- Devy-Vareta, N., 1985. Para uma geografia histórica da floresta Portuguesa. As matas medievais e a “coutada velha” do rei (For a historical geography of the Portuguese forest. Medieval forests and king’s old hunting ground). *Rev. Fac. Let. – Geog., Ser. I, Vol. I, Porto*, 47–67.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (52): 20684-20689.
- Dirzo, R., Raven, P.H., 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28: 137-167.
- Do Amaral Franco, J., 1990. *Quercus* L. En: *Flora Iberica*, Vol. II, CSIC, Madrid, España, 15–36.
- Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z., 2004. Selection and dispersal in a multispecies oak hybrid zone. *Evolution*, 58 (2): 261-269.

- Dukes, J.S., Chiariello, N.R., Cleland, E.E., Moore, L.A., Shaw, M.R., Thayer, S., Tobeck, T., Mooney, H.A., Field, C.B., 2005. Responses of grassland production to single and multiple global environmental changes. *Plos Biology*, 3 (10): 1829-1837.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoop, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B., Webster, J.R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 (9): 479-486.
- El-Shafie, A., Najah, A., Alsulami, H.M., Jahanbani, H., 2014. Optimized neural network prediction model for potential evapotranspiration utilizing ensemble procedure. *Water Resour. Manag.*, 28: 947–967.
- Fawcett, T., 2006. An introduction to ROC analysis. *Pattern Recogn. Lett.*, 27 (8): 861–874.
- Felcísimo, A.M., Francés, E., Fernández, J.M., González-Díez, A., Varas, J., 2002. Modeling the potential distribution of forests with a GIS. *Photogr. Eng. Remote Sens.*, 68 (5): 455–461.
- Felcísimo, A.M., Muñoz, J., Mateo, R.G., Villalba, C.J., 2012. Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Ecosistemas*, 21 (3): 1-6.
- Fernández-Cancio, A., Navarro Cerrillo, R.M., Fernández Fernández, R., Gil Hernández, P., Manrique Menéndez, E., Calzado Martínez, C. 2007. Climate classification of *Abies pinsapo* Boiss. forests in Southern Spain. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16(3): 222-229.
- Ferrio, J.P., Florit, A., Vega, A., Serrano, L., Voltas, J., 2003. Delta c-13 and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia*, 137: 512–518.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.*, 24 (1): 38–49.
- Finley, A.O., Banerjee, S., McRoberts, R.E., 2009. Hierarchical spatial models for predicting tree species assemblages across large domains. *Annals of Applied Statistics*, 3: 1052-1079, doi:10.1214/09-aos250
- Fischlin, A., Midgley, G.F., Price, J.T., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D.A., Dube, O.P., Tarazona, J., Velichko, A.A., 2007. Ecosystems, their properties, goods, and services. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden and C. E. Hanson. Cambridge, Cambridge University Press: 211-272.
- Fois, M., Fenu, G., Cuenca Lombraña, A., Cogoni, D., Bacchetta, G., 2015. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using Species Distribution Models *J. Nat. Conserv.*, 24: 42–48.

- Fons-Esteve, J., Páramo, F., 2003. Mapping sensitivity to desertification (DISMED). European Environmental Agency, European Topic Center, Terrestrial Environment, Internal Report.
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak Species. *Ecosystems*, 13: 978–991.
- Gandour, M., Khouja, M.L., Toumi, L., Triki, S., 2007. Morphological evaluation of cork oak (*Quercus suber*): Mediterranean provenance variability in Tunisia. *Annals of Forest Science*, 64 (5): 549–555.
- Garamvoelgyi, A., Hufnagel, L., 2013. Impacts of Climate Change on Vegetation Distribution No. 1 Climate Change Induced Vegetation Shifts in the Palearctic Region. *Applied Ecology and Environmental Research* 11: 79–122.
- García del Barrio, J.M., Aunón, F., Sánchez de Ron, D., Alia, R., 2013. Assessing regional species pools for restoration programs in Spain. *New Forests*, 44: 559–576, doi:10.1007/s11056-013-9363-y.
- García López, J.M., Allué Camacho, C., 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Syst.*, 19 (3): 329–339.
- Garcia, J.C.S., 1986. O Espaço medieval da reconquista no sudoeste da Península Ibérica (The medieval space of the Reconquest of the southwest of Iberian peninsula). Lisboa. Centro de Estudos Geográficos. Col. Chorographia, Série Histórica - Estudos e Documentos Comentados, nº 2.
- García-Amorena, I., Manzanque, F., Gómez Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G., Morla, C., 2007. The Late Quaternary coastal forests of western Iberia: A study of their macroremains. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 254: 448–461.
- García-Mozo, H., Hidalgo, P.J., Galán, C., Gómez-Casero, M.T., Domínguez, E., 2001. Catkin frost damage in Mediterranean cork-oak (*Q. suber* L.). *Isr. J. Plant. Sci.*, 49: 41–47.
- García-Ruiz, J.M., López-Moreno, J.I., Vicente-Serrano, S.M., Lasanta, T., Beguería, S., 2011. Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth Sci. Rev.*, 105: 121–139.
- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., Purves, D.W., 2013. Chasing a moving target: projecting climate change-induced shifts in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology*, 101: 441–453.
- Gastón, A., García-Viñas, J.I., Bravo-Fernández, A.J., López-Leiva, C., Ollier, J.A., Roig, S., Serrada, R., 2014. Species distribution models applied to plant species selection in forest restoration: are model predictions comparable to expert opinion? *New Forests*, 45: 641–653.
- Gerber, S., Chadœuf, J., Gugerli, F., Lascoux, M., Buiteveld, J., Cottrell, J., Dounavi, A., Fineschi, S., Forrest, L.L., Fogelqvist, J., 2014. High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. *Plos One*, 9 (1): e85130.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21 (3): 394–407.

- Giorgi, F., Bi, X.Q., Pal, J., 2004. Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100). *Climate Dynamics*, 23 (7-8): 839-858.
- Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet Change*, 63: 90–104.
- Gómez, A., Aguiriano, E., Alía, R., Bueno, M.A., 2002. Análisis de los recursos genéticos de *Pinus pinea* L. en España mediante microsatélites del cloroplasto. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.*, 11: 145–154.
- Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J., Zamora, R., 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecol. Appl.*, 19 (8): 2124–2141.
- González-Muñoz, N., Linares, J.C., Castro-Díez, P., Sass-Klaassen, U., 2014. Predicting climate change impacts on native and invasive tree species using radial growth and twenty-first century climate scenarios. *Eur. J. Forest Res.*, 133: 1073–1086, doi:10.1007/s10342-014-0823-5.
- González-Salazar, C., Stephens, C.R., Marquet, P.A., 2013. Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecol. Model.*, 248: 57-70.
- Gordo, O., Sanz, J.J., 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16 (3): 1082-1106.
- Gorgoso, J.J., Rojo, A., Cámara-Obregón, A., Diéguez-Aranda, U., 2012. A comparison of estimation methods for fitting Weibull, Johnson's SB and beta functions to *Pinus pinaster*, *Pinus radiata* and *Pinus sylvestris* stands in northwest Spain. *Forest Syst.*, 21 (3): 446–459.
- Gould, S.F., Beeton, N.J., Harris, R.M.B., Hutchinson, M.F., Lechner, A.M., Porfirio, L.L., Mackey, B.G., 2014. A tool for simulating and communicating uncertainty when modelling species distributions under future climates. *Ecology and Evolution*, 4 (24): 4798-4811.
- Govaerts, R., Frodin, D.G., 1998. *World Checklist and Bibliography of Fagales*. Kew: Royal Botanic Gardens, Kew. 408 pp.
- Grabherr, G., Gottfried, M., Pauli, H., 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369 (6480): 448-448.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.*, 8: 993-1009.
- Guzmán Álvarez, J.R., Giménez de Azcárate Fernández, F., Aparicio Martínez, J., (coords), 2012. *Guía de los paisajes del Pinsapar*. Consejería de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Hampe, A., Jump, A.S., 2011. Climate Relicts: Past, Present, Future. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42: 313-333.
- Hampe, A., Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.*, 8: 461–467.
- Hengl, T., De Jesus, J.M., Macmillan, R.A., Batjes, N.H., Heuvelink, G.B.M., Ribeiro, E., Samuel-Rosa, A., Kempen, B., Leenaars, J.G.B., Walsh, M.G., Gonzalez, M.R., 2014. SoilGrids1km-Global Soil Information Based on Automated Mapping. *Plos One*, 9 (8).

- Herrera, C.M., (coord.) 2004. El monte mediterráneo en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Hidalgo, P.J., Marín, J.M., Quijada, J., Moreira, J.M., 2008. A spatial distribution model of cork oak (*Quercus suber*) in southwestern Spain: A suitable tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 255 (1): 25-34.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25 (15): 1965-1978.
- Hogan, C.M., 2012. Oak, *Encyclopedia of Earth*, National Council for Science and the Environment, Washington, D.C.
- Holliday, J.A., Suren, H., Aitken, S.N., 2012. Divergent selection and heterogeneous migration rates across the range of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 279 (1734): 1675-1683.
- Homolka, A., Schueler, S., Burg, K., Fluch, S., Kremer, A., 2013. Insights into drought adaptation of two European oak species revealed by nucleotide diversity of candidate genes. *Tree Genetics & Genomes*, 9 (5): 1179-1192.
- Huang, X., Schmitt, J., Dorn, L., Griffith, C., Effgen, S., Takao, S., Koornneef, M., Donohue, K., 2010. The earliest stages of adaptation in an experimental plant population: strong selection on QTLs for seed dormancy. *Molecular Ecology*, 19 (7): 1335-1351.
- Ibáñez, B., Gómez-Aparicio, L., Stoll, P., Ávila, J.M., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., 2015. A Neighborhood Analysis of the Consequences of *Quercus suber* Decline for Regeneration Dynamics in Mediterranean Forests. *Plos One*, 10 (2): e0117827.
- Ibáñez, B., Ibáñez, I., Gómez-Aparicio, L., Ruiz-Benito, P., García, L.V., Marañón, T., 2014. Contrasting effects of climate change along life stages of a dominant tree species: the importance of soil-climate interactions. *Diversity and Distributions*, 20 (8): 872-883.
- Ibáñez, I., Katz, D.S.W., Peltier, D., Wolf, S.M., Barrie, B.T.C., 2014. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. *J. Ecol.*, 102: 882–895, doi:10.1111/1365-2745.12223.
- IBM, 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY, IBM Corp.
- IPCC, 2007. Summary for policymakers climate change 2007: the physical science basis. En: Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M., (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp, doi:10.1017/CBO9781107415324.

- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. R. K. Pachauri and L. A. Meyer. Geneva (Switzerland), IPCC: 151.
- Jacobson, M.Z., 2005. Fundamentals of Atmospheric Modeling (2nd edn). Cambridge University Press.
- Jurado Doña, V., Borrero Borrero, L., 1992. La Dehesa (Plan Forestal Andaluz). Dirección General de Desarrollo Forestal. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Keenan, T., Serra, J.M., 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 (1): 565-579.
- Kelly, A.E., Goulden, M.L., 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 (33): 11823-11826.
- Klausmeyer, K.R., Shaw, M.R., 2009. Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. *Plos One*, 4 (7).
- Kremer, A., Potts, B.M., Delzon, S., 2014. Genetic divergence in forest trees: understanding the consequences of climate change. *Functional Ecology*, 28 (1): 22-36.
- Kumar, P., 2012. Assessment of impact of climate change on Rhododendrons in Sikkim Himalayas using Maxent modelling: limitations and challenges. *Biodiversity and Conservation*, 21 (5): 1251-1266.
- Leakey, R.E., Lewin, R., 1996. *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*, Anchor Books.
- Lemes, P., Melo, A.S., Loyola, R.D., 2014. Climate change threatens protected areas of the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 23 (2): 357-368.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320 (5884): 1768-1771.
- Lepetz, V., Massot, M., Schmeller, D.S., Clobert, J., 2009. Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 18 (12): 3185-3203.
- 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(3): 592-603.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A., 2009. Interacting effects of climate and forest-cover changes on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 18: 485–497.
- Linares, J.C., Carreira, J.A., 2009. Temperate-like stand dynamics in relict Mediterranean-fir (*Abies pinsapo*, Boiss.) forests from southern Spain. *Annals of Forest Science*, 66: 610.

- Linares, J.C., Delgado-Huertas, A., Carreira, J.A., 2011. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo*-*Pinus halepensis* forest. *Climatic Change*, 105 (1–2): 67–90.
- Linares, J.C., Tíscar, P.A., 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiol.*, 30 (7): 795–806.
- Linares, J.C., Tíscar, P.A., 2011. Buffered climate change effects in a Mediterranean pine species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia*, 167 (3): 847–859.
- López González, G.A., 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.
- López González, G.A., 2007. Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares, 3rd ed, Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.
- López-Sáez, J.A., López-Merino, L., Alba-Sánchez, F., Pérez-Díaz, S., Abel-Schaad, D., Carrión, J.S., 2010. Late Holocene ecological history of *Pinus pinaster* forests in the Sierra de Gredos of central Spain. *Plant Ecol.*, 206: 195–209, doi:10.1007/s11258-009-9634-z.
- López-Tirado, J., Hidalgo, P.J., 2013. The potential impact of global change on the distribution of *Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss. in the baetic range (Andalusia, Spain): a high resolution predictive model. Conference on Adapting to global change in the Mediterranean hotspot, Sevilla, España.
- López-Tirado, J., Hidalgo, P.J., 2014. A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330: 105–114, doi:10.1016/j.foreco.2014.07.009.
- Madrigal, A., 1994. Ordenación de Montes Arbolados, ICONA, Madrid, España.
- Magri, D., Fineschi, S., Bellarosa, R., Buonamici, A., Sebastiani, F., Schirone, B., Simeone, M.C., Vendramin, G.G., 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology*, 16 (24): 5259–5266.
- Malizia, R.W., Stigall, A.L., 2011. Niche stability in Late Ordovician articulated brachiopod species before, during, and after the Richmondian Invasion. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 311 (3–4): 154–170.
- Manso, R., Pukkala, T., Pardos, M., Miina, J., Calama, R., 2014. Modelling *Pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. Forest. Res.*, 44: 250–262, doi:10.1139/cjfr-2013-0179.
- Márquez, A.L., Real, R., Olivero, J., Estrada, A., 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. *Clim. Change*, 108: 135–157, doi:10.1007/s10584-010-0010-8.
- Marras, T., Petroselli, A., Vessella, F., Damiani, G., Schirone, B., 2014. Noble Biomass: Restore, Recycle, Profit Using Cork Oak (*Quercus suber* L.) *Applied Mathematical Sciences*, 8 (130): 6495–6513.

- Martínez, F., Montero, G., 2004. The *Pinus pinea* woodlands along the coast of Southwestern Spain: data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecol.*, 175: 1–18.
- Martínez, F., Montero, G., Ruiz-Peinado, R., Cañellas, I., Candela, J.A., 2004. Geobotánica e historia de los Pinares. En: El pino piñonero (*Pinus pinea* L.) en Andalucía. Ecología, distribución y silvicultura. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente Sevilla, España, pp 49–112.
- Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Valladares, F., Chico, J.M., Manrique, E., 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiol.*, 20: 131–138.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., Muñoz, J., 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84 (2): 217–240.
- Matesanz, S., Valladares, F., 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environ. Exp. Bot.* 103: 53-67.
- Mazzoleni, S., Di Pasquale, G., Mulligan, M., Di Martino, P., Rego, F., Eds., 2004. Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape. Chichester, West Sussex, UK, John Wiley & Sons.
- McKinnon, J.S., Mori, S., Blackman, B.K., David, L., Kingsley, D.M., Jamieson, L., Chou, J., Schluter, D., 2004. Evidence for ecology's role in speciation. *Nature*, 429 (6989): 294-298.
- Médail, F., Diadema, K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36 (7): 1333-1345.
- Mellert, K.H., Fensterer, V., Küchenhoff, H., Reger, B., Kölling, C., Klemmt, H.J., Ewald, J., 2011. Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps. *Journal of Vegetation Science*, 22(4): 635-646.
- Menitsky, Y.L., 2005. Oaks of Asia, Enfield: Science Publishers.
- Methy, M., Gillon, D., Houssard, C., 1997. Temperature-induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Can. J. For. Res.*, 27: 31–38.
- Modesto, I.S., Miguel, C., Pina-Martins, F., Glushkova, M., Veloso, M., Paulo, O.S., Batista, D., 2014. Identifying signatures of natural selection in cork oak (*Quercus suber* L.) genes through SNP analysis. *Tree Genetics & Genomes*, 10 (6): 1645-1660.
- Moisen, G.G., Frescino, T.S., 2002. Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecol. Model.*, 157 (2–3): 209–225.
- Montero, G., 1988. Modelos para cuantificar la producción de corcho en alcornoques (*Quercus suber* L.) en función de la calidad de estación y de los tratamientos selvícolas. Tesis doctoral, INIA, Madrid, España.
- Montero, M., 1997. Breve descripción del proceso repoblador en España (1940–1995). *Legno Celulosa Carta*, 4: 35–42.
- Montoya, J.M., 1980. Las áreas potenciales, reales y óptimas de *Quercus suber* L. en España. *Convención Mundial del Corcho*. Servicio de Publicaciones Agrarias, 60–66.

- Morales, P., Sykes, M., Prentice, I.C., Smith, P., Smith, B., Bugmann, H., Zierl, B., Friedlingstein, P., Viovy, N., Sabaté, S., Sánchez, A., Pla, E., Gracia, C., Sitch, S., Arneth, A., Ogee, J., 2005. Comparing and evaluating process-based ecosystem model predictions of carbon and water fluxes in major European forest biomes. *Glob. Change. Biol.*, 11: 2211–2233.
- Muñoz Álvarez, J.M. (coord), 2010. Vegetación de la Reserva de la Biosfera y de los Espacios Naturales de Sierra Morena, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Córdoba, España.
- Muñoz, M.E.D., De Giovanni, R., De Siqueira, M.F., Sutton, T., Brewer, P., Pereira, R.S., Canhos, D.a.L., Canhos, V.P., 2011. openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *Geoinformatica*, 15 (1): 111-135.
- Muñoz-Reinoso, J.C., 2003. *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* in SW Spain: Ecology and conservation problems. *Journal of Coastal Conservation*, 9: 113-122.
- Nabais, C., Campelo, F., Vieira, J., Cherubini, P., 2014. Climatic signals of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster* and *Pinus pinea* along a latitudinal gradient in Portugal. *Forestry*, 87: 598–605, doi:10.1093/forestry/cpu021.
- Nagelkerke, N.J.D., 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, 78: 691–692.
- Narumalani, S., Jensen, J.R., Althausen, J.D., Burkhalter, S., Mackey Jr., H.E., 1997. Aquatic macrophyte modeling using GIS and logistic multiple regression. *Photogr. Eng. Remote Sens.*, 63 (1): 41–49.
- Néeman, G., Trabaud, L. (eds.), 2000. Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* forest ecosystems in the Mediterranean Basin. Backhuys Publication, Leiden.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., Van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15 (12): 684-692.
- Nikolov, N., Helmisaari, H., 1992. Silvics of the circumpolar boreal forest tree species. En: Shugart, H.H., Leemans, R., Bonan, G.B. (Eds.), *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 13–84.
- Nixon, K.C., 2006. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*, 3–13. Ecological Studies Series, Vol. 185, Springer–Verlag, Berlin–Heidelberg–New York.
- Olden, J.D., Jackson, D.A., Peres-Neto, P.P., 2002. Predictive models of fish species distributions: a note on proper validation and chance predictions. *T. Am. Fish. Soc.*, 131: 329-336.
- Olivares, F.J., Barea-Azcón, J.M., Pérez-López, F.J., Tinaut, A., Henares, I., 2011. Las mariposas diurnas de Sierra Nevada. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Parker, A.J., 1991. Forest/environment relationships in Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A. *J. Biogeogr.*, 18: 543–552.

- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37: 637-669.
- Parmesan, C., Yohén, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.
- Pasho, E., Camarero, J.J., de Luis, M., Vicente-Serrano, S.M., 2012. Factors driving growth responses to drought in Mediterranean forests. *Eur. J. Forest Res.*, 131 (6): 1797–1807.
- Pearman, P.B., Randin, C.F., Broennimann, O., Vittoz, P., Van Der Knaap, W.O., Engler, R., Le Lay, G., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2008. Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters*, 11 (4): 357-369.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12 (5): 361-371.
- Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D., Cochard, H., Barredo, G., Villarroya, D., Gil-Pelegrín, E., 2011. Hydraulic traits are associated with the distribution range of two closely related Mediterranean firs, *Abies alba* Mill. and *Abies pinsapo* Boiss. *Tree Physiol.*, 31 (10): 1067–1075.
- Peñuelas, J., Boada, M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9 (2): 131-140.
- Pérez Latorre, A.V., Cabezudo, B., 2012. Phenomorphology and ecomorphological traits in *Abies pinsapo*. A comparison to other Mediterranean species. *Phytocoenologia*, 42 (1–2): 15–27.
- Pérez Latorre, A.V., Navas Fernández, D., Gavira, Ó., Caballero, G., Cabezudo, B., 2004. Vegetación del Parque Natural de las Sierras Tejeda, Almijara y Alhama (Málaga-Granada, España). *Acta Bot. Malacitana*, 29: 117-190.
- Petit, R.J., Bodénès, C., Ducousso, A., Roussel, G., Kremer, A., 2004. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist*, 161 (1): 151-164.
- Petit, R.J., Hampe, A., 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37: 187-214.
- Petroselli, A., Vessella, F., Cavagnuolo, L., Piovesan, G., Schirone, B., 2013. Ecological behavior of *Quercus suber* and *Quercus ilex* inferred by topographic wetness index (TWI). *Trees-Structure and Function*, 27 (5): 1201-1215.
- Piedallu, C., Gegout, J.C., Pérez, V., Lebourgeois, F., 2013. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Global Ecol. Biogeogr.*, 22: 470–482, doi:10.1111/geb.12012.
- Planton, S., Lionello, P., Artale, V., Aznar, R., Carrillo, A., Colin, J., Congedi, L., Dubois, C., Elizalde, A., Gualdi, S., Hertig, E., Jacobeit, J., Jordà, G., Li, L., Mariotti, A., Piani, C., Ruti, P., Sanchez-Gomez, E., Sannino, G., Sevault, F., Somot, S., Tsimplis, M., 2012. 8 - The Climate of the Mediterranean Region in Future Climate Projections. *The Climate of the Mediterranean Region*. P. Lionello. Oxford, Elsevier: 449-502.

- Pons, J., Pausas, J.G., 2006. Oak regeneration in heterogeneous landscapes: The case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 231 (1-3): 196-204.
- Rabasa, S.G., Granda, E., Benavides, R., Kunstler, G., Espelta, J.M., Ogaya, R., Peñuelas, J., Scherer-Lorenzen, M., Gil, W., Grodzki, W., Ambrozy, S., Bergh, J., Hódar, J.A., Zamora, R., Valladares, F., 2013. Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming. *Glob. Change Biol.*, 19: 2490-2499.
- Ramírez-Valiente, J.A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., Valladares, F., 2010. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30 (5): 618-627.
- Ramírez-Valiente, J.A., Valladares, F., Huertas, A.D., Granados, S., Aranda, I., 2011. Factors affecting cork oak growth under dry conditions: local adaptation and contrasting additive genetic variance within populations. *Tree Genetics & Genomes*, 7 (2): 285-295.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77: 1655–1661.
- Richardson, D.M., Rundel, P.W., 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En: Richardson, D.M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rivas-Martínez, S., Penas, A., Díaz, T.E., 2004. Bioclimatic Map of Europe. Spain, Cartographic Service, University of León.
- Rivas-Martínez, S., 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, Madrid, Spain.
- Rojas-Soto, O.R., Sosa, V., Ornelas, J.F., 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation*, 21 (10): 2671-2690.
- Roughgarden, J., 1974. The Fundamental and Realized Niche of a Solitary Population. *The American Naturalist*, 108 (960): 232-235.
- Rubiales, J.M., García-Amorena, I., García Álvarez, S., Morla, C., 2009. Anthracological evidence suggests naturalness of *Pinus pinaster* in inland southwestern Iberia. *Plant Ecol.*, 200: 155–160, doi:10.1007/s11258-008-9439-5.
- Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., García Álvarez, S., García-Antón, M., 2012. Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a palaeoecological perspective. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21 (4–5): 397–412.
- Ruiz de la Torre, J., 2006. Flora mayor, Organismo autónomo Parques Nacionales, Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, España.
- Ruiz de la Torre, J., García, J.I., Oria de Rueda, J.A., 1994. Gestión y conservación de los pinsapares andaluces. Asociación forestal andaluza.

- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., 2012. Large-scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diversity and Distributions*, 18: 1092–1106, doi:10.1111/j.1472-4642.2012.00901.x.
- Ruiz-Labourdette, D., Fe Schmitz, M., Pineda, F.D., 2013. Changes in tree species composition in Mediterranean mountains under climate change: indicators for conservation planning. *Ecol. Ind.*, 24: 310–323.
- Ruiz-Labourdette, D., Nogues-Bravo, D., Ollero, H.S., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *J. Biogeogr.*, 39 (1): 162–176.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio, A., 2010. Drought-induced growth decline of Aleppo and maritime pine forests in south-eastern Spain. *Forest Systems*, 19(3): 458–469.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernandez-Cancio, A., 2012. Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change* 113, (3–4): 767–785.
- Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Glob. Change Biol.*, 13: 1187–1200.
- Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C., 2011. Impact of recent climatic change on growth of low elevation eastern Mediterranean forest trees. *Climatic Change*, 106 (2): 203–223.
- Schirone, B., Salis, A., Vessella, F., 2011. Effectiveness of the Miyawaki method in Mediterranean forest restoration programs. *Landscape and Ecological Engineering*, 7 (1): 81–92.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia Carlos, A., de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, 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 human vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310: 1333–1337.
- Schwarz, G., 1978. Estimating the Dimension of a Model. *Ann. Stat.*, 6: 461–464.
- Simeone, M.C., Piredda, R., Papini, A., Vessella, F., Schirone, B. 2013 Application of plastid and nuclear markers to DNA barcoding of Euro-Mediterranean oaks (*Quercus*, Fagaceae): problems, prospects and phylogenetic implications. *Bot J Linn Soc* 172: 478–499.
- Soja, A.J., Tchebakova, N.M., French, N.H.F., Flannigan, M.D., Shugart, H.H., Stocks, B.J., Sukhinin, A.I., Parfenova, E.I., Chapin III, F.S., Stackhouse Jr., P.W., 2007. Climate-induced boreal forest change: predictions versus current observations. *Global Planet. Change*, 56 (3–4): 274–296.
- Sork, V.L., Davis, F.W., Westfall, R., Flint, A., Ikegami, M., Wang, H., Grivet, D., 2010. Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata* Née) in the face of climate change. *Molecular Ecology*, 19 (17): 3806–3823.

- Soto, A., Lorenzo, Z., Gil, L., 2007. Differences in fine-scale genetic structure and dispersal in *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L.: Consequences for regeneration of mediterranean open woods. *Heredity*, 99 (6): 601-607.
- Soto, A., Robledo-Arnuncio, J.J., González-Martínez, S.C., Smouse, P.E., Alia, R., 2010. Climatic niche and neutral genetic diversity of the six Iberian pine species: a retrospective and prospective view. *Mol. Ecol.*, 19: 1396–149, doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04571.x.
- Stevenson, A.C., 1985. Studies in the Vegetational History of S. W. Spain. I. Modern pollen rain in the Doñana National Park, Huelva. *J. Biogeogr.*, 12 (3): 243–268.
- Strahler, A.N., Strahler, A.H., 1989. *Geografía Física*. 3rd ed, Editorial Omega S.A. Barcelona, España, pp 539.
- Sumarga, E., 2011. A Comparison of Logistic Regression, Geostatistics and Maxent for Distribution Modeling of a Forest Endemic; A Pilot Study on Lobel's Maple at Mt. Pizzalto, Italy. Tesis doctoral. University of Twente.
- Svenning, J.-C., Fitzpatrick, M.C., Normand, S., Graham, C.H., Pearman, P.B., Iversen, L.R., Skov, F., 2010. Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography*, 33 (6): 1070-1080.
- Swets, J.A., 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285–1293.
- Temunovic, M., Frascaria-Lacoste, N., Franjic, J., Satovic, Z., Fernandez-Manjarres, J.F., 2013. Identifying refugia from climate change using coupled ecological and genetic data in a transitional Mediterranean-temperate tree species. *Molecular Ecology*, 22 (8): 2128-2142.
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, 14 (5): 669-680.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B., Araujo, M.B., 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, 470 (7335): 531-534.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 (23): 8245-8250.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M., Cornwell, W., Gianoli, E., Van Kleunen, M., Naya, D.E., Nicotra, A.B., Poorter, H., Zavala, M.A., 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17 (11): 1351-1364.
- Valle, F. (coord.), 2004. Modelos de restauración forestal. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, España.
- Van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G.C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J., Rose, S.K., 2011. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109 (1-2): 5-31.

- Varela, M.C., 2001. The EUFORGEN *Quercus suber* Network and the research projects for the evaluation of genetic variability of cork oak. Mediterranean Oaks Network, Report of the first meeting, 12-14 October 2000, Antalya, Turkey. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, ISBN 92-9043-469-4 IPGRI Via dei Tre Denari, 472/a 00057 Maccarese (Fiumicino) Rome, Italy International Plant Genetic Resources Institute.
- Vericat, P., Piqué, M., Serrada, R., 2012. Gestión adaptativa al cambio global en masas de *Quercus mediterráneas*, Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Solsona, Lleida, España.
- Vessella, F., Schirone, B., 2013. Predicting potential distribution of *Quercus suber* in Italy based on ecological niche models: Conservation insights and reforestation involvements. *Forest Ecology and Management*, 304: 150-161.
- Vessella, F., Simeone, M.C., Schirone, B., 2015. *Quercus suber* range dynamics by ecological niche modelling: from the Last Interglacial to present time. *Quat. Sci. Rev.*, 119: 85-93.
- Vitale, M., Mancini, M., Matteucci, G., Francesconi, F., Valenti, R., Attorre, F., 2012. Model-based assessment of ecological adaptations of three forest tree species growing in Italy and impact on carbon and water balance at national scale under current and future climate scenarios. *Iforest-Biogeosciences and Forestry*, 5: 235-246.
- Vuk, M., Curk, T., 2006. ROC curve. Lift chart and calibration plot. *Metodološkizvezki*, 3 (1): 89–108.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 (6879): 389-395.
- Wang, T.L., Campbell, E.M., O'Neill, G.A., Aitken, S.N., 2012. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: Uncertainties and management applications. *Forest Ecology and Management*, 279: 128-140.
- Yakovlev, I.A., Fossdal, C.G., Skrøppa, T., Olsen, J.E., Jahren, A.H., Johnsen, Ø., 2012. An adaptive epigenetic memory in conifers with important implications for seed production. *Seed Science Research*, 22 (02): 63-76.
- Yakovlev, I.A., Asante, D.K., Fossdal, C.G., Junttila, O., Johnsen, Ø., 2011. Differential gene expression related to an epigenetic memory affecting climatic adaptation in Norway spruce. *Plant Science*, 180 (1): 132-139.
- Zavala, M.A., Zea, K., 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecol.*, 171: 197–207.
- Zhang, L., Walker, G.R., Dawes, W.R., 2002. Water balance modelling: concepts and applications. En: McVicar, T.R., Rui, L., Walker, J., Fitzpatrick, R.W., Liu, C. *Regional water and soil assessment for managing sustainable agriculture in China and Australia*, ACIAR Monograph 84, Canberra, pp 31–47.
- Zhao, N., Yang, Y., Zhou, X., 2010. Application of geographically weighted regression in estimating the effect of climate and site conditions on vegetation distribution in Haihe Catchment, China. *Plant Ecol.*, 209 (2): 349–359.

12. ANEXOS

12.1. Anexo I: The potential impact of global change on the distribution of *Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss. In the baetic range (Andalusia, Spain): a high resolution predictive model

Conference paper: Adapting to Global Change in the Mediterranean Hotspot. September 2013. Seville (Spain).

Javier López Tirado & Pablo J. Hidalgo Fernández

Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública. Facultad de Ciencias Experimentales, Campus de El Carmen, Universidad de Huelva, 21071 (Huelva).

*javier.lopez@dbasp.uhu.es; pablo.hidalgo@dbasp.uhu.es

Introduction

Boreal forests (taiga) are widely distributed in the northern hemisphere. In the Mediterranean basin, these forests lose prominence remaining sheltered since the latest ice ages. Examples are the circum-Mediterranean firs (Aussenac 2002) and other species, subspecies or races of the genus *Pinus*. It has been studied the potential distribution of three high mountain conifers in the Andalusian Baetic Range (southern of the Iberian Peninsula). In this area, forests have been steadily eliminated over centuries (Felicísimo et al. 2002). On the other hand, reforested areas have increased in recent decades and many introduced species are occupying the original forests.

SDMs are based on the correlation between observed distribution and their environmental variables to predict the overall potential distribution of species (Olden et al. 2002; Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Guisan 2006; Elith et al. 2006; Mellert et al. 2011). Thus, species distribution modelling (SDMs) is an interesting approach to try to understand the more suitable areas where a given species could grow. Once these suitable areas are identified, it is possible to forecast the potential impact of global warming in the distribution of this species.

The main aims of our study were: (i) to obtain a high resolution (250 m) potential distribution map of *Abies pinsapo* Boiss., *Pinus sylvestris* var. *nevadensis* H. Christ and *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco; and (ii) to apply the model to future scenarios in the context of global warming. Thus, those obtained maps could be used for management and reforestations programs at local sites (Hidalgo et al. 2008) and to understand the potential impact of global change in the distribution of these species.

Material and methods

The study area comprised the andalusian Baetic Range, southeastern Spain, having about 3,592,082 ha (Fig. 1). Raw climatic and topographical data were obtained from REDIAM (Environmental Information Network of Andalusia) as raster files and transformed in a mesh of points. Four topographical variables and seven climatic or bioclimatic variables were used (table 1). Dataset of each scenario of global warming were developed in 2007 by CMA (*Consejería de Medio Ambiente*) collecting data from 2300 weather stations of CLIMA (*Sistema de Información de Climatología Ambiental*). Calculating the mean values of large periods it is possible to forecast the climate along the 21st century in the different scenarios and periods. Good results were obtained for temperature, although rainfall results were less successful. Therefore, these scenarios must be used with caution. Tree species data distribution came from regional Environmental and Water Agencies as vectorial format of polygons (1:10,000 scale). The dataset comprised information according to several surveys carried out in Andalusia. The result was a shape of 573,902 points with presence/absence of each species and the explanatory variables, ready to be modelled.

Regression analysis was executed by means of the software SPSS Statistics 20 (IBM, 2011). Binary logistic regression analysis was carried out following the forward conditional method. Moreover, models were developed taking into account Nagelkerke R^2 and the correct classification of the models and assessed by means of area under ROC curve (AUC). The obtained regression formula of each species was used to create the present potential distribution map. Applying the formula to the data set of future scenarios in the different periods, we can get the potential map of distribution in these new conditions.

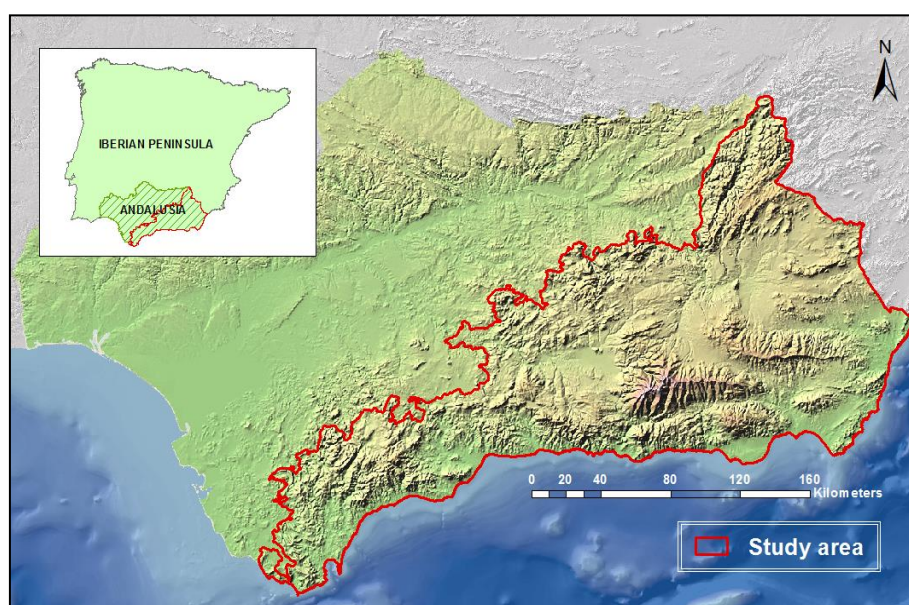


Figure 1.- Location of Andalusia and the study area within the Iberian peninsula.

Variable	Unit	Abbrev.	Source
Topographical			
Elevation	m	ELE	Land Digital Model
Slope	%	SLP	Land Digital Model
Transformed aspect	-	TRASP	Land Digital Model
Curvature	-	CUR	Land Digital Model
Climatic or bioclimatic			
Summer rainfall	mm	SUR	Monthly rainfall
Winter rainfall	mm	WIR	Monthly rainfall
Mean Annual Temperature	°C	MAT	Monthly mean temperature
Mean Temperature of the coldest month	°C	MCT	Monthly mean temperature
Mean Temperature of the warmest month	°C	MWT	Monthly mean temperature
Annual Potential Evapotranspiration	mm/year	APE	Monthly potential evapotranspiration
Annual Aridity Index	-	AAI	Annual potential evapotranspiration and annual rainfall

Table 1.- Explanatory variables used as predictors.

Results

The values of the climatic and bioclimatic variables are shown in table 2, as much to the four studied periods as the presence of each species. The order of selection of variables in the forward conditional stepwise method was as follows (see table 1 to know the abbreviations): (i) *A. pinsapo*: WIR, MCT, ELE, SUR, SLP, AAI, MAT, APE and CUR; (ii) *P. sylvestris*: MWT, WIR, AAI, APE, SLP, ELE, SUR, CUR, TRASP and MAT; and (iii) *P. nigra*: SUR, MAT, WIR, ELE, SLP, MCT, APE, TRASP, AAI and CUR. Table 3 shows the binary logistic regression results to each species. The values and signs of B indicate the correlation between this variable and the distribution of the species. The predicted evolution of the seven explanatory variables for the three scenarios in the future was increasing along the time in the 21st century (Fig. 2 and 3), excepting WIR. In some cases, the increasing of a given variable can reach a 25%. Figure 4 shows the current distribution and

the potential distribution for *A. pinsapo*, *P. sylvestris* and *P. nigra* respectively for four periods: 1971-2000, 2011-2040, 2041-2070 and 2071-2100.

Discussion

High values in AUC, Nagelkerke R^2 and correct classification of predicted-observed presence demonstrate that these models are reliable and able to predict the potential distribution area of the involved species (table 4 and 5 respectively). Seasonal rainfall (SUR and WIR) and mean temperatures (MCT, MWT and MAT) were the main explaining variables. In contrast, topographical variables were less efficient, especially TRASP and CUR.

Potential distribution for both pine species shows an overlapping. The presence of either species it depends on the degree of xeric conditions, being *P. nigra* better adapted than *P. sylvestris* (Costa Tenorio et al. 2005). In the case of mixed forests of *P. sylvestris* and *P. nigra*, a progressive increase is predicted in the proportion of *P. nigra* being more thermophyllous than *P. sylvestris* (Ruiz-Labourdette et al. 2012; Ruiz-Labourdette et al. 2013).

If modelled scenarios in the future are right, it is expected a sharp decreasing in the potential distribution area of the three species, suggesting an upslope migration of the treeline (Soja et al. 2007). The worst case is *A. pinsapo* where no potentiality is predicted. In contrast, sclerophyllous broad leaves trees such as Mediterranean *Quercus* spp. could be benefited increasing their natural distribution.

Finally, the models carried out could be extrapolated to other nearest stands, such as related species with *A. pinsapo* in North of Africa or other races or subspecies of *P. sylvestris* and *P. nigra*. In the context of global warming –temperature rise and rainfall decrease-, tree populations located in the limit of their geographical distribution could induce growth decline and die-off by means of an increasing drought stress like in *A. pinsapo* for instance (Linares et al. 2011). Moreover, some studies forecast that *P. sylvestris* will decrease its current distribution due to climate change (Attorre et al. 2011; García López and Allué Camacho 2010; Ruiz-Labourdette et al. 2012).

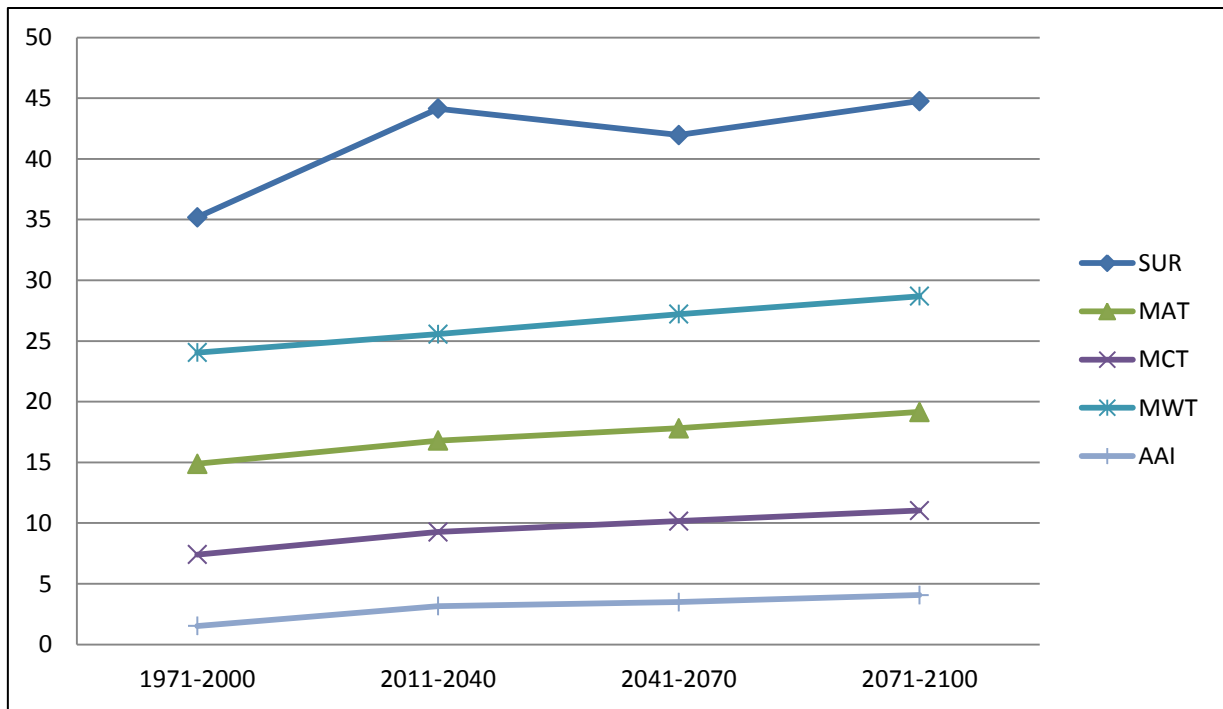


Figure 2.- Predicted evolution of SUR, MAT, MCT, MWT and_AAI.

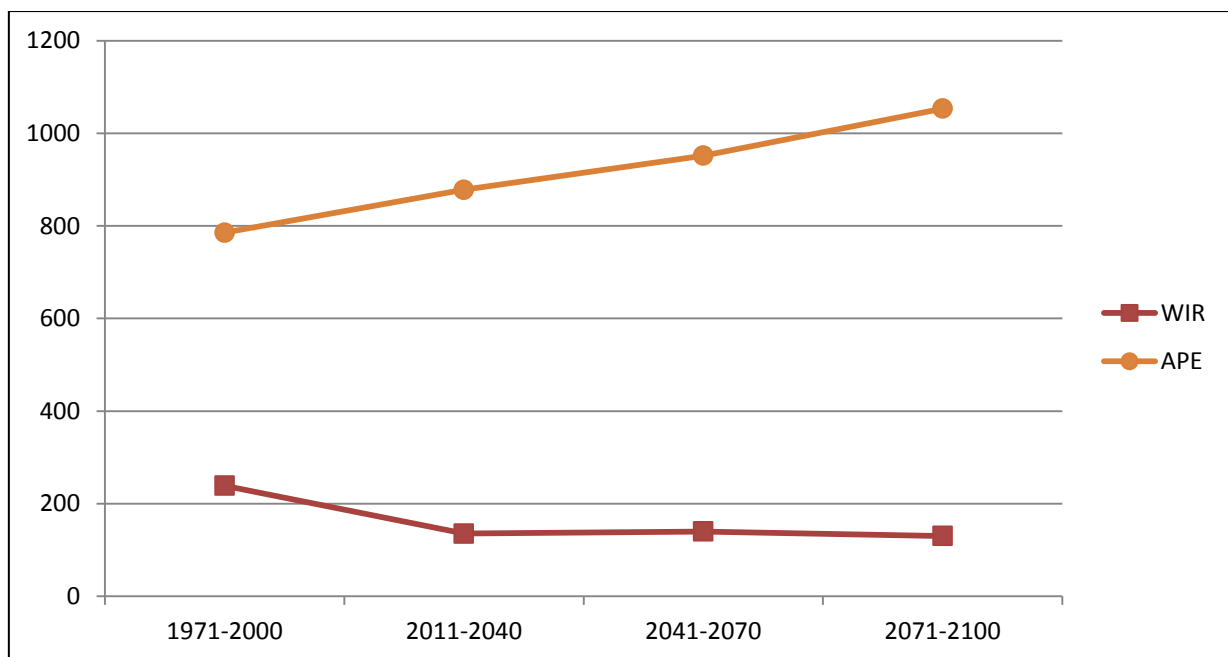


Figure 3.- Predicted evolution of WIR and APE.

Variable	Study area											
	1971-2000			2011-2040			2041-2070			2071-2100		
	Mean (S.D.)	Min.	Max.	Mean (S.D.)	Min.	Max.	Mean (S.D.)	Min.	Max.	Mean (S.D.)	Min.	Max.
SUR	35.19 (15.18)	7.42	88.98	44.14 (16.37)	11.07	200.74	41.97 (16.05)	9.68	186.08	44.76 (17.33)	10.04	183.87
WIR	238.87 (133.08)	56.49	873.36	135.63 (87.99)	25.47	675.60	139.98 (89.81)	26.74	689.30	130.51 (82.60)	24.45	642.15
MAT	14.89 (2.26)	4.69	20.32	16.79 (2.11)	7.25	22.06	17.81 (2.02)	8.66	22.80	19.15 (1.88)	10.56	24.08
MCT	7.41 (2.74)	-2.36	13.64	9.27 (2.72)	-0.68	15.15	10.17 (2.61)	0.49	15.93	11.03 (2.54)	1.57	16.71
MWT	24.05 (1.66)	15.68	29.30	25.57 (1.71)	17.73	30.25	27.21 (1.72)	20.22	32.29	28.69 (1.69)	22.49	33.90
APE	785.29 (89.86)	343.73	1037.72	877.90 (107.35)	353.59	1224.76	951.51 (149.30)	252.41	1614.92	1053.25 (149.75)	332.86	1566.28
AAI	1.53 (0.72)	0.42	5.24	3.17 (1.76)	0.61	12.61	3.50 (1.99)	0.60	14.48	4.08 (2.25)	0.83	17.95

Table 2.1.- Mean, minimum and maximum values of the climatic and bioclimatic variables for the study area.

Variable	Involved species								
	<i>Abies pinsapo</i>			<i>Pinus sylvestris</i>			<i>Pinus nigra</i>		
	Mean (S.D.)	Min.	Max.	Mean (S.D.)	Min.	Max.	Mean (S.D.)	Min.	Max.
SUR	27.04 (3.60)	20.60	37.74	34.31 (4.36)	20.98	49.54	56.29 (20.20)	20.62	88.98
WIR	421.07 (115.75)	252.83	738.53	202.73 (56.72)	94.53	329.22	233.26 (87.75)	70.29	438.15
MAT	12.65 (1.99)	8.16	17.69	10.88 (1.40)	7.42	16.56	11.65 (1.39)	8.07	16.22
MCT	5.32 (1.92)	0.90	10.30	3.72 (1.46)	0.31	9.95	3.66 (1.34)	-0.48	9.79
MWT	21.88 (1.97)	18.08	26.85	20.60 (1.18)	18.00	24.55	22.25 (1.75)	18.43	28.10
APE	690.53 (70.81)	525.29	864.57	625.99 (55.35)	494.43	837.76	661.23 (58.75)	500.93	864.84
AAI	0.76 (0.15)	0.45	1.24	1.22 (0.28)	0.74	2.64	1.13 (0.42)	0.56	2.67

Table 2.2.- Mean, minimum and maximum values of the climatic and bioclimatic variables for the involved species.

Variable	<i>Abies pinsapo</i>					<i>Pinus sylvestris</i>					<i>Pinus nigra</i>				
	B	S.E.	Wald	Sig.	Exp(B)	B	S.E.	Wald	Sig.	Exp(B)	B	S.E.	Wald	Sig.	Exp(B)
ELE	-0.013	0.001	210.783	0.000	0.987	0.005	0.000	948.628	0.000	1.005	-0.005	0.000	2499.134	0.000	0.995
SLP	0.060	0.008	60.714	0.000	1.062	0.038	0.002	522.908	0.000	1.039	0.048	0.001	1825.391	0.000	1.049
TRASP	-	-	-	-	-	-0.847	0.063	179.765	0.000	0.429	0.489	0.039	156.520	0.000	1.630
CUR	1.469	0.462	10.094	0.001	4.345	-2.345	0.124	356.217	0.000	0.096	0.214	0.083	6.664	0.010	1.238
SUR	-1.290	0.066	386.955	0.000	0.275	-0.116	0.004	863.942	0.000	0.890	0.114	0.001	6425.361	0.000	1.121
WIR	-0.011	0.003	20.234	0.000	0.989	-0.096	0.002	3752.101	0.000	0.909	-0.018	0.000	1428.644	0.000	0.983
MAT	5.940	0.433	188.131	0.000	380.068	-0.335	0.070	23.077	0.000	0.715	-1.243	0.047	704.781	0.000	0.289
MCT	-7.692	0.339	513.321	0.000	0.000	-	-	-	-	-	0.391	0.023	289.700	0.000	1.479
MWT	-	-	-	-	-	-1.201	0.033	1358.594	0.000	0.301	-	-	-	-	-
APE	-0.019	0.005	13.852	0.000	0.981	0.075	0.002	2144.504	0.000	1.078	-0.013	0.001	174.832	0.000	0.988
AAI	-23.344	1.592	214.925	0.000	0.000	-15.917	0.292	2973.466	0.000	0.000	-0.625	0.090	47.766	0.000	0.536
Constant	56.049	4.025	193.915	0.000	-	15.396	0.779	390.512	0.000	-	27.136	0.468	3364.601	0.000	-

Table 3.- Binary logistic regression results.

Obs. <i>A. pinsapo</i>	Predicted		% correct	Obs. <i>P. sylvestris</i>	Predicted		% correct	Obs. <i>P. nigra</i>	Predicted		% correct
	<i>A. pinsapo</i>				<i>P. sylvestris</i>				<i>P. nigra</i>		
	No	Yes			No	Yes			No	Yes	
No	3892	107	97.3	No	19003	1994	90.5	No	39756	4312	90.2
Yes	59	2512	97.7	Yes	1728	9695	84.9	Yes	5313	22015	80.6
Overall			97.5	Overall			88.5	Overall			86.5

Table 4.- Classification table of predicted-observed species presence.

	<i>Abies pinsapo</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus nigra</i>
Nagelkerke R ²	0.942	0.715	0.717
AUC	0.987	0.943	0.908

Table 5.- AUC and Nagelkerke R² results.

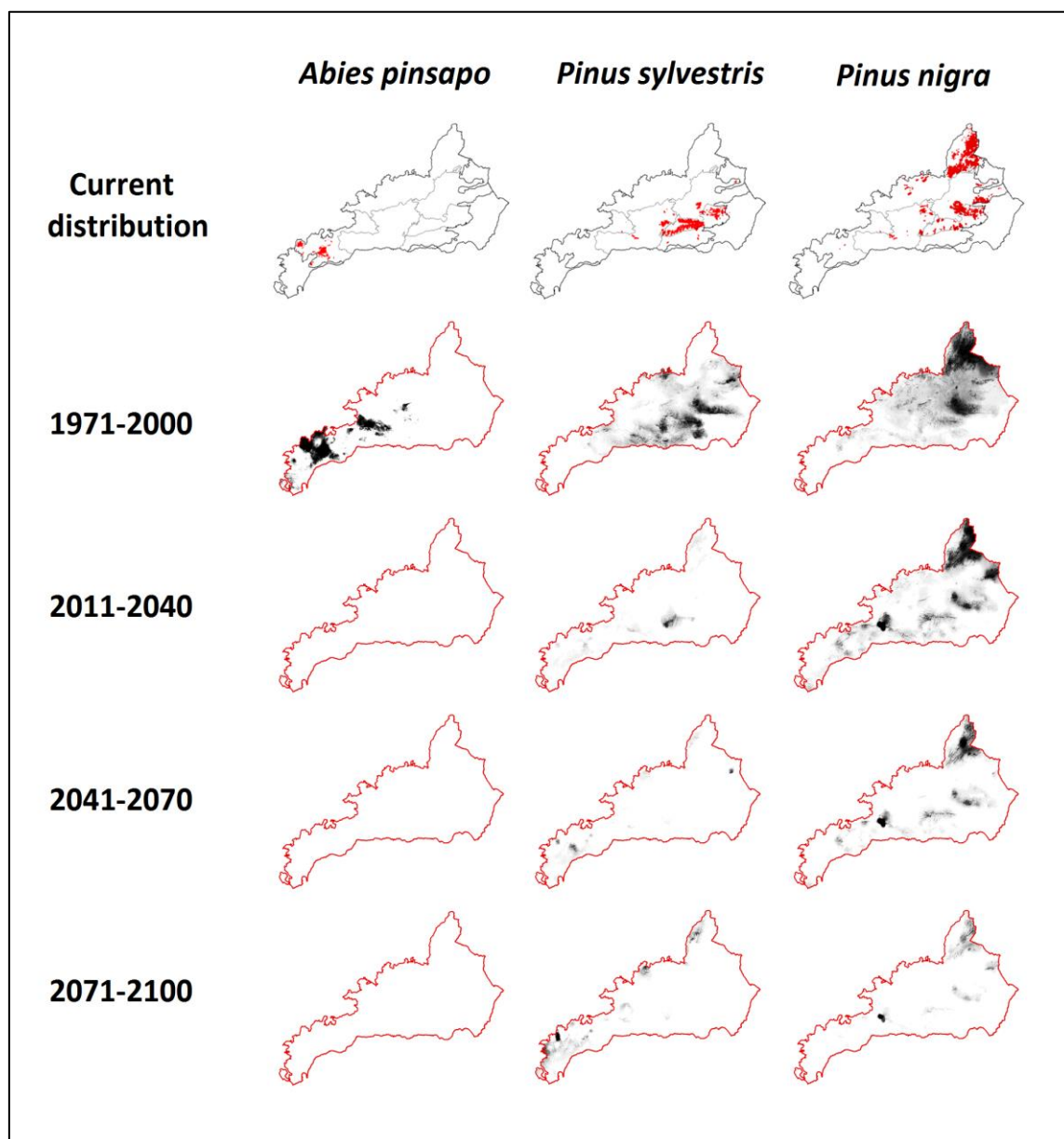


Figure 4.- Current and potential distribution for the involved species in the four studied periods.

References

- Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Attorre, F., Alfo, M., De Sanctis, M., Francesconi, F., Valenti, R., Vitale, M., Bruno, F., 2011. Evaluating the effects of climate change on tree species abundance and distribution in the Italian peninsula. *Applied Vegetation Science* 14(2): 242–255.
- Aussenac, G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59(8): 823–832.
- Costa Tenorio, M., Morla Juaristi, C., Sainz Ollero, H. (eds), 2005. *Los Bosques Ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Feliciísimo, A. M., Francés, E., Fernández, J.M., González-Díez, A., Varas, J., 2002. Modeling the potential distribution of forests with a GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 68(5): 455–461.
- García López, J.M., Allué Camacho, C., 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems* 19(3): 329–339.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Hidalgo, P.J., Marin, J.M., Quijada, J., Moreira, J.M., 2008. A spatial distribution model of cork oak (*Quercus suber*) in southwestern Spain: A suitable tool for reforestation. *Forest Ecology and Management* 255(1): 25–34.
- Linares, J.C., Delgado-Huertas, A., Carreira, J.A., 2011. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo*-*Pinus halepensis* forest. *Climatic change* 105(1–2): 67–90.
- Mellert, K.H., Fensterer, V., Küchenhoff, H., Reger, B., Kölling, C., Klemmt, H.J., Ewald, J., 2011. Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps. *Journal of Vegetation Science* 22(4): 635–646.
- Olden, J.D., Jackson, D.A., Peres-Neto, P.P., 2002. Predictive models of fish species distributions: a note on proper validation and chance predictions. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 329–336.

Ruiz-Labourdette, D., Fe Schmitz, M., Pineda, F.D., 2013. Changes in tree species composition in Mediterranean mountains under climate change: Indicators for conservation planning. *Ecological Indicators* 24: 310-323.

Ruiz-Labourdette, D., Nogues-Bravo, D., Ollero, H.S., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography* 39(1): 162-176.

Soja, A.J., Tchebakova, N.M., French, N.H.F., Flannigan, M.D., Shugart, H.H., Stocks, B.J., Sukhinin, A.I., Parfenova, E. I., Chapin, F. S., III Stackhouse, P.W., Jr. 2007. Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change* 56(3-4): 274-296.

