

Integración de datos de inventario y modelos de hábitat para predecir la regeneración de especies leñosas mediterráneas en repoblaciones forestales

R. M. Navarro-Cerrillo ^{1*}, I. Clavero, ¹; A. Lorenzo Vidaña¹, J. L. Quero¹, J. Duque-Lazo¹

(1) Departamento de Ingeniería Forestal, Grupo de Evaluación y Restauración de Sistemas Agrícolas y Forestales-Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y de Montes, Universidad de Córdoba, Ed. Leonardo da Vinci, Campus de Rabanales 14071, Córdoba, España.

* Autor de correspondencia: R.M. Navarro-Cerrillo [rmnavarro@uco.es].

> Recibido el 13 de abril de 2016 - Aceptado el 23 de agosto de 2016

Navarro-Cerrillo, R. M., Clavero, I., Lorenzo Vidaña, A., Quero J. L., Duque-Lazo J. 2016. Integración de datos de inventario y modelos de hábitat para predecir la regeneración de especies leñosas mediterráneas en repoblaciones forestales. *Ecosistemas* 25(3): 6-21. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.02

¿Podemos modelar el área potencial de la regeneración natural de las especies leñosas mediterráneas en las repoblaciones forestales utilizando modelos de distribución de especies? En este trabajo, se utilizaron datos del inventario forestal del Parque Natural Sierra de Baza, combinados con variables ambientales (climáticas y topográficas) y dasométricas, para determinar qué factores influyen en la regeneración de siete especies forestales (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Quercus ilex*, *Crataegus monogyna* y *Acer opalus*). La modelización del área potencial de la regeneración de cada especie se hizo usando MaxEnt en un escenario climático actual, y dos escenarios futuros. La combinación tanto de variables dasométricas como climáticas fue destacada para predecir la regeneración de las especies de *Pinus* sp., *A. opalus* subsp. *granatense* y *C. monogyna*, mientras que la regeneración de *Q. ilex* estuvo más relacionada con predictores climáticos. En los escenarios futuros de cambio climático, *P. halepensis* tendería a aumentar significativamente su área óptima de regeneración, y el resto de las especies muestran un descenso moderado (25%) para el periodo 2000-2050. Estos resultados muestran que los modelos de distribución de especies pueden ser una herramienta útil para alcanzar una mayor naturalización de las repoblaciones forestales mediante la identificación de áreas climáticas óptimas futuras. Además, demuestran el potencial de los datos de inventarios forestales para monitorear los cambios en la regeneración y priorizar las actuaciones de restauración para facilitar la regeneración.

Palabras clave: Gradiente ambiental; nicho de regeneración; modelo de distribución de especies; MaxEnt; montañas mediterráneas.

Navarro-Cerrillo, R. M., Clavero, I., Lorenzo Vidaña, A., Quero J. L., Duque-Lazo J. 2016. Forest Inventories and habitat models to predict regeneration of Mediterranean woody species in forest plantations. *Ecosistemas* 25(3): 6-21. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.02

Can we model the potential habitat of natural regeneration of Mediterranean woody species in forest plantations using distribution models? In this paper, dasometric variables from a forest inventory of Sierra de Baza Natural Park, combined with environmental variables (climatic, topographic) and biotic variables were analyzed to assess which factors influence the regeneration of seven woody species (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Quercus ilex*, *Crataegus monogyna* and *Acer opalus*). Modeling potential habitat for regeneration was done using Maxent in the current climate, and two future climate scenarios. The combination of biotic and climatic variables was important to predict regeneration of *Pinus* species, *A. opalus* subsp. *granatense* and *C. monogyna*, while the regeneration of *Q. ilex* was more related to climate predictors. In future climate change scenarios, *P. halepensis* optimum regeneration habitat could increase significantly, whereas the remaining species tend to moderate decreases (25%) for the period 2000-2050. Our results highlight the importance of species distribution models as a useful tool for achieving greater naturalization of forest plantations by identifying areas of future climatic optimum distribution. We further demonstrate the potential of forest inventory data to monitor changes in regeneration and prioritize restoration actions to facilitate regeneration.

Key words: Environmental gradient; spatial analysis; regeneration niche; species distribution models; Maxent; Mediterranean mountains.

Introducción

Durante la segunda mitad del siglo XX, gran parte de la alta montaña mediterránea fue objeto de importantes labores de repoblación, cuyo objetivo preferente fue la protección de cuencas hidrográficas y la lucha contra la erosión (Mendoza y Olmo 1992; Madrigal, 1998). Estas plantaciones se llevaron a cabo principalmente con especies del género *Pinus* que cumplieron su función

protectora, y favorecieron la restauración de muchos espacios forestales (Ruiz-Benito et al. 2012; Navarro-Cerrillo et al. 2013). Sin embargo, muchas de ellas no contaron con posteriores tratamientos selvícolas que regularan su espesura, y adecuaron el estado de las masas, conduciendo, en muchos casos, a un estancamiento selvícola y a una pérdida de multifuncionalidad, de hecho se continúa evaluando hasta qué grado las plantaciones son sistemas naturalizados y las diferencias con éstas masas

(Gómez-Aparicio et al. 2009; Moreno-Gutiérrez et al. 2015; Zamora et al. 2015).

La silvicultura y la ordenación forestal han desarrollado alternativas de gestión para que estas plantaciones puedan contribuir a la transformación de paisajes hacia sistemas forestales de mayor diversidad (Urbieta et al. 2011; González-Moreno et al. 2014). De hecho, algunos trabajos recientes que utilizaron datos procedentes de inventarios forestales han mostrado que la adecuada gestión de las plantaciones mejora la biodiversidad, así como las funciones y los servicios ecosistémicos (Asensio et al. 2005). Se han propuesto diferentes métodos de gestión para promover la biodiversidad forestal en las plantaciones, tales como la regeneración natural de especies acompañantes a través de programas de claras o las plantaciones de enriquecimiento (Ruiz de la Torre 1990). Mosser (2006) considera que la regeneración natural es la mejor alternativa para la naturalización de las plantaciones forestales. Sin embargo, la regeneración natural en plantaciones de coníferas depende de muchos factores, tanto abióticos (disponibilidad de luz determinada por el marco de plantación inicial, el microclima y las condiciones edáficas, Gómez-Aparicio et al. 2009), como bióticos (fuentes de propágulos, agentes de dispersión de semillas, competencia, González-Moreno et al. 2014). Los problemas más comunes en las plantaciones son la falta de árboles semilleros de especies propias de estados de madurez más elevados (Ruiz de la Torre 1990), y la baja disponibilidad de luz debido a la alta densidad del dosel (Urbieta et al. 2011).

Los inventarios forestales en las ordenaciones de montes suelen ofrecer poca información sobre el regenerado (brinzales y chirpiales), así como sobre los individuos juveniles (normalmente dbh ≤ 7.5 cm), lo que hace difícil predecir el patrón espacial de la regeneración (Carpenter 1973). Con el fin de cubrir esta limitación, se han utilizados mapas de ocurrencia de especies obtenidos a partir de inventarios forestales más detallados, o bien modelos predictivos basados en la integración de coberturas de información ambiental analizadas en sistemas de información geográfica (Lyet et al. 2013). En los últimos años se han propuesto muchos modelos de predicción de hábitat o modelos de distribución de especies (MDE) (Thuiller et al. 2008). Los MDE tienen varias aplicaciones en ecología y conservación, y se han utilizado con éxito para predecir la restauración de hábitats críticos (Franklin 2010), los cambios de distribución de especies debidos al cambio climático (Matsui et al. 2009), la fragmentación de hábitats (Thuiller et al. 2004) y la distribución de especies singulares y amenazadas (Parolo et al. 2008; Benito-Garzón et al. 2013). Además, los MDE pueden incorporar datos poblacionales (por ejemplo, la densidad del regenerado), como pueden ser derivadas de inventarios forestales para predecir los procesos de naturalización de las masas artificiales favoreciendo dichos procesos a partir de los hábitats potenciales de las especies de interés restaurador. La cartografía derivada de aplicar los MDE al estudio de los procesos de regeneración de especies forestales puede ser ayudada a definir el grado de conservación y la futura planificación de posibles actividades silvícolas que mejoren su dinámica natural (Franklin 2010).

La disponibilidad actual de información ambiental en formato ráster o vectorial, el acceso a datos de inventario forestales espacialmente explícitos (densidad, área basimétrica, regeneración, etc.), y el aumento de la capacidad de computación, permite mejorar la precisión de los modelos de predicción de hábitats. Esto permite elaborar mapas de regeneración de especies vegetales con un alto nivel de confianza estadística, para identificar áreas adecuadas para la reintroducción de especies forestales clave (Moran-Ordóñez et al. 2011), así como para desarrollar medidas silvícolas eficaces de cara a la regeneración natural. Los MDE pueden parametrizarse con factores bióticos (características del dosel, presencia de dispersores, etc.) y abióticos (variables climáticas, características edáficas, etc.) que se relacionen directamente con los procesos de regeneración, a través de bases de datos espacialmente explícitos en Sistemas de Información Geográfica. La información obtenida puede ayudar a responder preguntas del tipo

cómo y por qué se distribuye espacialmente la regeneración, qué factores limitan la dinámica de sus áreas de distribución, o cómo responden tanto a las perturbaciones antrópicas como a los cambios ambientales globales. En este contexto, los MDE pueden usarse como una herramienta silvícola (Guisan et al. 2007; Matsui et al. 2009), que aporte un nuevo enfoque en las labores de restauración propias de la gestión forestal.

MaxEnt es un MDE probado con éxito en la predicción de la distribución potencial de especies en una variada gama de escenarios ecológicos (Navarro-Cerrillo, et al. 2011, Duque-Lazo, et al. 2016). Además, su relativa sencillez y su aplicación para un amplio rango de preguntas en Ecología ha sido comprobada (Elith et al. 2011; Navarro-Cerrillo et al. 2011), tanto cuando se usa como único modelo o bien de forma integrada con otros MDE como Bioclim, GARP, GAM y GLM. Sin embargo, son pocos los estudios donde se usan MDE para predecir la dinámica de la regeneración (Nagaraju et al. 2013), sin que se hayan encontrado referencias a su aplicación a partir de inventarios forestales como base para sus predicciones.

El objetivo de este trabajo fue evaluar si se puede predecir la distribución espacial de la regeneración de especies forestales a partir de datos obtenidos en inventarios forestales, como un método eficaz y fiable para orientar la silvicultura de masas artificiales para favorecer su naturalización. Los objetivos específicos de este estudio fueron los siguientes: (1) ¿Cuál es la distribución espacial de la regeneración de las principales especies forestales (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Quercus ilex*, *Crataegus monogyna* y *Acer opalus* subsp. *granatense*) en las repoblaciones de *Pinus* sp. del Parque Natural de Baza? (2) ¿Qué atributos forestales (i.e., variables de inventario) y variables ambientales definen el nicho de regeneración de estas especies arbóreas y arbustivas? (3) ¿Cómo puede influir el cambio climático en los patrones de distribución del regenerado? Para responder estas preguntas, primero desarrollamos modelos predictivos de distribución del regenerado para cada una de las especies arbóreas y arbustivas seleccionadas, y posteriormente se evaluó la precisión y sensibilidad de estos modelos. Finalmente, se discute la importancia de los factores ambientales y dasométricos más relevantes, y su implicación en la gestión de este tipo de masas artificiales.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio incluye las plantaciones forestales de *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster* y *P. halepensis* en la Sierra de Baza (Baza de aquí en adelante, 37° 13' N, 2° 32' W, altitud entre los 845 y los 2269 msnm.; y una superficie de 53 649.48 ha) (Fig. 1). El clima es mediterráneo semi-árido con una precipitación anual de 350 mm (periodo 1950-2009). La temperatura media anual estimada a los 1000 m de altitud es de 13.4°C (REDIAM, <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/web/rediam/>). Los suelos dominantes son cambisoles y regosoles con una topografía caracterizada por sus elevadas pendientes (>35) (Lucdeme 2004).

Datos de inventario

Se han utilizado los datos procedentes de un total de 6 354 parcelas (malla de muestreo de 500 x 500 m) de pinar de repoblación (circulares de 15 m de radio) obtenidas del inventario de campo realizado en el proyecto de Ordenación de los Montes Públicos del Parque Natural Sierra de Baza por Estudio 94 S.L. para la Consejería de Medio Ambiente de Andalucía en Agosto de 2007. Las parcelas fueron georreferenciadas usando un GPSmap® 60CSx de 5-10 metros de precisión, e incluían información sobre las variables dasométricas de las especies principales (diámetro normal; altura, área basimétrica y densidad), así como sobre el regenerado (número de individuos por ha de diámetro normal menor de 2.5 cm para las especies leñosas principales). Las especies seleccionadas para el trabajo fueron *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Quercus ilex*, *Crataegus monogyna* y *Acer opalus* subsp. *granatense*. Cada

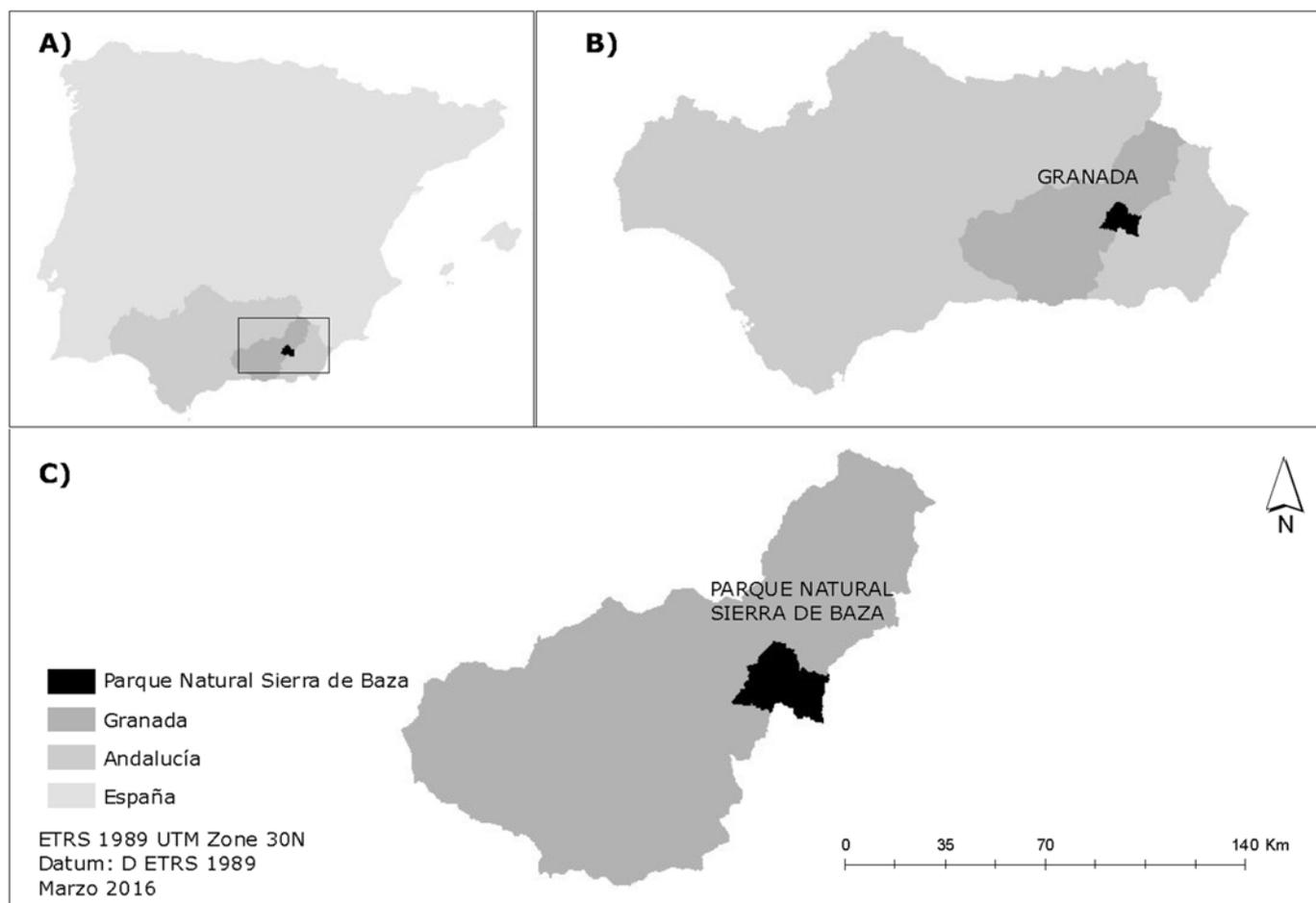


Figura 1. Localización de la zona de estudio: Parque Natural Sierra de Baza, en la provincia de Granada (España).

Figure 1. Study area location, P.N: Sierra de Baza, in the province of Granada (Spain).

una de las variables de inventario fue convertida en datos espaciales (ráster). Las variables dasométricas de la especie principal y el regenerado fueron extrapolados para la totalidad del área de estudio mediante el método de interpolación basado en la hipótesis de la variable regionalizada (kriging) y proyectadas a WGS 84 con una resolución de 40 metros de píxel e integradas en un sistema de información geográfica (Quantum GIS 2015).

Ensamblaje de los datos

A partir de la información de inventario y los datos disponibles en la Red de Información ambiental de Andalucía (REDIAM, <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/web/rdiam/>) se seleccionaron un total de 16 variables ambientales (climáticas y topográficas) y dasométricas (ver **Tabla A1**). La reducción de variables se realizó mediante la eliminación de las variables de elevada colinearidad mediante el Índice de Inflación de la Varianza (VIF), y se eliminaron aquellas con $VIF > 10$ (Quinn y Keough 2002). La importancia de cada variable se estimó utilizando un criterio de selección combinando *Random Forest* (RF) y AUC (Calle et al. 2010). Este criterio de selección se basa en cuatro pasos principales: 1) Se construye un modelo con RF con todas las variables disponibles que le asigna una importancia a cada variable, este proceso es iterativo hasta que queda una variable. 2) El valor de AUC es calculado para cada modelo generado. 3) El número óptimo de variables es aquel que maximiza el valor de AUC para el modelo RF. 4) Por último, dado que el valor calculado de AUC no corresponde con el valor exacto de la precisión del modelo, pues fue obtenido utilizando el mismo conjunto de datos que los usados en la parametrización (lo que tiende a sobrevalorar el valor de AUC), se aplica una validación cruzada (Calle et al. 2010). La relación final incluyó un total de 6 variables con una resolución espacial de 40 x 40 m como predictores para los modelos de regeneración

de las especies elegidas: tres climáticas para el periodo 1960-2000 (precipitación-PA; temperatura media máxima estival-TMXV, temperatura media mínima de invierno-TMNI), y tres variables dasométricas de la especie principal (densidad-NP, diámetro medio cuadrático-DMC, i.e. diámetro correspondiente al árbol de área basal media; y área basimétrica-AB). Estas 6 variables se utilizaron para la predicción de la regeneración natural de *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis* y *Quercus ilex*. En cambio para las especies *C. monogyna* y *A. opalus* subsp. *granatense* al no formar masas continuas como especie principal dentro del P.N. Sierra de Baza se utilizaron las variables dasométricas totales para toda el área de estudio, es decir considerando todos los pies mayores para cada punto de interpolación para todas las especies presentes..

Escenarios de cambio climático

Las variables climáticas seleccionadas fueron usadas bajo los escenarios de cambio climático del Centro Canadiense para el Análisis y Modelización climática (<http://www.cccma.ec.gc.ca/diagnostics/cgcm2/cgcm2.shtml>), en concreto la segunda generación del modelo climático global acoplado atmósfera-océano (CGCM2). Los datos proceden de la información disponible en la REDIAM para los periodos 2000-2050 y 2050-2090. Los escenarios fueron el A2 (+4.4°C), el escenario más restrictivo, y B2 (+2.3°C), el más favorable. En las proyecciones futuras se mantuvieron invariantes la altitud y las variables dasométricas actuales.

Parametrización y validación del modelo de distribución de especies

El modelo de distribución del regenerado utilizado en este trabajo fue el algoritmo MaxEnt 3.3.3.k (*Maximum entropy modeling of species geographic distributions*) (Phillips 2006; <https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). MaxEnt es un software que modela la

distribución geográfica de las especies ajustando los datos de presencia de una especie, que va modificando hasta una distribución de máxima entropía. El modelo se basa en ajustar los parámetros de la distribución final, y utiliza un conjunto de localidades (puntos) de presencia y coberturas geográficas (parámetros ambientales) que pueden, potencialmente, limitar la capacidad de existencia de la especie. En este trabajo se utilizó el software MaxEnt versión 3.3.3.k (Phillips et al. 2006) para definir los límites del nicho ecológico del regenerado a partir de los datos de la presencia actual del regenerado, y de las variables ambientales seleccionadas (Phillips y Dubik 2008). Se generó una estimación de la probabilidad de abundancia para cada especie que varió entre 0 (es decir, ausencia de la especie) y 1 (es decir, máxima abundancia de regenerado de dicha especie), donde 0 es la más baja y 1 la más alta.

Los modelos de distribución de la regeneración se evaluaron mediante el área (AUC, *Area Under the Curve*) bajo la curva ROC (Característica Operativa del Receptor, Franklin 2010). La curva ROC representa la sensibilidad en función de los falsos positivos y es un parámetro que evalúa la bondad de la prueba (valores entre 1 -prueba perfecta- y 0.5 -prueba inútil-). Esta área puede interpretarse como la probabilidad de que una determinada zona sea clasificada correctamente como de presencia o de ausencia. La bondad de los modelos obtenidos fue realizada siguiendo el criterio propuesto por Thuiller et al. (2005), como pobre $AUC < 0.8$, satisfactorio $0.8 \leq AUC < 0.9$, bueno $0.9 \leq AUC < 0.95$ y muy bueno $0.95 \leq AUC < 1.0$.

Los modelos parametrizados para cada especie generan mapas de la probabilidad acumulada con valores comprendidos entre 0 y 1, a partir de los cuales se seleccionaron umbrales para distinguir la distribución potencial de la regeneración de las especies arbóreas, permitiendo así la validación e interpretación visual de las predicciones del modelo (Allouche et al. 2006). Estos umbrales de área potencial de distribución de la regeneración se basaron en un umbral logístico de percentil 10, tomando como probabilidad óptima el valor de 0,7 del percentil 10, alta (0,50 a 0,69), y baja (0 a 0,49) (Jiménez-Valverde y Lobo 2007).

El conjunto de variables utilizado para la parametrización de los modelos estuvo formado por tres variables climáticas: precipitación anual (PA), temperatura media mínima de invierno (TMNI) y temperatura media máxima de verano (TMXV); y las tres dasométricas: área basimétrica (AB), diámetro medio cuadrático (DMC) y número de pies (NP). Para las proyecciones de cambio climático se modificaron las variables climáticas para los periodos 2000-2050 y 2050-2090, mientras que las variables dasométricas se consideraron constantes.

Resultados

Variables abióticas y bióticas determinantes de la regeneración

La prueba de calibración del modelo para la regeneración de las especies estudiadas generó resultados, según el criterio de Thuiller et al. (2005), muy buenos para *A. opalus* subsp. *granatense* ($AUC=0.97$); satisfactorios para *P. sylvestris* ($AUC=0.82$), *P. halepensis* ($AUC=0.80$) y *Quercus ilex* ($AUC=0.81$); y resultados pobres para *C. monogyna* ($AUC=0.75$), *P. pinaster* ($AUC=0.77$) y *P. nigra* ($AUC=0.78$). Los resultados de la selección de variables mostraron que las variables bióticas contribuyeron más que las variables climáticas para predecir el regenerado de *P. sylvestris*, *P. pinaster* y *P. nigra* y *C. monogyna*, mientras que para *P. halepensis* y *Q. ilex* y *A. opalus* fue al contrario (Tabla 1).

En el caso de las especies de *Pinus*, las variables de mayor poder predictivo fueron: la densidad (NP), el diámetro medio cuadrático (DMC) y la precipitación anual (PA) para *P. sylvestris*, la NP, la temperatura máxima de verano (TMXV) y el área basimétrica (AB) para *P. nigra*; el AB, la NP, el DMC y la TMXV para *P. pinaster*; y la PA, el DMC, la NP y la temperatura mínima de invierno (TMNI) para *P. halepensis* (Tabla 1). La distribución del hábitat de regeneración de *Q. ilex* parece estar más relacionada con los predictores climáticos (PA, TMXV y TMNI) que con las variables dasométricas (Tabla 1). Las otras frondosas, *A. opalus* y *C. monogyna*, presentan hábitats de distribución del regenerado relacionados principalmente con la PA y la NP, seguidos del DMC (de las especies principales del dosel), y de las temperaturas (TMNI y TMXV) (Tabla 1). Las variables precipitación de verano (PV), TMXI, TMNV y la altitud (ELEV) no fueron seleccionadas para predecir la distribución del regenerado de ninguna de las especies estudiadas, lo que sugiere la poca influencia de estos valores climáticos en la regeneración de las especies estudiadas (Tabla 1).

Hábitats potenciales para la regeneración de las especies forestales

La distribución espacial, tanto potencial como futura de las especies estudiadas: *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Quercus ilex*, *Crataegus monogyna* y *Acer opalus* subsp. *granatense* está representada en la Figura 2 y en las Figuras A1-A7 del Apéndice.

El área óptima (probabilidad mayor de 0,70) para la regeneración de alguna las especies seleccionadas en Baza fue de 36 010 ha (Tabla 2a). La comparación de la cartografía de distribución actual de las especies y de los modelos de predicción del regenerado

Tabla 1. Clasificación por importancia de las variables predictoras de la distribución del regenerado de especies forestales en la Sierra de Baza (Granada).
Table 1. Ranking of the predictors for the distribution of forest regeneration in Sierra de Baza (Granada).

Rank	<i>Acer opalus</i>				<i>Crataegus monogyna</i>				<i>Pinus halepensis</i>				<i>Pinus nigra</i>				<i>Pinus sylvestris</i>				<i>Pinus pinaster</i>				<i>Quercus ilex</i>			
	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.	Var.	Imp.	(P)	Resp.
1	PA	63.71	1.00	(+)	NP	86.02	1.00	(-)	PA	69.09	1.00	(+)	NP	70.55	1.00	(-)	AB	61.83	1.00	(-)	DMC	59.85	1.00	(-)	TMXV	61.64	1.00	(λ)
2	NP	63.49	0.80	(-)	PA	81.09	1.00	(+)	DMC	60.40	1.00	(+)	TMXV	68.84	0.99	(=)	NP	57.86	0.99	(=)	NP	54.76	1.00	(-)	TMNI	57.88	1.00	(+)
3	DMC	53.13	0.79	(+)	DMC	75.34	0.90	(-)	NP	57.88	0.95	(=)	AB	68.83	1.00	(-)	PA	57.57	1.00	(λ)	PA	54.69	0.98	(+)	DMC	54.87	1.00	(+)
4	TMXV	46.39	0.71	(-)	TMNI	70.99	0.97	(+)	TMNI	57.46	0.91	(-)	TMNI	67.86	0.87	(=)	DMC	51.86	0.91	(-)					PA	44.62	0.99	(λ)
5	TMNI	43.15	0.72	(λ)	TMXV	69.85	0.73	(=)					PA	67.75	0.99	(+)	TMXV	51.00	0.95	(λ)					AB	41.28	0.94	(=)
6													DMC	62.16	0.86	(+)									NP	40.08	0.93	(-)

Var.: variables; Imp.: Importancia; (P): Probabilidad; Resp.: Respuesta: (+) La probabilidad de regenerado aumenta con el aumento de las variables; (-) La probabilidad de regenerado disminuye con la variables; (=) La probabilidad de regenerado es similar para todo el rango de la variable; y (λ) La probabilidad de regenerado presenta un intervalo óptimo. Las variables predictoras incluidas fueron: AB: Área Basimétrica; DMC: Diámetro Medio Cuadrático; NP: Número de Pies; PA: Precipitación Anual; TMXV: Temperatura Máxima Verano; TMNI: Temperatura Mínima Invierno.

muestra que los hábitats potenciales óptimos se encuentran principalmente bajo plantaciones artificiales de *Pinus*, y las áreas con baja idoneidad de hábitat corresponden a zonas con escasa cobertura arbórea, pastos y suelos desnudos.

Las superficies con potencial óptimo para el regenerado de *P. nigra*, fue del 7.88% de la superficie total, 7.50% para *P. sylvestris*, 6.46% para *P. pinaster*, y 5.49% para *P. halepensis* (Tabla 2a). En el caso de las frondosas, la superficie óptima para el regenerado de *Q. ilex* fue del 39.79% de la superficie total, 12.28% para *C. monogyna* y 5.29% para *A. opalus*. La distribución de *Q. ilex* y *C. monogyna* se corresponden con la distribución de las repoblaciones artificiales de *Pinus*; sin embargo, las áreas de *A. opalus* pueden ser interpretadas por factores climáticos (precipitación) (Fig. 2; Tabla 1).

En los escenarios de cambio climático estudiados (Tabla 2b) destacan los cambios que experimenta el área óptima para el regenerado de *P. halepensis*, que aumenta significativamente (ca. 300%) para el periodo 2000-2050, con un pequeño descenso posterior (ca. 282%) para el periodo 2050-2090. El resto de las especies estudiadas de *Pinus* muestran un descenso moderado del área total óptima de regeneración para el periodo 2000-2050, salvo *P. pinaster*, que apenas se modifica para el periodo posterior (2050-2090). Sólo *Q. ilex* experimenta un leve aumento del área óptima de regeneración para el periodo 2050-2090 respecto al periodo anterior, donde sufre una reducción del 50%. En el caso de *C. monogyna* y *A. opalus* la reducción del área potencial es muy acentuada (<75% para el periodo 2050-2090).

Discusión

En este trabajo se ha elaborado una cartografía de predicción de los hábitats del regenerado de las principales especies arbóreas y arbustivas (*P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *Q. ilex*, *C. monogyna* y *A. opalus* subsp. *granatense*) presentes en el Parque Natural de Sierra de Baza, a partir de variables dasométricas obtenidas de un inventario forestal y un conjunto de variables ambientales usando el MDE MaxEnt. Los modelos obtenidos han mostrado una capacidad predictiva satisfactoria de la regeneración (AUC > 0.8) a lo largo de un gradiente ambiental muy marcado. Los modelos de distribución potencial de *P. nigra* y *Q. ilex* tuvieron una menor valor de AUC en comparación con los modelos del resto de las especies, lo que sugiere que los modelos de distribución de esas especies presentan limitaciones predictivas para las variables ambientales y dasométricas utilizadas. Los modelos de distribución

potencial de *C. monogyna*, *P. nigra* y *P. pinaster* tuvieron una menor significación estadística en comparación con los modelos del resto de las especies, lo que sugiere que la distribución del regenerado de estas especies se ve más afectada por las variables ambientales y dasométricas incluidas en los modelos de distribución de esas especies.

Las variables climáticas y dasométricas seleccionadas fueron las variables predictoras clave para la elaboración de los modelos de regeneración para todas las especies. En el caso del regenerado de las especies de *Pinus* fueron el diámetro, la densidad de la especie dominante (*Pinus* sp.), y la precipitación anual. Las dos primeras variables pueden estar relacionadas con el temperamento de luz de estas especies, cuyo regenerado se ve favorecido por densidades bajas del dosel (Ruiz de la Torre 2005). La regeneración de *Q. ilex* estuvo más relacionada con predictores climáticos, en particular la temperatura, lo cual podría deberse a que en la zona de estudio no es una especie dominante. Por último la regeneración de *A. opalus* y *C. monogyna* estuvo más relacionada con la precipitación anual, y la densidad de *Pinus* en el dosel dominante. De hecho, los mapas de distribución de la regeneración a partir de variables climáticas y dasométricas son más fáciles de interpretar en términos ecológicos. Los patrones del clima a meso-escala son importantes cuando se intenta modelar rangos geográficos de distribución de especies, ya que los parámetros climáticos tienen un fuerte impacto en la dispersión y el crecimiento de las plantas (Diniz-Filho y Bini 2005), siendo buenos predictores de la regeneración de especies forestales (Fisichelli et al. 2014). Esto es particularmente importante en clima mediterráneo, debido a la variación estacional e interanual con presencia de periodos de muy escasa precipitación y un exceso de radiación en áreas con escasa o nula cubierta vegetal, lo que produce una alta mortalidad del regenerado de especies forestales (Jordano et al. 2002; Marañón et al. 2004).

Por otro lado, las variables dasométricas derivadas de los inventarios también han mostrado un alto valor explicativo de la idoneidad de los hábitats para la regeneración de especies arbóreas (Vayreda et al. 2013). Variables como la densidad, el área basimétrica y el diámetro medio cuadrático han mostrado su influencia en los modelos de establecimiento del regenerado (Ruiz-Benito et al. 2012; Navarro Cerrillo et al. 2013), ya que son indicadores de ambientes favorables para la regeneración, en las fases de establecimiento y crecimiento inicial, donde la disponibilidad de agua y las condiciones favorables de radiación son fundamentales (Walck et al. 2011; Carnicer et al. 2014). Aunque el aumento de densidad y/o

Tabla 2. Superficie óptima para la regeneración de especies forestales en la Sierra de Baza (A en ha y B en %) por especie, año y escenario de cambio climático. Los escenarios de cambio climático corresponden al escenario A2, el escenario más restrictivo y al B2, el más favorable, del modelo climático global acoplado (CGCM2) para los periodos 2000-2050 y 2050-2090.

Table 2. Optimal forest regeneration area in Sierra de Baza (A in ha and B in %) by species, year and climate change scenario. The climate change scenarios are the A2, the most restrictive and B2, the most favorable according to the Coupled Global Climate Model (CGCM2) for the periods 2000-2050 and 2050-2090.

Escenario	Período	A. granatense	C. monogyna	P. halepensis	P. nigra	P. pinaster	P. sylvestris	Q. ilex
Actual	1950-2000	2839	6589	2944	4232	3465	4022	21348
A2	2000-2050	167	495	8696	3469	1055	3206	10895
B2	2000-2050	0	449	12490	3217	894	3099	9586
A2	2050-2090	0	399	8804	3209	863	3099	11836
B2	2050-2090	33	416	8306	3280	977	3098	10828

Escenario	Año	A. granatense	C. monogyna	P. halepensis	P. nigra	P. pinaster	P. sylvestris	Q. ilex
Actual	1950-2000	100	100	100	100	100	100	100
A2	2000-2050	6	8	295	82	30	80	51
B2	2000-2050	0	7	424	76	26	77	45
A2	2050-2090	0	6	299	76	25	77	55
B2	2050-2090	1	6	282	78	28	77	51

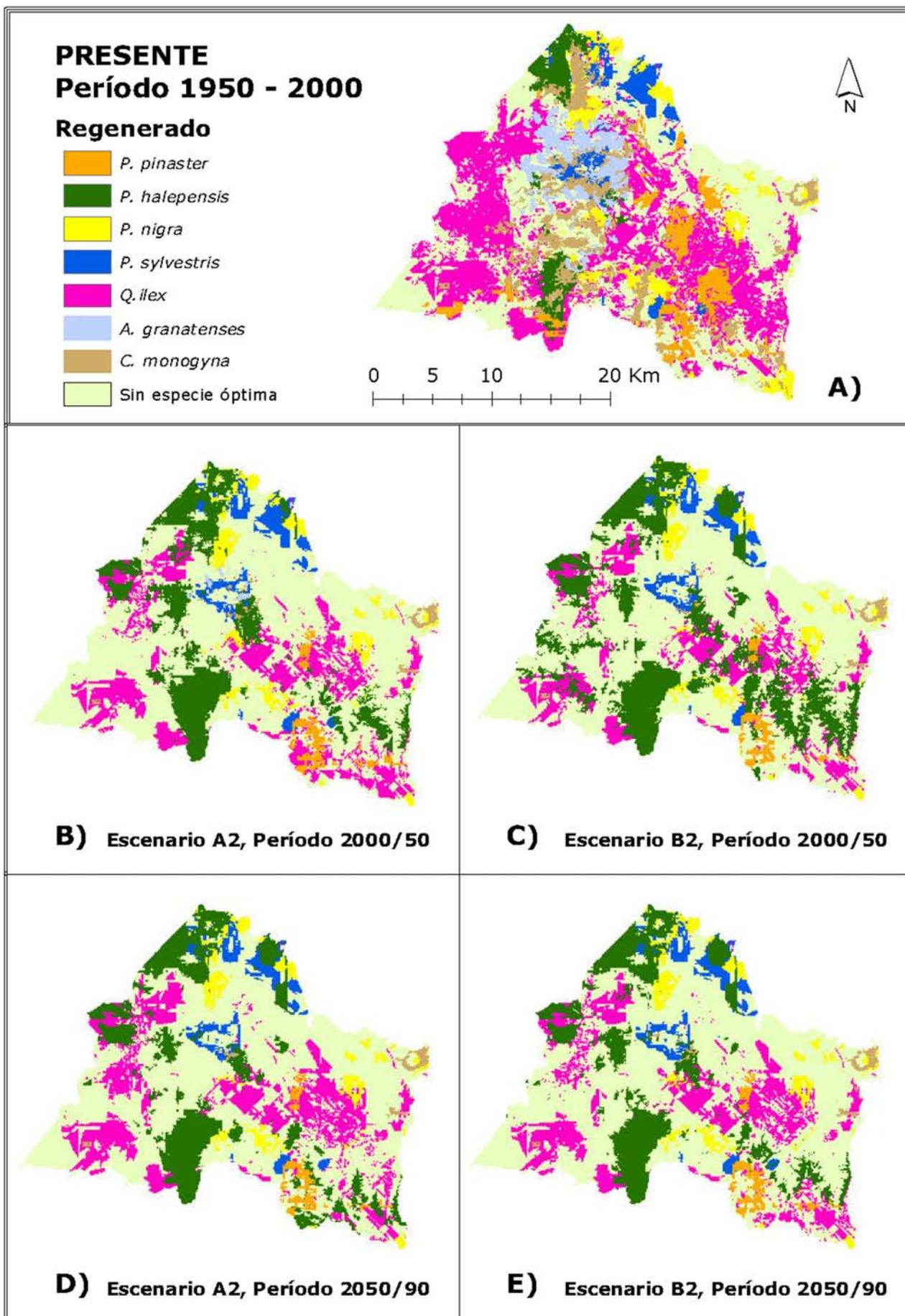


Figura 2. Áreas óptimas de regeneración de las especies estudiadas para el periodo actual y futuro considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente, B) escenario A2 (2050), C) escenario B2 (2050), D) escenario A2 (2090) y E) escenario B2 (2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura y [Figuras A1-A7](#) para la distribución de cada especie.

Figure 2. Optimal areas of habitat regeneration in Sierra de Baza for the current and the future climate change scenarios. A) Current prediction, B) scenario A2 (2050), C) scenario B2 (2050), D) scenario A2 (2090) and E) scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature and [Figures A1-A7](#) for each species distribution.

áreas basal que promueven la facilitación en el regenerando (Vayreda et al. 2013), puedan tornar a generar competencia cuando el regenerado aumente su tamaño, y la falta de luz bajo la masa artificial ya no compense el balance de C a estos juveniles, i.e., mayor respiración asociada al tamaño que asimilación (Espelta et al. 1995). Por ello es necesario acompañar con estrategias silvícolas adecuadas a las masas cuando se detecten "bancos de juveniles" bajo masas a densidades y/o áreas basales muy elevadas (Mendoza 2008).

El efecto de las variables dasométricas se refleja también a través de la variación espacial y temporal de la estructura forestal de las repoblaciones de *Pinus*. La mayor contribución de algunas de estas variables, como la densidad de *Pinus*, en los modelos de hábitats del regenerado de *Acer opalus* y *C. monogyna*, pone en evidencia el papel de la facilitación, que es crítico para el establecimiento de estas especies (Gómez-Aparicio et al. 2004; Quero et al. 2008). La cartografía derivada de los modelos de predicción reveló que la regeneración de estas especies era coherente con la distribución de los bosques de montaña en zonas mediterráneas ($\approx 1700-1900$ m s.n.m.). *Acer opalus* subsp. *granatense* se encuentra en umbrías y zonas con compensación hídrica (Gómez-Aparicio et al. 2005; Cobo 2012), ya que ésta especie arbórea es especialmente vulnerable a las sequías estacionales que ocurren en zonas desarboladas.

Este estudio se ha centrado en la distribución de la regeneración de un conjunto de especies en el Parque Natural de Sierra de Baza. Sin embargo, el rango ambiental (rango de las variables climáticas, topográficas y dasométricas utilizadas) de las especies estudiadas se extiende más allá de los límites del parque, por lo que la distribución potencial de las especies, tanto actual como futura, pueden estar infravaloradas, al considerar una pequeña parte de la distribución natural de las especies estudiadas (Franklin 2010). No obstante, en estudios orientados a la conservación y gestión de especies vegetales la inclusión de todo el rango de distribución de una especie disminuye la precisión de los modelos. La disminución de la precisión del modelo es consecuencia de que la probabilidad de ocurrencia de la especie en sus límites de distribución es menor (Kadmon et al. 2003). Además, en este trabajo se ha considerado como área óptima de distribución del regenerado para cada una de las especies aquella con una probabilidad > 0.70 (Jiménez-Valverde y Lobo 2007) por lo que sólo se han tenido en cuenta los valores centrales de la distribución.

Además de la importancia de variables bióticas en la distribución de las áreas potenciales de regeneración, es importante destacar el impacto que los escenarios futuros de cambio climático podrían tener sobre el regenerado. De acuerdo a estos resultados, destaca el incremento del área de regeneración de *Pinus halepensis*, que casi triplica la actual, algo que cabría esperar en una especie de temperamento tan resistente a el aumento de la xericidad. Otros estudios que usaron este tipo de modelos MDE (Ruiz-Benito et al. 2013), han encontrado respuestas en línea con nuestros resultados para esta especie, aunque en estos casos se predice la superficie de bosque ocupado, y no de regenerado (Benito-Garzón et al. 2008; García-Valdés et al. 2013). Por otro lado, estos estudios contrastan con nuestros resultados para el resto de las especies de *Pinus*, donde la superficie forestal de estas especies ser verá mermada según las predicciones y, por el contrario, el regenerado se mantendrá estable en el periodo 2050-2090 tras un moderado descenso en el periodo anterior. Esta desconexión ontogenética (i.e., adultos vs. regenerado) también se observa para el caso de la encina, la cual experimenta un leve aumento del área óptima de regeneración para el periodo 2050-2090 respecto al periodo anterior, donde había sufrido una reducción del 50%, y por el contrario descendiendo su superficie forestal ocupada según los MDE para la península Ibérica generados por Benito-Garzón et al. (2008). Estas desconexiones entre estadios demográficos (Schupp y Fuentes 1995; Cavender-Bares y Bazzaz 2000), pueden ser consecuencia de otros factores no considerados en los MDE, como el tamaño, la forma y la fragmentación de rodales de la fuente de semillas, su posición y la dis-

tancia con respecto al área estudiada y la presencia de dispersores potenciales (González-Moreno et al. 2011; Aspizua et al. 2012). Por último, cabe mencionar los resultados obtenidos para el arce y el majuelo, con una reducción del área potencial de regeneración muy acentuada. Estos resultados tienen cierta lógica para el arce, si consideramos que es una especie poco tolerante a la xericidad (Costa et al. 1997), pero por el contrario contrastan con la idea de que los matorrales caducifolios como el majuelo muestran una respuesta estomática menos sensible a la sequía que las especies perennifolias (Mediavilla y Escudero 2003). En un futuro escenario de cambio climático, la reducción de hábitat podría ser especialmente importante en zonas de clima continental con inviernos fríos como los que se experimentan la Sierra de Baza. En inviernos adversos las especies perennifolias, como el arce, podrían no compensar las limitaciones fotosintéticas estivales causadas por la sequía, mientras que los arbustos caducifolios, como el majuelo, serían más eficientes en el aprovechamiento fotosintético de la escasa agua disponible en verano (Valladares et al. 2008). Por tanto, el área potencial de regeneración del majuelo debería verse menos afectado que el arce, contrariamente a lo encontrado en nuestro trabajo, lo que podría indicar que otros factores podrían afectar a la regeneración de esta especie lo que concuerda con la menor significación estadística para esta especie. No obstante, habría que profundizar en las interacciones bióticas o procesos de dispersión, que no se han considerado en este estudio; así como en la parametrización de los MDE usando todo el rango de distribución de la especie.

En general, los resultados de la evaluación de los hábitats para la regeneración confirman que los MDE y su integración con datos de inventario son una herramienta útil para la evaluación de los hábitats de regeneración de especies forestales, confiriéndole un valor añadido a los inventarios forestales y ordenación de montes clásica. La conservación y restauración de especies y sus hábitats no se puede hacer independientemente de la gestión forestal de los espacios donde están presentes (Ellis y Ramankutty 2008). La cartografía del regenerado de diferentes especies, obtenida a partir de estos modelos (Fig. 2), muestra las zonas potenciales con umbrales de idoneidad altos y óptimos, que conforman un conjunto de telas en zonas perturbadas y espacios forestales cubiertos por masas artificiales que se pueden utilizar en los planes de reintroducción de especies. En el presente estudio, se ha generado una metodología para elaborar una cartografía de referencia en plantaciones de *Pinus* en zonas de montaña mediterránea tomando como ejemplo el Parque Natural de la Sierra de Baza, identificando posibles hábitats con niveles altos de probabilidad para el establecimiento de especies forestales (*Pinus* sp., *Quercus* sp., *Crataegus* sp. y *Acer* sp.), que podrían servir como hábitats para la reintroducción de estas especies y restauración de los ecosistemas asociados. La metodología que aquí se presenta se puede utilizar para cuantificar los patrones de distribución de los hábitats del regenerado de especies forestales en otras montañas mediterráneas, y puede dar un valor añadido a los datos procedentes de inventarios forestales, así como en la asignación de esfuerzos y recursos para la gestión forestal del medio natural.

Agradecimientos

El presente estudio se ha desarrollado en el marco LIFE13 ENV/ES/001384 "Development of technical guidelines for carbon sequestration and dynamization of carbon compensation in forests" y QUERCUSAT (CLG2013-40790-R). También queremos agradecer el apoyo de la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, y del Campus de Excelencia CEIA3 y la AEMET (Agencia Estatal de Meteorología). Los autores agradecen los comentarios de JJ Camarero a un primer borrador de este texto.

References

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43: 1223–1232.

- Asensio, I.A., de Toda, S.M., Millán, F.M. 2005. El estudio de la biodiversidad en el Tercer Inventario Forestal Nacional. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 19: 11-19.
- Aspizua, R., Barea-Azcón, J.M., Bonet, F.J., Pérez-Luque, A.J., Zamora, R. (eds.). 2012. *Observatorio de Cambio Global Sierra Nevada: metodologías de seguimiento*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla, España.
- 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.
- Benito - Garzón, M., Ruiz - Benito, P., Zavala, M.A. 2013. Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 22(10), 1141-1151.
- Calle, Z., Schlumpberger, B.O., Piedrahita, L., Leftin, A., Hammer, S.A., Tye, A. 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees* 24: 865-877.
- Carnicer, J., Coll, M., Pons, X., Ninyerola, M., Vayreda, J., Peñuelas, J. 2014. Large - scale recruitment limitation in Mediterranean pines: the role of *Quercus ilex* and forest successional advance as key regional drivers. *Global Ecology and Biogeography* 23(3): 371-384.
- Carpenter, P. 1973. *El inventario en la ordenación de montes*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Madrid, España.
- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F.A. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124(1), 8-18.
- Cobo, J.A. 2012. Bosques relictos de "*Pinus sylvestris* L." en la Sierra de Baza (provincia de Granada). Análisis y cartografía del estado actual de la vegetación. *Cuadernos Geográficos de la Universidad de Granada* 50: 37-62.
- Costa M., Morla C., Sainz H. (eds.) 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. GeoPlaneta, Editorial, SA. Barcelona, España.
- Diniz - Filho, J.A., Bini, L. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector - based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14(2): 177-185.
- Duque-Lazo, J., van Gils, H., Groen, T.A., Navarro-Cerrillo, R.M. 2016. Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia. *Ecological Modelling*, 320: 62-70.
- Eliith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity Distributions* 17: 43-57.
- Ellis, E.C., Ramankutty, N. 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6(8): 439-447.
- Espelta, J.M., Riba, M., Retana, J. 1995. Patterns of seedling recruitment in west-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 465-472.
- Fisichelli, N., Wright, A., Rice, K., Mau, A., Buschena, C., Reich, P.B. 2014. First - year seedlings and climate change: species - specific responses of 15 North American tree species. *Oikos* 123(11): 1331-1340.
- Franklin, J., 2010. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press, Reino Unido.
- García-Valdés, R., Zavala, M. A., Araujo, M.B., Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: Projecting climate change - induced shifts in non - equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology* 101(2), 441-453.
- 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. *Ecological applications* 19(8): 2124-2141.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M. 2005. The regeneration status of the endangered *Acer opalus* subsp. *granatense* throughout its geographical distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 121(2): 195-206.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J.A., Castro, J., Baza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14(4): 1128-1138.
- González-Moreno, P., Diez, J.M., Ibáñez, I., Font, X., Vilà, M. 2014. Plant invasions are context - dependent: multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions* 20(6): 720-731.
- Gonzalez-Moreno P., Quero J.L., Poorter, L., Bonet, F.J., Zamora, R. 2011. Is spatial structure the key to promote plant diversity in Mediterranean forest plantations? *Basic Applied Ecology* 12:251-259
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., Eliith, J., Graham, C.H., Phillips, S., Peterson, A.T. 2007. What matters for predicting spatial distributions of trees: techniques, data, or species' characteristics?. *Ecological Monographs* 4: 615-630.
- Jimenez-Valverde A., Lobo J.M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* 31: 361-369.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 11 (1).
- Kadmon, R., Farber, O., Danin, A. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications* 13: 853-867.
- LUCDEME 2004. Ministerio de Medio Ambiente, Proyecto LUCDEME (Provincia de Almería-Baza) 1986-2004. Memorias y mapas de suelos E. 1:50.000. Madrid, Spain. (http://www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/desertificacion/lucha_desertificacion/lucdeme.htm).
- Lyet, A., Thuiller, W., Cheylan, M., Besnard, A. 2013. Fine - scale regional distribution modelling of rare and threatened species: bridging GIS Tools and conservation in practice. *Diversity and Distributions*, 19(7), 651-663.
- Madrigal, A. 1998. Problemática de la ordenación de masas artificiales en España. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 6, 13-20.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Valladares, F., Verdú, M., Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Matsui, T.; Takahashi, K.; Tanaka, N.; Hijioka, Y.; Horikawa, M.; Yagihashi, T. Harasawa, H. 2009. Evaluation of habitat sustainability and vulnerability for beech (*Fagus crenata*) forests under 110 hypothetical climatic change scenarios in Japan. *Applied Vegetation Science* 12: 328-339.
- Mediavilla, S., Escudero, A. (2003). Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* 23(14), 987-996.
- Mendoza I. 2008. Regeneración de la biodiversidad de especies leñosas en un marco de degradación de hábitats mediterráneos de montaña: combinación de interacciones ecológicas y manejo humano. Tesis doctoral. Universidad de Granada, pp 229.
- Mendoza, J.G., Olmo, R.M. 1992. Acciones forestales públicas desde 1940: objetivos, criterios y resultados. *Agricultura y Sociedad* (65): 15-64.
- Morán-Ordóñez, A., Suárez-Seoane, S., Calvo, L., De Luis, E. 2011. Using predictive models as a spatially explicit support tool for managing cultural landscapes. *Applied Geography* 31(2): 839-848.
- Moreno-Gutiérrez, C., Battipaglia, G., Cherubini, P., Delgado Huertas, A., Querejeta, J.I. 2015. Pine afforestation decreases the long - term performance of understorey shrubs in a semi - arid Mediterranean ecosystem: a stable isotope approach. *Functional Ecology* 29(1): 15-25.
- Mossler, A. 2006. Recovery of native biodiversity under forest plantations. *Forest health and biodiversity news* 10 (1): 1-5.
- Nagaraju, S.K., Gudasalamani, R., Barve, N., Ghazoul, J., Narayanagowda, G., Ramanan, U. 2013. Do ecological niche model predictions reflect the adaptive landscape of species?: A test using *Myristica malabarica* Lam., an endemic tree in the Western Ghats, India. *PLoS One* 8(11), e82066.
- Navarro-Cerrillo, R.M., Guzmán-Álvarez, J.R., Clavero-Rumbao, I., Ceceiros, C. 2013. A Spatial pattern analysis of landscape changes between 1956-1999 of *Pinus halepensis* Miller plantations in Montes de Malaga State Park (Andalusia, Spain). *Applied Ecology and Environmental Research* 11(2): 293-311.
- Navarro-Cerrillo, R.M., Hernández-Bermejo, J.E., Hernández-Clemente, R. 2011. Evaluating models to assess the distribution of *Buxus balearica* in southern Spain. *Applied Vegetation Science*, 14(2): 256-267.
- Parolo, G., Rossi, G., Ferrarini, A. 2008. Toward improved species niche modelling. *Arnica montana* in the Alps as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45: 1410-1418.
- Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Pérez-Pérez, R., Aspizua, R., Lorite, J., Zamora, R. 2014. Sinfonevada: Dataset of Floristic diversity in Sierra Nevada forests (SE Spain). *PhytoKeys* (35), 1.

- Phillips, S.J. 2006. MaxEnt software for species habitat modelling, ver. 2.2.0. [Bhttp://www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/)
- Phillips, S.J., Dudík, M., 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Quantum GIS Development Team, 2015. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Quero, J.L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Maestre, F.T. 2008. Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology* 9(6): 635-644.
- Quinn, G.P., Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Ruiz-Benito, P., Benito-Garzón, M., García-Valdés, R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A. 2013. Aplicación de modelos ecológicos para el análisis de la estructura y dinámica de bosques Ibéricos en respuesta al cambio climático. En: Blanco, J.A. (ed.), *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*, pp. 77-107. Omnia Science, Barcelona, España.
- Ruiz-Benito, P., 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(11): 1092-1106.
- Ruiz de la Torre, J. 1990. *Memoria General del Mapa Forestal de España (1: 200.000)*. Ministerio de Agricultura, Madrid. España.
- Ruiz de la Torre, J. 2006. *Flora mayor*. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. España.
- Schupp, E.W., Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2(3), 267-275.
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S. 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography* 31: 353–361.
- Thuiller, W., Albert C., Araújo, M., Berry, P., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G., Paterson, J., Schurr, F., Sykes, M., Zimmermann, N. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M., Sykes, M., Prentice, I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 8245–8250.
- Urbieto, I.R., García, L.V., Zavala, M.A., Marañón, T. 2011. Mediterranean pine and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration and adult distribution?. *Journal of Vegetation Science* 22(1): 18-31.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmuth, A., Atkin, O.K. 2008. Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts?. *Annals of Botany* 102(6), 923-933.
- Vayreda, J., Gracia, M., Martínez-Vilalta, J. Retana, J. 2013. Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *Journal of Biogeography* 40: 1252-1265.
- Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K.E., Poschod, P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17(6), 2145-2161.
- Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. y Aspizua, R. (editores). 2015. *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía. 208 pp.

Apéndice

Tabla A1. Variables abióticas y bióticas (climáticas, topográficas y dasométricas) usadas en el modelo de predicción de hábitat. Datos obtenidos de la Red de Información ambiental de Andalucía (REDIAM, <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/web/rediam/>).

Table A1. Abiotic and biotic variables (climatic, topographic, physiographic and dasometric) used in the habitat prediction model. Data available on the Andalusia Environmental Information Network (REDIAM, <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/web/rediam/>)

Variable	COD	Unidades
Área basimétrica	AB	m ² /ha
Diámetro medio cuadrático	DMC	cm
Número de pies	NP	No. Pies/ha
Curvatura	CUR	
Elevación	ELEV	m
Exposición	EXP	m
Horas de sol media anual	HSA	Horas
Orientación	OR	Grados
Pendientes	PTE	Grados
Radiación solar media anual	RSA	m ² /día
Precipitación anual	PRC	mm
Precipitación de verano	PV	mm
Temperatura media máxima estival	TMXV	°C
Temperatura media máxima de invierno	TMXI	°C
Temperatura media mínima estival	TMNV	°C
Temperatura media mínima de invierno	TMI	°C

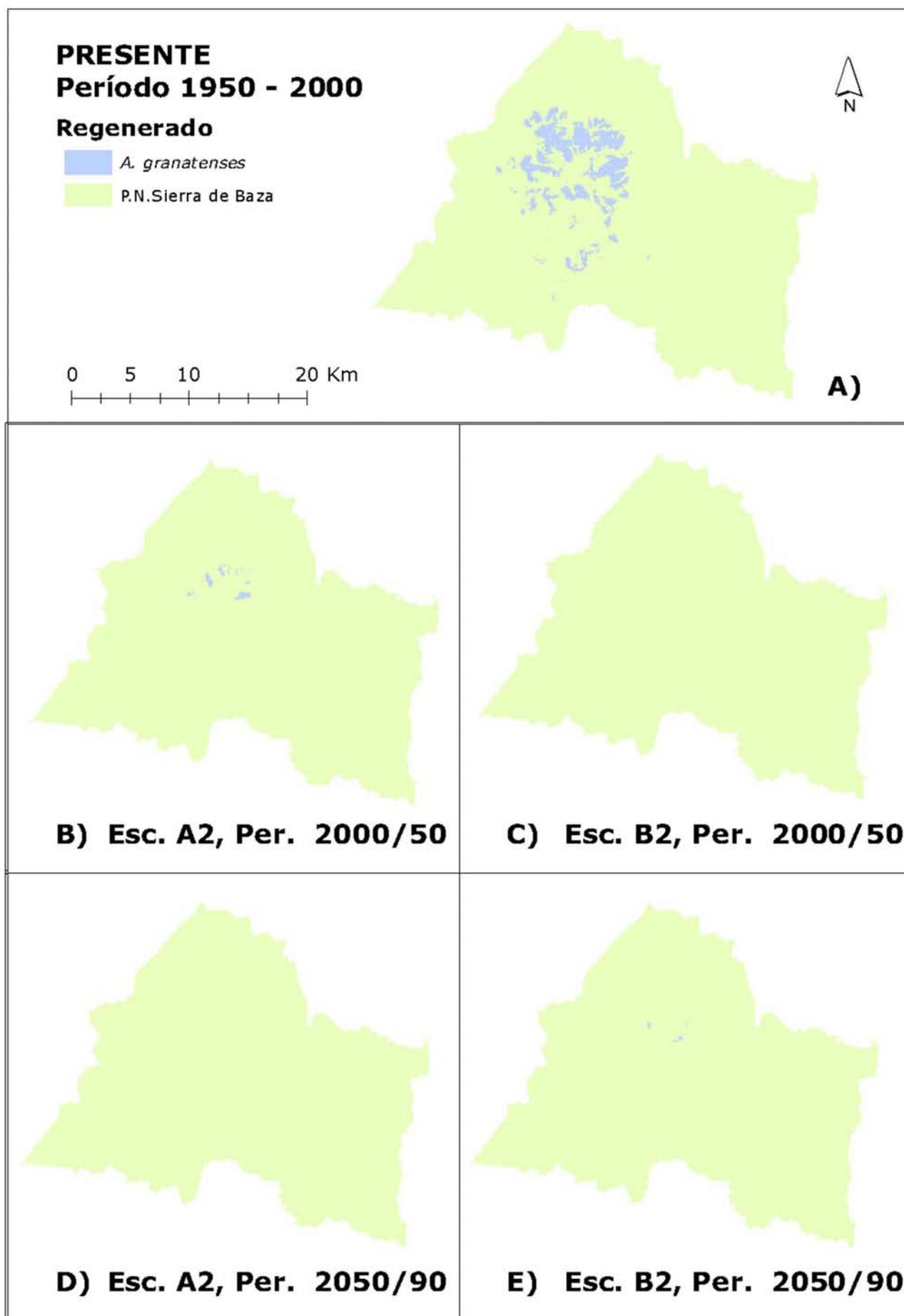


Figura A1. Áreas óptimas de regeneración para *Acer granatenses* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A1. Optimum regeneration areas for *A. granatenses* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

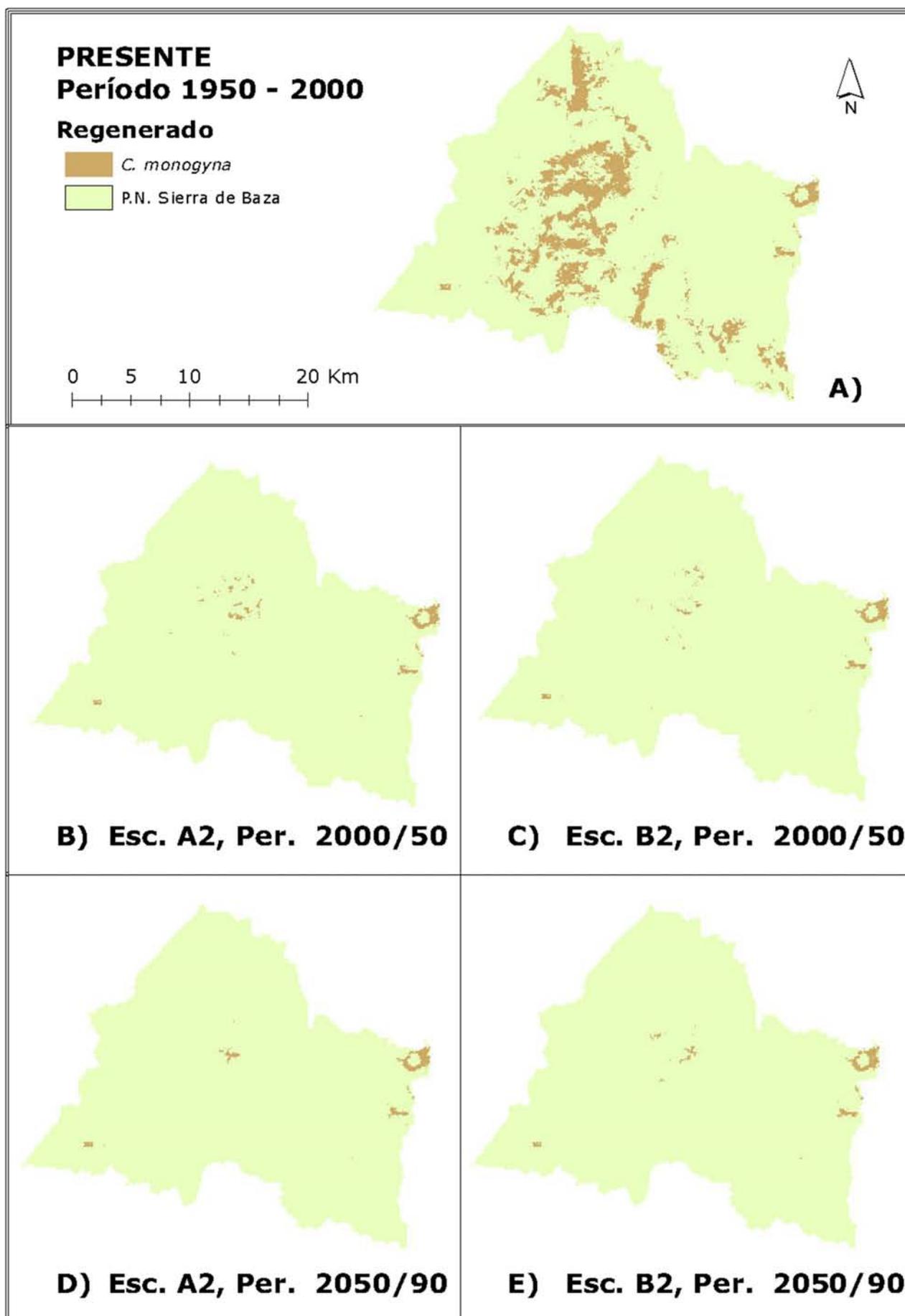


Figura A2. Áreas óptimas de regeneración para *C. monogyna* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Período).

Figure A2. Optimum regeneration areas for *C. monogyna* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

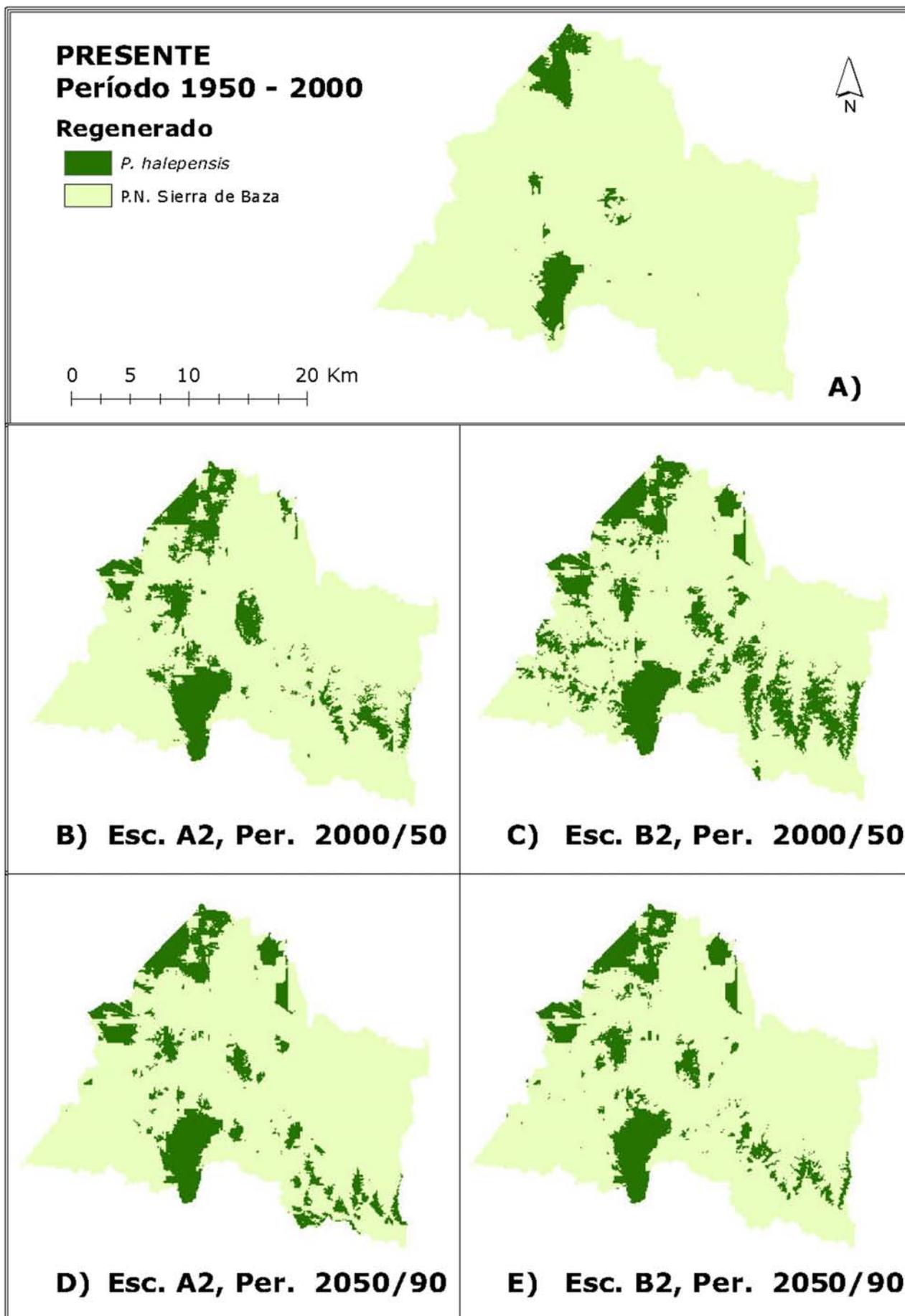


Figura A3. Áreas óptimas de regeneración para *Pinus halepensis* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A3. Optimum regeneration areas for *P. halepensis* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

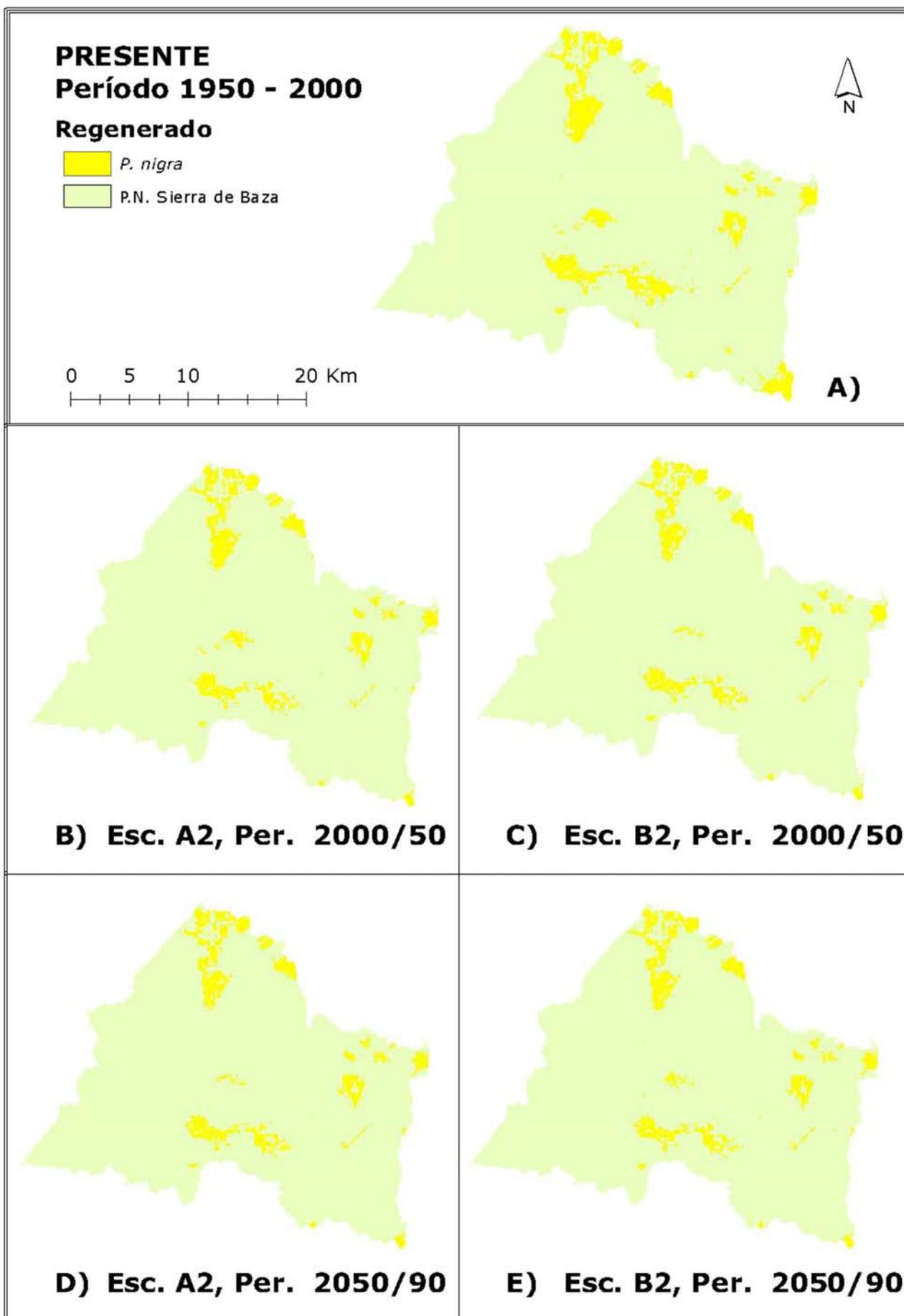


Figura A4. Áreas óptimas de regeneración para *Pinus nigra* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A4. Optimum regeneration areas for *P. nigra* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

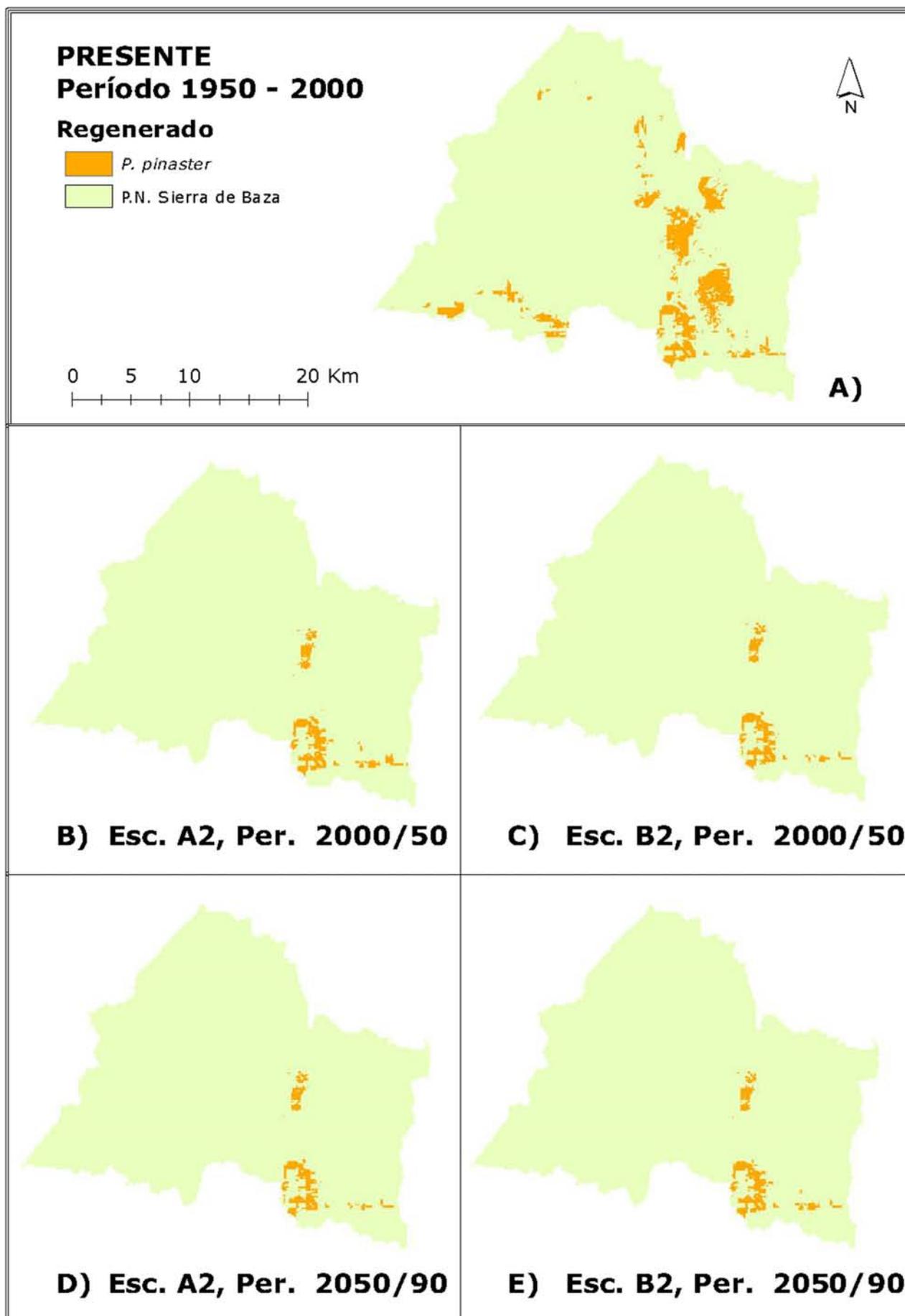


Figura A5. Áreas óptimas de regeneración para *Pinus pinaster* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A5. Optimum regeneration areas for *P. pinaster* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

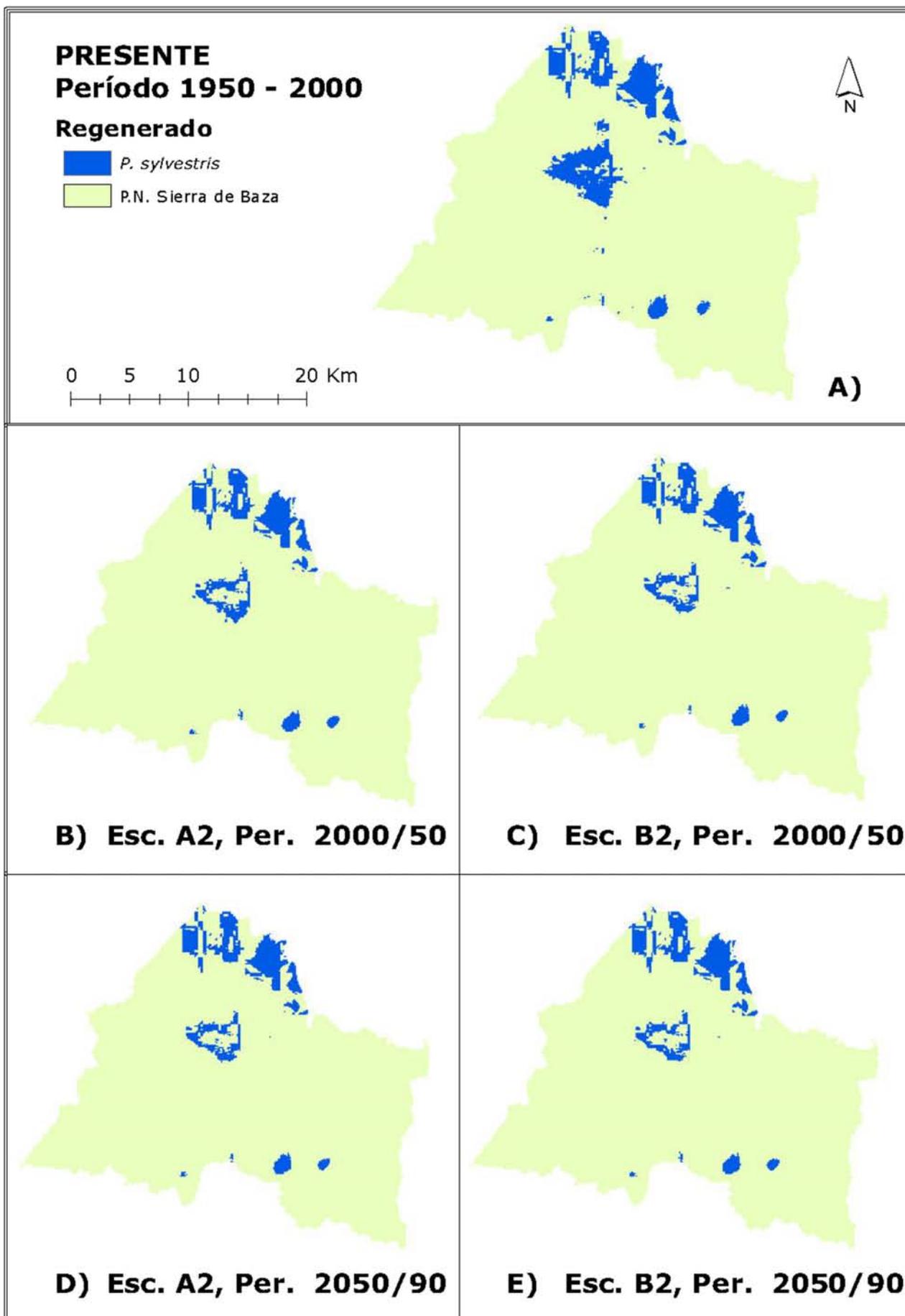


Figura A6. Áreas óptimas de regeneración para *Pinus sylvestris* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A6. Optimum regeneration areas for *P. sylvestris* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).

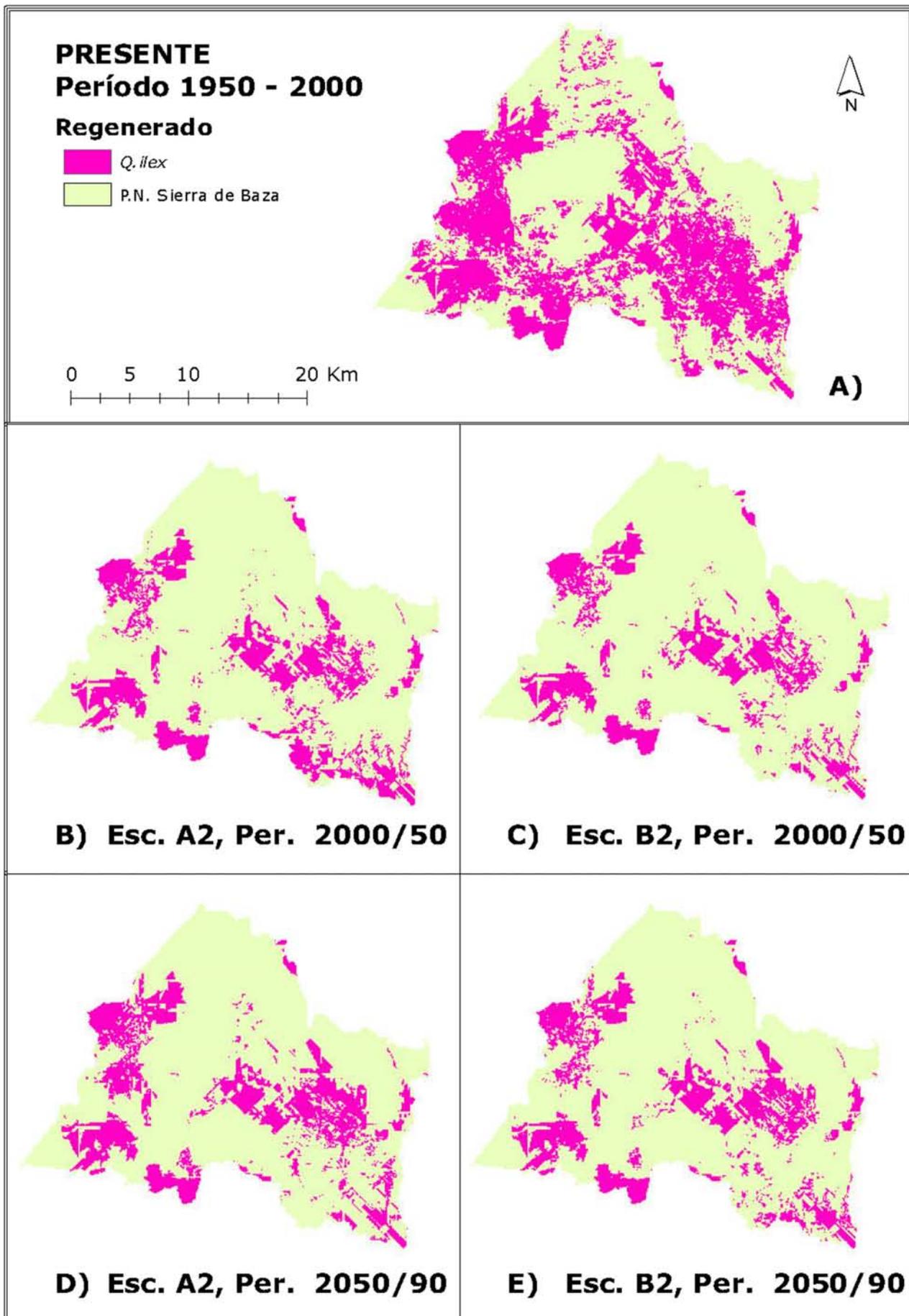


Figura A7. Áreas óptimas de regeneración para *Quercus ilex* para el periodo actual y futuro (CGCM2) considerando dos escenarios de cambio climático. A) Predicción presente (1950-2000), B) escenario A2 (2000-2050), C) escenario B2 (2000-2050), D) escenario A2 (2050-2090) y E) escenario B2 (2050-2090). Ver [Tabla 2](#) para nomenclatura (Esc.: Escenario; Per.: Periodo).

Figure A7. Optimum regeneration areas for *Q. ilex* for the current and future (CGCM2) considering two scenarios of climate change. A) Present prediction, B) Scenario A2 (2050), C) Scenario B2 (2050), D) Scenario A2 (2090) and E) Scenario B2 (2090). See [Table 2](#) for nomenclature (Esc.: Scenario, Per.: Period).