

Cita bibliográfica: Gutiérrez-Hernández, O. (2018). Impacto del calentamiento global en la distribución y supervivencia del pinsapo (Serranía de Ronda). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 76, 504-549. doi: 10.21138/bage.2532

---

# Impacto del calentamiento global en la distribución y supervivencia del pinsapo (Serranía de Ronda)

Impact of global warming on the distribution and survival  
of the Spanish fir (Serranía de Ronda, Southern Spain)

Oliver Gutiérrez-Hernández 

olivergh@uma.es

Departamento de Geografía

Universidad de Málaga (España)

## Resumen

Tras la retirada de los hielos glaciares del Cuaternario, los abetos se replegaron hacia el norte o ascendieron en altitud hacia las montañas. Escindido del tronco común del abeto primigenio, *Abies pinsapo* persiste como especie relictas y endémica de la Serranía de Ronda, y una de las reliquias más meridionales de la aciculisilva. En este trabajo, desarrollamos un ensamblaje de modelos de nicho ecológico del pinsapo calibrados con datos actuales y proyectados hasta el horizonte 2100 según los escenarios previstos por el IPCC (AR5) regionalizados para el área de estudio. Nuestros modelos estimaron una drástica reducción de la distribución potencial de la especie en el área de estudio, incluso la desaparición del espacio ecológico del pinsapo en el peor de los escenarios.

**Palabras clave:** biogeografía; modelos de nicho ecológico; calentamiento global; *Abies pinsapo*.

## Abstract

After of retreat of the Quaternary glaciers, the firs retreated towards the north or ascended towards the mountains. The Spanish fir (*Abies pinsapo*. Boiss) is a relict and endemic fir species of the

Serranía de Ronda (western part of the Baetic Mountain Range, Southern Spain), and one of the most southern relics of the temperate-boreal conifer forests. In this paper, we projected the effects of global warming on the potential distribution of the Spanish fir based on the IPCC (AR5) emission scenarios using an ensemble forecasting approach of ecological niche models. Our models estimated a strong reduction of the potential distribution of the Spanish fir in the study area, including the habitat suitability loss in the worst-case scenario.

**Key words:** biogeography; ecological niche modelling; global warming; *Abies pinsapo*.

**Agradecimientos:** No hubo proyecto ni fuente de financiación que financiara nada relacionado con este artículo. Pero no estuve sólo. Quiero agradecer Luis V. García: él me introdujo en el mundo de la investigación y con él aprendí lo que significa la independencia y la autonomía. Con Blas Benito, me introduje en el mundo de la modelización de nichos. Otro biólogo, Ángel Felicísimo, siempre fue un referente en la distancia. Este artículo está dedicado a otro (bio)geógrafo que aprendió de grandes biólogos: José Manuel Rubio Recio.

## 1 Introducción

### 1.1 Impacto del cambio climático en los ecosistemas

A lo largo de la historia de la Tierra los climas han experimentado notables fluctuaciones naturales en relación con diversos episodios astronómicos, geológicos, oceanográficos o biológicos (Crowley y North, 1988). Numerosos impactos —acomodaciones, adaptaciones, especiaciones o extinciones masivas— sobre la biodiversidad del planeta, se relacionan con estos cambios (Zachos et al., 2001).

En el hemisferio norte, la distribución moderna de la biota está muy influenciada por las oscilaciones ocurridas durante los periodos geológicos Terciario y Cuaternario (Milne y Abbott, 2002). En el Terciario, se producen grandes paroxismos orogénicos (plegamiento alpino), el clima era mucho menos contrastado que el actual y se consolidan las clases y familias de seres vivos que en la actualidad pueblan la biosfera (Tiffney y Manchester, 2001). Hacia el final del Cuaternario, deviene un periodo de gran inestabilidad climática, en el que se alternan episodios glaciales e interglaciales, pluviales y áridos, y el planeta acusa ya una zonación climática mucho más contrastada que la actual (Petit et al., 1999). En los últimos milenios, asistimos a un periodo de recalentamiento postglacial —no exento de interrupciones—, un retroceso de los glaciares y una recolonización de la biota en latitudes medias y altas (Hewitt, 1999), de modo que la mayor parte de las herencias genéticas actuales proceden de este periodo (Hewitt, 2000).

Apenas nacidos los ecosistemas naturales modernos, la especie humana, cuyo género (*Homo*) tiene su origen en el Terciario Superior, comenzaba a organizar el germen de su impronta en los

ecosistemas del presente (Demangeot, 1989). En las últimas décadas, nuestra especie ha tomado conciencia sobre los efectos de sus acciones, ya con un conocimiento de los cambios que ha producido en su entorno en la escala temporal de unas pocas generaciones (Vitousek et al., 1997). Existe un gran consenso sobre una idea con origen en el siglo XIX que argumenta que el ser humano ha sobrepasado los cambios naturales que se produjeron el Holoceno, y muchos científicos exponen evidencias que revelan el Antropoceno como una época estratigráficamente diferente, esencialmente por el impacto en el sistema Tierra de la explotación de los combustibles fósiles (Waters et al., 2016).

Uno de los impactos ocasionados por la actividad humana y el uso de combustibles fósiles es el denominado calentamiento global provocado por el incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero (Ruddiman, 2003). La naturaleza del problema es objeto de un encendido debate científico en relación con las causas y sus efectos, y en especial hasta qué punto las actividades humanas constituyen las causas principales del proceso o son simples actores en la construcción social de un discurso político-científico (Demeritt, 2001). Sea como fuere, existe un consenso generalizado basado en numerosos datos e investigaciones científicas que sostiene la hipótesis del calentamiento global causado por la influencia de las actividades humanas (Cook et al., 2016; Oreskes, 2005). En esta dirección, Cook et al. (2016) analizaron 2412 artículos científicos revisados por pares ciegos en revistas indexadas en WOS y encontraron un consenso del 97 %. Entre las fuentes y los datos que apoyan la evidencia de calentamiento global se puede constatar cómo la red de observatorios repartidos a lo largo y ancho de la superficie del planeta confirman esta tendencia de calentamiento global (Coumou y Rahmstorf, 2012). Por otro lado, numerosos datos secundarios, basados en sedimentología, glaciología o dendrocronología, los denominados "proxies", también indican que el ritmo del calentamiento que se ha producido en el último siglo es muy superior al producido en el último milenio (Buentgen et al., 2011; Screen y Simmonds, 2010). En relación con el calentamiento global se ha registrado una larga serie de cambios en las tendencias de precipitación y temperatura en muy distintos lugares del globo (Alexander et al., 2006).

Estos cambios no son uniformes en las muy diversas zonas del planeta, especialmente, en lo referente a las precipitaciones. Desde 1880 se ha constatado un incremento generalizado de la temperatura del planeta con un promedio global de 0,85° C en los últimos 100 años (IPCC, 2013), con una tendencia creciente en las últimas décadas que, lejos de los valores medios globales, encierra un incremento de temperaturas localmente más acentuado en muchos lugares, junto con un aumento de la sequía y cambios en dinámica de los eventos extremos (Fischer y Knutti, 2015). En la península Ibérica, se ha constatado un aumento continuado de las temperaturas mínimas y máximas de acuerdo con datos procedentes de estaciones meteorológicas (Gonzalez-Hidalgo et al., 2015) y anillos de crecimiento de árboles (Tejedor et al., 2016); y, respecto a las precipitaciones,

aunque la señal no es tan clara y tampoco es uniforme en todas las regiones y estaciones, son evidentes cambios en la distribución estacional, con algunos descensos estacionales y un aumento generalizado de la aridez en el sur (Esteban-Parra et al., 1998; González-Hidalgo et al., 2011; Ruiz Sinoga et al., 2011). Casi todos los modelos auguran un aumento de la tendencia, con un claro incremento de las temperaturas y cambios en la distribución de las precipitaciones (Mauritsen y Pincus, 2017).

La literatura científica es prolija acerca de los efectos del calentamiento global sobre la biodiversidad (Araújo y Rahbek, 2006). Las regiones polares ya están siendo gravemente afectadas, por la reducción de los casquetes de hielo, hábitat de numerosas especies en las regiones polares (Stirling et al., 1999). De continuar el proceso, se producirá un aumento del nivel del mar que determinaría importantes impactos en los ecosistemas costeros y la gestión de las propias costas (Nicholls y Klein, 2005). El aumento de dióxido de carbono está provocando una acidificación del océano, hecho que afecta a los organismos que son sensibles a los desequilibrios de *pH*, como las barreras de coral (Hoegh-Guldberg et al., 2007). A escala continental y planetaria, se están alterando los ritmos de las aves migratorias y, consecuentemente sus ciclos de reproducción (Hedenstrom et al., 2007). Y en la alta montaña, como veremos más adelante, se están descubriendo cambios en los pisos bioclimáticos y en las especies dependientes de determinados gradientes (Grabherr et al., 1994).

El conjunto de las evidencias ha ido consolidando un consenso tan generalizado que, veinticinco años después del primer aviso firmado por 1700 científicos independientes, un grupo de 15 000 científicos de 184 países alertan sobre las graves consecuencias del calentamiento global y el cambio global rápidamente inducidos por las actividades humanas (Ripple et al., 2017).

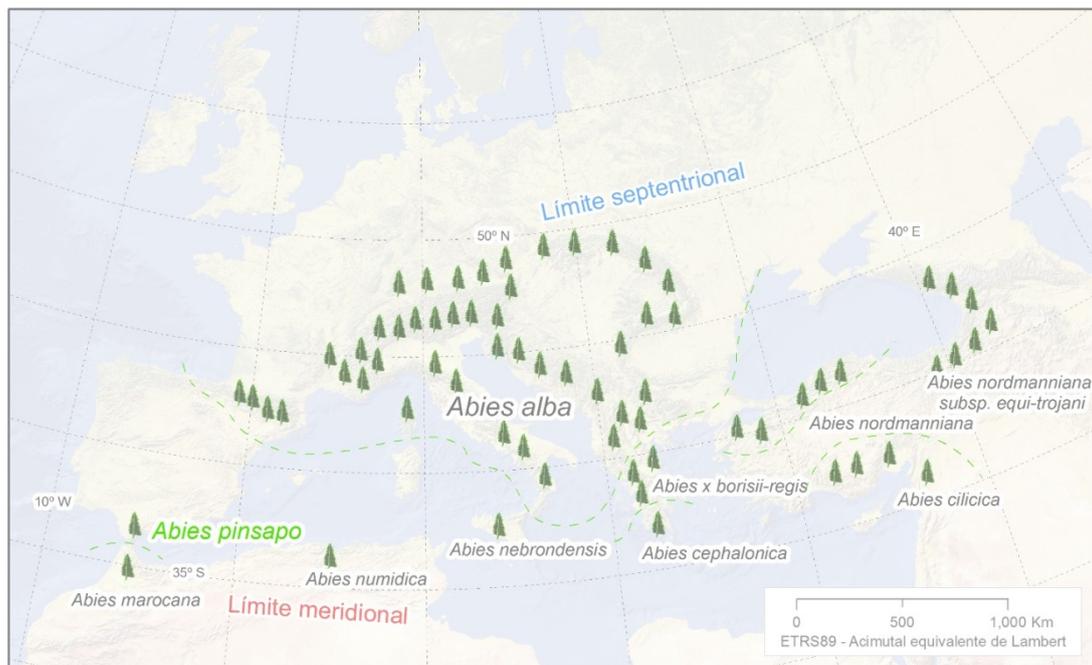
## **1.2 Distribución y vulnerabilidad de los abetos circum-mediterráneos**

Muchas de las especies que consideramos mediterráneas, en realidad, tienen su origen en un ambiente mucho más húmedo que el actual y hoy permanecen como herencias de un pasado distinto; de ahí, por ejemplo, los problemas de regeneración que presentan numerosas especies arbóreas típicamente mediterráneas en el actual contexto de cambio global (Kouba et al., 2012). Es difícil hablar de estabilidad en un medio cuyas condiciones biofísicas tienen un origen tan próximo desde el punto de vista geológico, incluso tomando como referencia la escala en la que operan las adaptaciones y especiaciones de los organismos biológicos. Precisamente, uno de los problemas centrales que comparten Geografía y Ecología es la relación entre patrón y escala (Martin Kent, 2005). No existe una única escala natural, además, es el observador quien en última instancia impone un sesgo perceptual y un filtro a través del cual se percibe la naturaleza del problema (Levin, 1992).

En la cuenca mediterránea predomina un clima que, aunque diverso y a menudo extremo en matices, se distingue por un acusado déficit pluviométrico en los meses centrales del verano coincidiendo con el momento en el que las temperaturas son más elevadas, una singularidad propia de los climas subtropicales en los que reinan los veranos secos por el desplazamiento hacia latitudes medias de la subsidencia subtropical durante el estío. Hoy, es un clima de transición entre la franja subtropical y el dominio templado. Pero no siempre fue así. El considerado verano típicamente mediterráneo sólo ha estado presente en la cuenca del antiguo *Mare Nostrum* durante los últimos 5000 años (Ferrerías Fernández, 2005; Suc, 1984).

La diferenciación de los abetos circum-mediterráneos tiene su origen a finales del periodo Terciario (Linares, 2011), con posterioridad a los plegamientos alpinos, en el marco de un entramado de jóvenes cordilleras de gran complejidad geológica y ambiental, donde comienza una progresiva aridificación del medio interrumpida en el Cuaternario por periodos glaciales e interglaciales. Entonces una concatenación de avatares climáticos provoca que las poblaciones mediterráneas del género *Abies* fueran fragmentándose y encontrando condiciones favorables en diferentes refugios montañosos de acuerdo a sus requerimientos ecológicos y las pulsaciones climáticas del medio. Se reconocen hasta diez especies de abetos circum-mediterráneos (Figura 1), aunque se trata de una cifra que está sujeta a diferentes interpretaciones sobre variedades o subespecies (Alizoti et al., 2011).

Figura 1. Distribución de los abetos circum-mediterráneos



Fuente: elaboración propia. Adaptado del *European Atlas of Forest Tree Species* (2016)

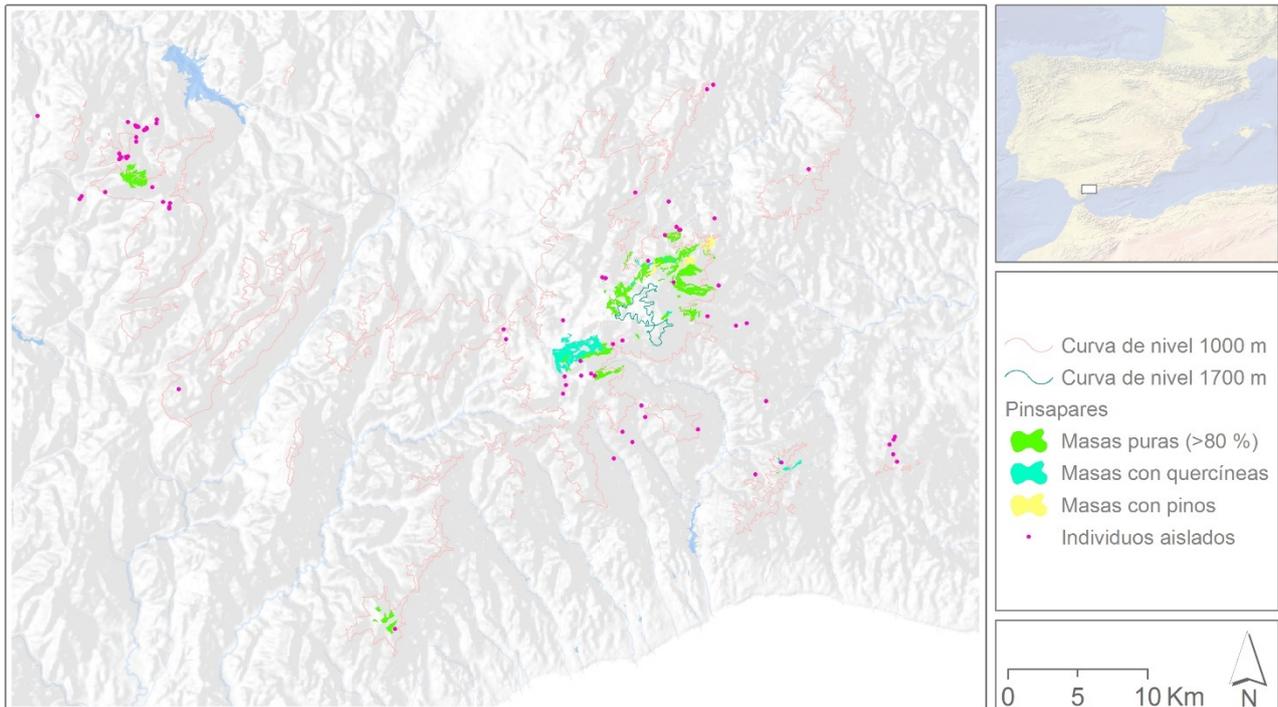
Los abetos circum-mediterráneos están distribuidos en tres grupos. Por un lado, tenemos un grupo con los abetos anatólicos y otro donde se incluye específicamente el abeto blanco (*Abies alba*), éste con una amplia distribución en las cordilleras alpinas del continente europeo; y, en tercer lugar, se encuentran los abetos mediterráneos sensu stricto, cuyas poblaciones se hallan fuertemente fragmentadas y ocupan superficies forestales muy reducidas y de carácter relicto en refugios montañosos (Caudullo y Tinner, 2016). Entre estos abetos descubrimos el pinsapo.

El pinsapo (*Abies pinsapo*. Boiss) es un endemismo bético cuyas poblaciones se concentran en la Serranía de Ronda. *Abies marocana* ha sido catalogado como *Abies pinsapo* var. *marocana*, si bien los últimos hallazgos consideran los abetos marroquíes *Abies marocana* y *Abies tazaotana* como única especie, pero diferenciada de *Abies pinsapo* (Dering et al., 2014). El pinsapo es un abeto de porte piramidal que puede alcanzar hasta los 30 m de altura con un tronco de hasta 1 m de diámetro. Fue descrito por el botánico Edmund Boissier en 1834, con posterioridad a la primera aproximación de Simón de Rojas Clemente y Rubio en 1818, aunque el árbol ya era reconocido como abeto —concretamente “abete”— a finales del siglo XVIII (Bowles, 1782); y se piensa que los andalusíes ya reconocían el pinsapo bajo el nombre de “Juayha”, el mismo fitónimo que empleaban los magrebíes en la Edad Media para referirse a los abetos rifeños (Martínez Enamorado et al., 2013).

Aunque el pinsapo se encuentra disperso en buena parte de la Serranía de Ronda, de acuerdo con los datos más actualizados del SIOSE (con fecha de captura Ortofotografía de 2013), observamos cómo el pinsapo ocupa realmente una superficie de 1.808 hectáreas incluyendo masas mixtas junto con otras especies de los géneros *Quercus* y *Pinus*, cifra que se reduce a 1317 hectáreas cuando se trata de formaciones donde domina el pinsapo y, 938 hectáreas, cuando se trata de bosques monoespecíficos (Figura 2).

Los pinsapares más extensos se localizan en la Sierra de las Nieves, donde, sumando masas mixtas, computan el 84,3 % de la superficie con presencia de pinsapo. Le sigue la Sierra de Grazalema (o Sierra del Pinar) y Sierra Bermeja, donde persisten bosques monoespecíficos, y Sierra Blanca-Canucha, donde la especie aparece en formaciones mixtas. El pinsapo también aparece diseminado en pequeños rodales o como individuos dispersos por distintos puntos de la serranía. Pero no más allá, al menos de forma natural. Habita entre los 683 y 1724 m de altura en laderas empinadas y orientadas al norte, y en lugares donde las lluvias superan los 800 mm (Gutiérrez-Hernández et al., 2017). Aunque la especie asoma frecuentemente sobre terrenos calizos, realmente es indiferente del sustrato, y es posible encontrarla sobre peridotitas, pizarras o gneises.

Figura 2. Distribución del pinsapo en la Serranía de Ronda



Fuente: elaboración propia a partir de los datos de SIOSE (2013) y del Sistema de Información FAME-Flora Amenazada (REDIAM)

Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, International Union for Conservation of Nature), el pinsapo es considerada una especie en peligro de extinción por la existencia de poblaciones fragmentadas en las que se han observado, inferido y proyectado procesos de decaimiento. Por este motivo, y según los mismos criterios, la especie se encuentra incluida en la Lista Roja de la Flora Vasculare Española y dentro del Hábitat de Interés Comunitario 9520 "Abetales de *Abies pinsapo* Boiss" (Directiva 92/43/CEE). Asimismo, el pinsapo está catalogado "En Peligro de Extinción" (EN) dentro del Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas del Listado Andaluz de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial (LAESPE) emanado de la Ley 8/2003 de la Flora y Fauna Silvestre de Andalucía.

Por tanto, apremian investigaciones que aborden la problemática del pinsapo ante un escenario de cambio global en busca de soluciones integrales y realistas. En este sentido, conviven numerosas propuestas metodológicas para proyectar los efectos del calentamiento global sobre la distribución de los seres vivos, modelos que intentan simular (que no predecir) un posible comportamiento de los organismos en una determinada región (Pearson y Dawson, 2003). Una de las herramientas más efectivas son los modelos de nicho ecológico (Peterson et al., 2011). En esta dirección, trabajos recientes apuntan a que las perspectivas de los abetos en la península Ibérica son muy negativas debido a la concurrencia de varios factores relacionados con el calentamiento global y, en concreto, para finales del siglo XXI, y según estas aproximaciones, podríamos asistir a la

“extinción” de *Abies pinsapo* en su área de distribución en la Serranía de Ronda (Felicísimo et al., 2012).

### 1.3 Aplicación de los modelos predictivos del nicho ecológico en Geografía Física

La Biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en el espacio geográfico a través del tiempo. Se trata de una disciplina con una larga tradición, cuyos antecedentes entroncan junto con los orígenes de la propia Geografía moderna (Humboldt, 1805).

Aunque Biogeografía y Macroecología se han desarrollado desde distintas escuelas académicas, nacieron del mismo tronco común al amparo de las ideas del evolucionismo y el determinismo geográfico (Darwin, 1859; Wallace, 1876) y en las últimas décadas se ha producido nuevamente una convergencia metodológica (Fisher, 2002; Kent, 2005). Así, desde la primera edición de uno de los manuales de referencia sobre Biogeografía, publicado en 1983, el interés por el estudio macroecológico de los patrones de distribución de los seres vivos ha ido en aumento, y en los últimos años ha cobrado un nuevo impulso motivado por la revolución GIS (Lomolino et al. 2016).

Los modelos de nicho ecológico, mayormente conocidos como modelos de distribución de especies, constituyen una de las más fecundas propuestas teóricas y metodológicas de la nueva Biogeografía con base ecológica (Franklin, 2009). Desde el punto de vista operativo, estos modelos analizan las relaciones existentes entre registros de presencia, abundancia, riqueza o ausencia de una o varias especies y los factores del nicho/distribución: biofísicos, geográficos, históricos, etc. (Guisan et al., 2017). La componente espacial está presente a través de los SIG, que permiten capturar las localizaciones de las especies o comunidades, superponer los factores ambientales o proyectar las predicciones de los modelos en el espacio y en el tiempo. Finalmente, la cartografía constituye uno de los productos finales de estos modelos. No cabe duda de que la Geografía envuelve todas las fases de la modelización: captura de datos, análisis causal, predicción espacio-temporal e interpretación de los resultados.

Su inserción en la Geografía Física tiene antecedentes. Una de las primeras revisiones científicas sobre modelos predictivos de vegetación fue publicada a mediados de la década de los noventa, precisamente en *Progress in Physical Geography* (Franklin, 1995). En España, con un desarrollo más tardío de la Biogeografía (Ferrerías Chasco y Fidalgo Hijano, 1991; Meaza et al., 2000; Rubio Recio, 1989), la comunidad de geógrafos no ha sido muy permeable a la introducción de esta línea de investigación basada en la inferencia estadística (Nogués Bravo, 2003). Sin embargo, a nivel internacional estamos ante una corriente metodológica que constituye el principal “Research fronts” (*Essential Science Indicators*, 2016) para el ámbito de la ecología y medio ambiente. Dentro de las ramas “Physical Geography”, “Ecology” o “Environment” del Science Citation Index del *Journal of Citation Report*, las principales revistas publican con frecuencia todo tipo de artículos

sobre modelos de distribución del nicho ecológico de las especies, trabajos con un gran impacto en la comunidad científica que se encuentran entre los más citados (Barbosa y Schneck, 2015).

La modelización basada en la teoría del nicho ecológico gravita en torno a un supuesto esencial: la asunción de que cada especie —en tanto persiste— está en equilibrio o pseudoequilibrio con las condiciones ambientales que determinan su existencia a lo largo del tiempo (Austin, 2007). Aunque la distribución espacial del nicho de una especie pueda estar sujeta a todo tipo de modificaciones, ocasionadas por cambios climáticos, la acción de agentes bióticos o por actividades humanas, se concibe que el nicho ecológico de un taxón, mientras éste existe como tal, es una cualidad constante en el tiempo. Por consiguiente, se entiende que las predicciones se realizan por debajo del umbral y la escala en que se producen las acomodaciones, adaptaciones o especiaciones de los seres vivos, si bien es posible adecuar la metodología para analizar nichos ecológicos dinámicos, como podría ser el caso de especies tan excepcionales como la nuestra, el *Homo sapiens* (Giampoudakis et al., 2016).

Las aplicaciones de los modelos predictivos en Biogeografía son muchas y variadas: cartografía de vegetación y comunidades (Box, 1981); localización de nuevas poblaciones de especies poco conocidas (Pearson et al. 2007); estudio de paleodistribuciones de seres vivos en el pasado (Nogués-Bravo, 2009); modelización de invasiones biológicas y riesgos asociados a las mismas en los ecosistemas y agrosistemas (Gallien et al. 2010); diseño de espacios naturales protegidos y la planificación de estrategias y prioridades de conservación (Hughes, 2017; Tulloch et al., 2016); y, finalmente, simulación de migraciones e impactos relacionados con el cambio climático (Guisan y Thuiller, 2005). En esta fecunda línea de trabajo, se encuadra el presente trabajo.

#### **1.4 Objetivos**

El objetivo principal del presente trabajo es la simulación del efecto del calentamiento global sobre el nicho ecológico fundamental de *Abies pinsapo* calibrado en el presente y proyectado hacia el futuro según los diferentes escenarios de cambio climático previstos por el 5º informe del IPCC, con el fin de aproximarnos a las expectativas de supervivencia de la especie.

Para el cumplimiento este objetivo principal, planteamos el cumplimiento de otros tres objetivos necesarios. Primero, la calibración de modelos de distribución potencial del pinsapo en su área de distribución de la Serranía de Ronda. Segundo, el análisis de los modelos climáticos para proyectar las principales variables ambientales. Tercero, la integración de un ensamblaje de modelos de distribución potencial y modelos climáticos.

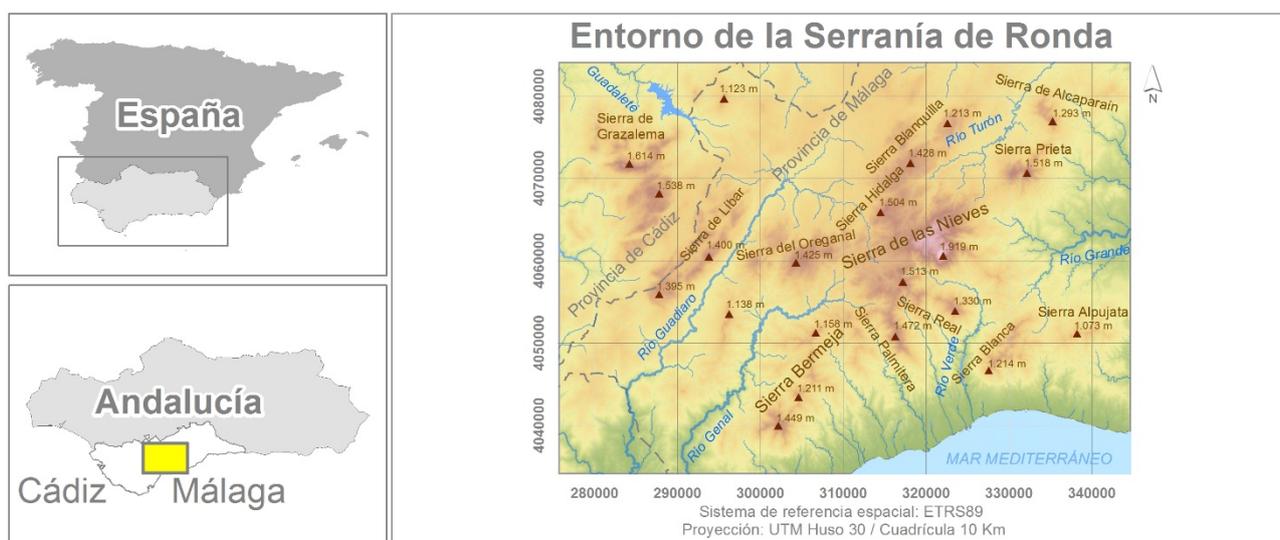
Finalmente, discutimos los resultados hasta donde alcanzan los modelos, contrastando sus potencialidades y limitaciones. Asimismo, también discutimos más allá de los modelos, acerca de la adaptación del pinsapo al nuevo escenario local inducido por el calentamiento global, contrastando nuestros resultados y los obtenidos por otros investigadores y metodologías.

## 2 Metodología

### 2.1 Área de estudio

El área de estudio abarca una superficie de 346 902 hectáreas en el extremo occidental de las cordilleras Béticas, entre las provincias de Málaga y Cádiz, espacio en el que destaca la Serranía de Ronda, junto con parte de las comarcas colindantes: Sierra de Cádiz, Valle del Guadalhorce, Costa del Sol (Figura 3). En adelante, nos referiremos a la Serranía de Ronda en su acepción más amplia e integradora,<sup>1</sup> como topónimo supracomarcal e interprovincial, para denominar todo el conjunto serrano del área de estudio. Se trata de un intrincado territorio montañoso de gran complejidad geológica en el que sobresalen por sus desniveles numerosas sierras que sobrepasan con frecuencia los 1200 m sobre el nivel del mar (Ferre Bueno, 1999). Su impronta en el paisaje se traduce en la aparición de unas características climáticas (mayor pluviosidad) y biogeográficas (mayor endemividad) que diferencian el conjunto respecto a su entorno cercano.

Figura 3. Área de estudio



Fuente: elaboración propia a partir de la base cartográfica extraída de Datos Espaciales de Referencia de Andalucía (DERA)

<sup>1</sup> Actualmente, se denomina Serranía de Ronda a una unidad regional que incluye la altiplanicie de Ronda, las sierras del entorno y los valles intramontañosos integrados en los veintidós municipios de la comarca de Ronda. Previo a la división provincial de 1833, este topónimo también abarcaba parte de los dominios de la actual Sierra de Cádiz. En numerosas obras geográficas y geológicas, también se incluyen en la serranía las primeras estribaciones colindantes de la Hoya de Málaga y Costa del Sol Occidental, e incluso todo el extremo occidental de la cordillera desde El Chorro hasta Gibraltar. Para más detalles sobre esta cuestión remitimos a trabajos específicos (Gómez Moreno, 2012; Rodríguez Martínez, 1977). En los últimos años, el topónimo Serranía de Ronda ha perdido vigencia en favor de las denominaciones de los parques naturales del entorno (Sierras de las Nieves, Sierra de Grazalema, Los Alcornocales), y, consecuentemente, se ha producido una mayor fragmentación de la percepción del antiguo conjunto hasta el punto de que, prácticamente, hoy el topónimo ha quedado relegado para denominar las montañas que bordean la altiplanicie de la ciudad de Ronda.

En la delimitación del área de estudio hemos tenido en cuenta, además, criterios relacionados con la modelización de nichos ecológicos. En efecto, desde este punto de vista, el área de estudio es el espacio ambiental donde se calibran y evalúan los modelos de distribución de especies, por lo que su extensión y configuración debe estar justificada en base fundamentos biogeográficos y ecológicos (Barve et al., 2011). Biogeográficamente, la Serranía de Ronda está situada en el extremo sur-occidental de la región Mediterránea, en el contexto florístico del reino Holártico, dentro de la provincia Bética, donde se encuentra el límite meridional de las especies del género *Abies* en el continente europeo, un espacio donde el pinsapo aparece como especie endémica del sector Rondeño, en las calizas del distrito Rondense y en las peridotitas del distrito Bermejiense, en los pisos bioclimáticos mesomediterráneo superior y supramediterráneo, en ombrotipos húmedo e hiperhúmedo (Asensi Marfil y Díez Garretas, 1999). La zona de estudio proyecta el área de distribución de las distintas poblaciones de *Abies pinsapo* en un contexto de áreas potencialmente accesibles por la especie. Como necesitamos encontrar áreas favorables y desfavorables para configurar los modelos numéricos de idoneidad, favorabilidad o probabilidad de presencia de la especie (Guisan y Zimmermann, 2000), recogimos el más amplio rango de variaciones del espectro ambiental en el menor espacio posible para caracterizar todos los ambientes donde puede y no puede medrar la especie. Más adelante, detallaremos la importancia de la configuración del área de estudio para fundar la evaluación de los modelos.

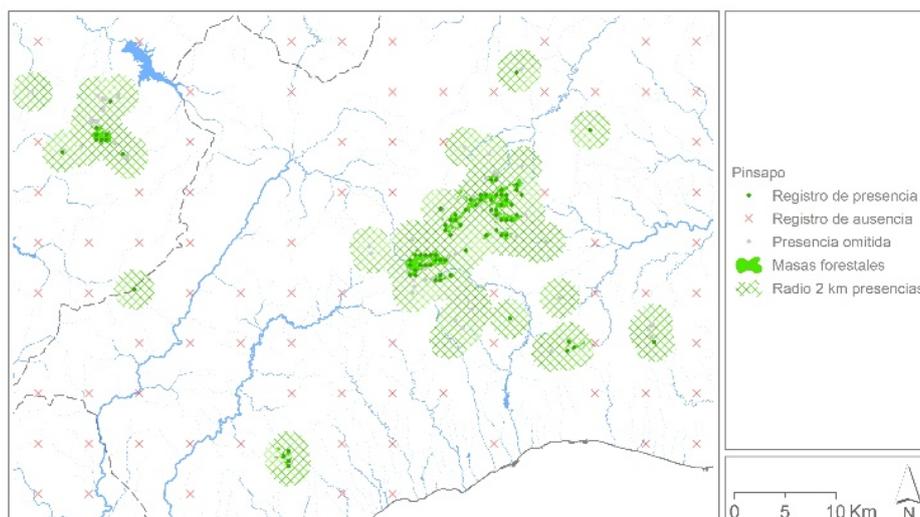
## 2.2 Diseño del muestreo

Los registros de presencia son las localizaciones donde consta que la especie está presente. Fundamentalmente, obtuvimos las localizaciones a partir de dos fuentes: el Sistema de Información sobre Ocupación del Suelo (SIOSE, 2013) y Sistema de Información FAME-Flora Amenazada (REDIAM). Asimismo, en base al conocimiento del área de estudio, revisamos el estado fitosanitario de las poblaciones del hábitat "9520 Abetales de *Abies pinsapo* Boiss" y descartamos aquellas donde la regeneración de la especie es escasa o inexistente (Valladares, 2009). A continuación, diseñamos un muestreo sistemático sujeto a una serie de reglas para conseguir una mayor independencia estadística de las observaciones. Como posteriormente fijamos los predictores (mapas raster) a una resolución de 100 m, establecimos un máximo de un punto (presencia/ausencia) dentro de cada píxel (o factor), para evitar los efectos negativos que sobre los procedimientos estadísticos tiene la pseudorreplicación entre variables independientes y variables dependientes (Guisan y Zimmermann, 2000). Seguidamente, definimos una distancia mínima idéntica para todos los puntos de 500 m, para reducir los efectos relacionados con la autocorrelación espacial y la agregación de los puntos o point clustering (Naimi et al., 2011). Finalmente, realizamos una selección aleatoria de 80 puntos.

Los registros de ausencia son las localizaciones donde la especie no está presente. Así como un registro de presencia es un hecho basado en una o varias observaciones; un registro de ausencia tiene una naturaleza más compleja que puede expresar diferentes significados: una ausencia podría estar causada por cuestiones biogeográficas y/o requisitos ambientales, pero también por un deficiente esfuerzo de muestreo (Lobo et al. 2010). En nuestro caso, generamos registros de “ausencias ambientales” en un contexto de áreas accesibles por la especie. Seguimos los mismos criterios de muestreo descritos anteriormente, con algunos matices diferenciales: en lo específico, generamos las ausencias allí donde no se ha documentado presencia de pinsapo y donde, a priori, es poco probable que se desarrolle la especie; y adicionalmente, establecimos un filtro de 2 Km en torno a las presencias donde fijamos áreas de no muestreo de ausencias, para minimizar el riesgo de falsas ausencias dentro del espectro ambiental de la vecindad de las presencias. Definimos, además, una distancia mínima entre puntos de 5 km y realizamos una selección aleatoria final sobre los puntos que cumplieron todos los requisitos, contabilizando también 80 registros de ausencia.

En consecuencia, establecimos una muestra balanceada con idéntico número de presencias (80) y ausencias (80), computando un total de 160 puntos o unidades de observación de la variable dependiente, codificados como “presencia” ( $p = 1$ ) y como “ausencia” ( $p = 0$ ). Todo ello se ilustra en la Figura 4. Complementariamente, realizamos otro muestreo sistemático donde generamos 120 registros independientes para evaluar los modelos: 60 registros de presencia y 60 registros de ausencia. Se incluyeron los registros de presencia no incluidos en los datos de entrenamiento. Para hacer lo propio con los registros de ausencia, seguimos los mismos criterios del muestreo, pero en la selección aleatoria excluimos los puntos coincidentes con los datos de ausencia usados para entrenar nuestros modelos.

Figura 4. Diseño de muestreo



Fuente: elaboración propia a partir de los datos de SIOSE (2013) y del Sistema de Información FAME-Flora Amenazada (REDIAM)

## 2.3 Preparación de variables ambientales y calibración del modelo estadístico

En modelos de nicho ecológico, las variables ambientales son los factores explicativos. Desde el punto de vista estadístico, constituyen las variables independientes, los predictores empleados en los modelos para explicar la variable dependiente o variable respuesta. La selección de variables ambientales debe estar orientada en función de la especie objeto de estudio (Mod et al., 2016).

El pinsapo es una especie que habita lugares frescos y umbrosos en un contexto de clima mediterráneo húmedo, y suele aparecer en laderas con pendientes elevadas (Linares y Carreira, 2006). Bajo estas premisas, comenzamos con un conjunto inicial de 7 variables registradas en formato raster (Tabla 1). Trabajamos a 100 metros de resolución para capturar las variaciones topográficas del terreno. A partir del Modelo Digital de Elevaciones (IECA), obtuvimos diversas capas derivadas: pendientes, radiación, etc. Variables como temperatura y precipitaciones se derivaron a partir de las estaciones meteorológicas y predictores mediante modelos estadísticos de regresión múltiple (Benito et al., 2014) y regresión-Kriging (Peña-Angulo et al., 2016).

Tabla 1. Variables ambientales iniciales

Variable	Código	Unidades	Fuente / Procesos
Radiación solar	solar	N.º horas	MDT / procesado con Grass GIS
Pendientes	slope	%	MDT / procesado con Grass GIS
Índice topográfico de humedad	twi	Índice	MDT / procesado con Grass GIS
Índice de rugosidad	tri	Índice	MDT / procesado con SAGA GIS
Índice de posición topográfica multiescalar	twi	Índice	MDT / procesado con SAGA GIS
Precipitaciones totales	p_tot	mm	AEMET / Regresión Kriging con SAGA GIS
Temperatura media de las mínimas (invierno)	tmin_winter	° C	AEMET / Regresión múltiple con SAGA GIS
Temperatura media de las máximas (verano)	tmax_summer	° C	AEMET / Regresión múltiple con SAGA GIS

Fuente: elaboración propia

Un número muy reducido de predictores puede producir modelos imprecisos y un número excesivo de predictores suele conducir a modelos sobreajustados. Sin embargo, uno de los problemas que afecta al supuesto de independencia estadística es la multicolinealidad entre predictores, hecho que influye en la independencia y estabilidad de los modelos estadísticos (Graham, 2003). La multicolinealidad puede expresarse en un alto grado de correlación variable por variable. Pero la multicolinealidad también se expresa en la combinación lineal de varias variables cuyo producto esté incluido en otra variable. Para detectar este fenómeno calculamos el Variance Inflation Factor (VIF) y excluimos las variables con un VIF superior a 5 (James et al. 2013).

Toda vez seleccionamos el set de variables no correlacionadas, generamos un Modelo Lineal Generalizado (GLM, del inglés Generalized Linear Models), concebido como un modelo explicativo general basado en una regresión logística en la que relacionamos los registros de presencia y ausencia y las variables ambientales según una distribución binomial (Guisan y Edwards, 2002).

Aplicamos el False Discovery Rate con la corrección de Bonferroni para descubrir el error de Tipo I (efectos falsos) y excluir variables las no significativas (García, 2003). A continuación, generamos las curvas de respuesta de los registros de presencia/ausencia con respecto a los predictores.

Calibrado un modelo estadístico general donde seleccionamos y determinamos la importancia de los predictores sobre los registros de presencia/ausencia, implementamos los algoritmos procedentes del campo de la inteligencia artificial Maxent y Random Forest para desarrollar los modelos predictivos más robustos usando los mismos registros de presencia y las mismas variables ambientales con efectos significativos descubiertas en el paso anterior. En lugar de registros de ausencia, generamos las predicciones sólo con datos de presencia (n=80) versus background (n=80). El background se define como una nube de puntos aleatorios que caracterizan los ambientes del área de estudio. Bajo este paradigma, los modelos se entrenan usando puntos aleatorios en toda el área de estudio sin una relación de exclusión -las ausencias- predefinida. Maxent es un algoritmo que maximiza la entropía bajo las restricciones de los factores en busca de la distribución más uniforme posible, y resulta especialmente útil cuando se dispone de pocos registros de presencia (Phillips y Dudi, 2008). Random Forest es un algoritmo de aprendizaje automático que se basa en la construcción de múltiples árboles de regresión aleatorios independientes y no correlacionados entre sí, cuyos resultados son promediados, minimizando el ruido en las predicciones (Breiman, 2001). Estos modelos son eminentemente predictivos y suelen ofrecer una mejor capacidad discriminante.

A diferencia del modelo estadístico de calibración (GLM), ejecutado en una sola vez, desarrollamos 100 réplicas por cada algoritmo de aprendizaje automático, Maxent y Random Forest, seleccionando los registros aleatoriamente en cada iteración mediante el procedimiento de muestreo de Bootstrapping (Efron, 1981). Con el modelo estadístico buscamos calibrar un modelo explicativo con el objetivo de seleccionar las variables que maximizaran la proporción de varianza explicada. Con los algoritmos de aprendizaje automático, desarrollamos un modelo predictivo de consenso.

## **2.4 Evaluación de modelos**

En primer lugar, evaluamos la significación estadística (p-valores) de las variables y la devianza o cantidad de varianza explicada por el modelo de regresión logística (GLM) basado en datos de presencia y ausencia en una única iteración.

En segundo lugar, evaluamos la capacidad discriminante de los modelos predictivos. En este caso, la evaluación se repitió 100 veces por cada algoritmo de acuerdo con el procedimiento de Bootstrapping usando distintos datos de entrenamiento y evaluación. Un buen modelo predictivo debe maximizar el acierto de presencias y el acierto de ausencias; y, al contrario, debe eludir las dos fuentes de error fundamentales: falsos positivos y falsos negativos. Esta relación se analiza en la

denominada matriz de confusión, por medio de la cual calculamos un conjunto de métricas para evaluar la capacidad discriminante de los modelos (Fielding y Bell, 1997).

Aunque los modelos desarrollados con Maxent y Random Forest se ejecutaron sólo con datos de presencia-background, la evaluación de los mismos se hizo tanto con datos de presencia/background como con datos independientes de presencia y ausencia. Es importante destacar este punto porque no es posible calcular una genuina matriz de confusión sin datos de ausencia. Esto nos llevaría a interpretar incorrectamente el estándar más empleado para evaluar la capacidad discriminante de los modelos, el AUC obtenido a partir de la curva ROC. Por ejemplo, la evaluación que realiza la interfaz gráfica de Maxent se efectúa confrontando datos de presencia versus datos de background, y esto significa que el AUC calculado sin datos de ausencia realmente sólo están indicando la capacidad del modelo para discernir entre un registro de presencia y un registro aleatorio, un dato que también es útil cuando se comprende su verdadera dimensión, pero que a menudo resulta interpretado incorrectamente en numerosos manuscritos científicos. El AUC adquiere su máxima expresión cuando informa sobre la capacidad del modelo para distinguir una presencia y una ausencia, si bien esta interpretación tampoco está exenta de crítica (Lobo et al., 2008). En este punto, es cuando retomamos la problemática acerca del tamaño y configuración del área de estudio.

El AUC, ya sea calculado con datos de presencia/background o con datos de presencia/ausencia, será tanto mayor conforme más grande sea el área de estudio debido a la autocorrelación espacial de los fenómenos biológicos. Ampliar el área de estudio deliberadamente para obtener un AUC elevado puede llevarnos a incurrir en una falacia estadística. Es por este motivo por lo que ceñimos el área de estudio a la envolvente del área de distribución de nuestra especie objeto de estudio (Anderson y Raza, 2010).

Debido a la problemática del AUC, empleamos una serie de métricas adicionales. El cálculo de la sensibilidad y la especificidad a través de la matriz de confusión nos permitió ponderar por separados los errores de omisión y comisión. También calculamos el coeficiente de correlación biseriado (COR), como medida paramétrica de correlación biseriada entre los valores observados frente a los valores predichos (Zheng y Agresti, 2000); y, el True Skill Statistic (TSS), como una medida de ajuste similar a Kappa, pero mejorada, pues evita el efecto de la prevalencia ( $p = A+C/n$ , esto es, proporción de presencias en la muestra total) (Allouche et al. 2006).

Finalmente, proyectamos los resultados de los modelos predictivos en el espacio geográfico por medio de cartografías de distribución calculando el promedio, como medida de tendencia central, y la desviación típica, como medida de dispersión. Estas medidas estuvieron basadas en los 100 mapas generados por cada algoritmo, por lo que el ensamblaje de modelos de calibración empleó 200 mapas.

## 2.5 Escenarios de cambio climático

El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), establecido por la Organización Meteorológica Mundial y el Programa de Naciones Unidas sobre Medio Ambiente, finalizó y aprobó definitivamente su quinto informe en noviembre de 2014. Esta quinta versión conocido por sus siglas en inglés (AR5) proporciona una actualización sobre los aspectos científicos, técnicos y socioeconómicos relacionados con el cambio climático.

En el trabajo desarrollado por el Grupo I se exponen las bases físicas del cambio climático (IPCC, 2013). En primer lugar, confirma las evidencias del calentamiento global y su relación con el aumento de Gases de Efecto Invernadero (GEI). Prosigue con la exposición de los impactos observados en el sistema Tierra (atmósfera, continentes, océano), haciendo hincapié también en los aspectos socioeconómicos de los mismos. Y, en tercer lugar, actualiza los escenarios de cambio climático previstos hasta el final de la presente centuria, vinculándolos con el desarrollo socioeconómico.

Las rutas representativas de emisión (RCPs, del inglés Representative Concentration Pathways) es como en el informe se denominan a los diferentes escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero. Las RCPs incluyen desde un escenario reducción de las emisiones de CO<sub>2</sub> a 450 ppm (RCP2.6), pasando por dos escenarios intermedios a 650 ppm (RCP4.5) y 850 ppm (RCP6.0), equivalentes de los anteriores SRES B1 y SRES B2 respectivamente, y un escenario de altas emisiones, 1350 ppm (RCP8.5), equivalente del SRES A1FI. Todos los escenarios muestran un aumento de las temperaturas a lo largo del siglo XXI. Según estos escenarios, la temperatura superficial global media en 2100 para los escenarios de referencia se situaría entre 0,2 °C y 4,8 °C por encima de la media tomando como referencia 1990, cifra que podría ser aún mayor si incorporamos la variabilidad de todos los modelos de circulación atmosférica global.

Existe un amplio abanico de modelos de circulación atmosférica global (GCMs, del inglés Global Circulation Models). Cada uno de los mismos supone una representación matemática del sistema climático terrestre en términos termodinámicos para las diversas fuentes de energía. Las ecuaciones que emanan de estos modelos se utilizan para simular las condiciones de la atmósfera y océanos de la Tierra, luego son ampliamente utilizados en el pronóstico del tiempo y en las proyecciones climáticas. Existen numerosas publicaciones en el campo de la modelización de nichos ecológicos donde se realizan predicciones basadas en uno o varios modelos de circulación y distintos escenarios de emisión. Prueba de ello es el impacto de los trabajos de Hijmans et al. (2005), basado en la generación de mapas bioclimáticos actuales y proyectados hacia el pasado y hacia el futuro a una resolución máxima de 30 segundos (equivale a 900 m en el ecuador), que en marzo de 2018 acumula 12 242 (Hijmans et al., 2005). El éxito de la publicación llevó a los autores a

revisar, mejorar y actualizar los resultados para continuar con la labor de transferencia (Fick y Hijmans, 2017).

En el presente trabajo, desarrollamos el downscaling estadístico de los mapas de clima futuro incorporando las anomalías del AR5–IPCC regionalizadas localmente por la AEMET en nuestros propios mapas de clima actual generados a una resolución de 100 m. Dada la enorme variabilidad en los resultados obtenidos por los numerosos modelos de circulación, desarrollamos un ensamblaje de modelos climáticos a partir del promedio de todos los GCMs regionalizados, estableciendo tres periodos de referencia: 2050 (2025-2050), 2075 (2050-2075) y 2100 (2075-2100); y, considerando tres rutas alternativas de emisión: RCP45, RCP60 y RCP80.

De esta manera capturamos la máxima variabilidad en los escenarios de cambio climático previstos, de acuerdo con las rutas de emisión, dentro un modelo general de consenso en el que promediamos las distintas predicciones de los modelos de circulación.

## **2.6 Especificaciones técnicas y software empleado**

La mayor parte del trabajo de modelización se desarrolló en el entorno de programación, análisis de datos y producción de gráficos R (R Core Team, 2017). En este entorno informático, desarrollamos la estrategia de muestreo, el análisis estadístico, los modelos predictivos, la evaluación de modelos y la producción gráfica y cartográfica básica. Previamente, procesamos las variables ambientales con Grass GIS y Saga GIS. El análisis estadístico se implementó con las funciones de la librerías “modeva” y “dismo”, y la modelización predictiva se llevó a cabo con la librería “sdm” (Naimi y Araújo, 2016). El diseño y maquetación de los mapas se realizó con ArcGIS.

## **3 Resultados**

### **3.1 Selección de las variables predictoras**

De acuerdo con los resultados de la primera iteración del análisis VIF (Tabla 2), detectamos una fuerte multicolinealidad provocada por dos predictores, las pendientes (slope) y el índice de rugosidad (tri), que son dos variables muy correlacionadas entre sí, que, además, mostraron una correlación con diferentes variables como el índice topográfico de humedad, la radiación solar o el índice topográfico de posición multiescalar, de ahí que mostraran un coeficiente de determinación tan elevado y un VIF por encima de 10, el doble del umbral máximo permitido. En la segunda iteración, descartadas las variables más conflictivas desde el punto de vista estadístico, aunque el coeficiente de determinación expresó cierta relación entre las variables, porque en parte derivan del modelo digital de elevaciones, esta no representó problemas de multicolinealidad debido que los valores de VIF obtenidos estuvieron por debajo de 5.

Tabla 2. Análisis VIF. Izquierda, primera iteración. Derecha, segunda iteración

Variables	R <sup>2</sup>	Tolerancia	VIF
slope	0.92	0.07	13.27
h <sub>i</sub>	0.90	0.09	10.77
twi	0.58	0.41	2.40
solar	0.56	0.438	2.28
t <sub>pi_multiscale</sub>	0.46	0.53	1.85
t <sub>max_summer</sub>	0.45	0.54	1.84
p <sub>tot</sub>	0.37	0.62	1.59
t <sub>min_winter</sub>	0.26	0.73	1.36

Variables	R <sup>2</sup>	Tolerancia	VIF
twi	0.41	0.58	1.71
t <sub>max_summer</sub>	0.40	0.59	1.68
solar	0.36	0.63	1.57
t <sub>pi_multiscale</sub>	0.35	0.64	1.54
p <sub>tot</sub>	0.31	0.68	1.45
t <sub>min_winter</sub>	0.23	0.76	1.30

**Leyenda:** R<sup>2</sup> de cada predictor sobre el resto de variables; Tolerancia = 1 - R<sup>2</sup>; VIF = 1 / (1 - R<sup>2</sup>)

Fuente: elaboración propia

En el análisis del error de Tipo I (Tabla 3) descubrimos que el índice topográfico de posición multiescalar no ejerce un efecto significativo sobre el nicho ecológico fundamental, por lo que descartamos esta variable como predictor. Las temperaturas máximas del verano (t<sub>max\_summer</sub>), las temperaturas mínimas del invierno (t<sub>min\_winter</sub>), la radiación solar (solar), las precipitaciones totales (p<sub>tot</sub>) y el índice topográfico de humedad (twi), por este orden, sí ejercen un efecto significativo sobre la distribución de la especie, especialmente, las cuatro primeras variables.

Tabla 3. Análisis del error de Tipo I (False Discovery Rate)

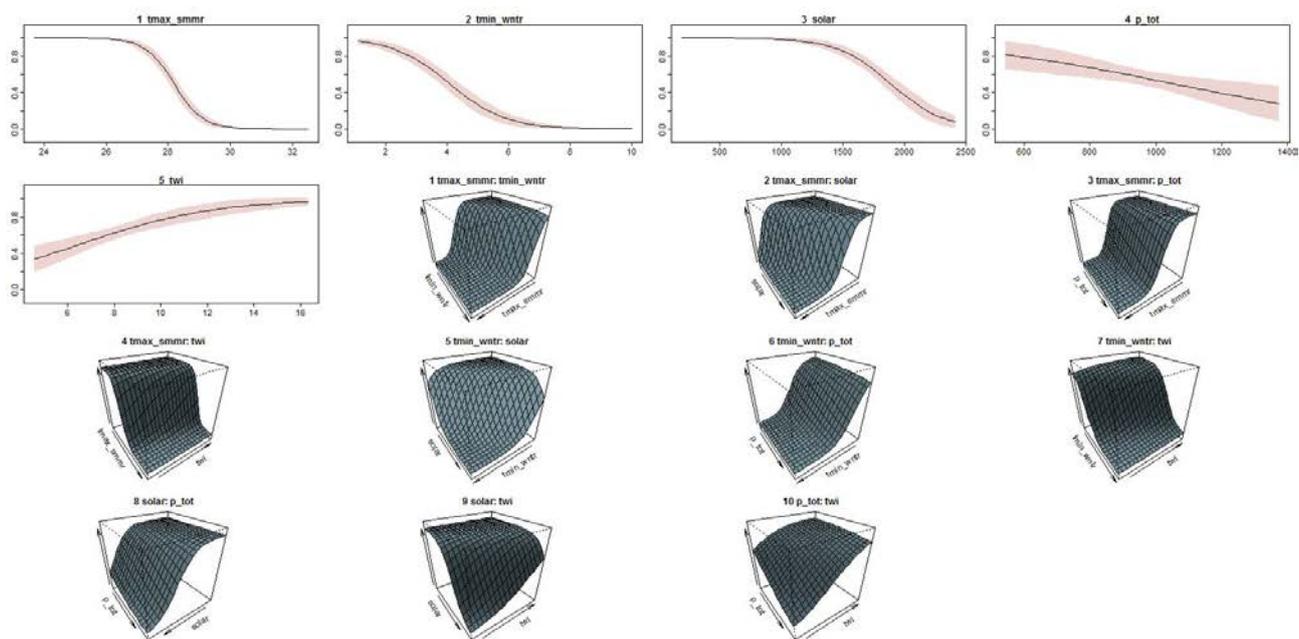
Variables	Coefficientes	AIC	BIC	P-valores
t <sub>max_summer</sub>	-1.8653242	98.36265	104.513	0.001***
t <sub>min_winter</sub>	-1.0736783	154.10109	160.2514	0.001***
solar	-0.0024267	191.76121	197.9116	0.001***
p <sub>tot</sub>	0.0057728	196.42344	202.5738	0.001***
twi	-0.2191835	217.65795	223.8083	0.004**
t <sub>pi_multiscale</sub>	0.1553804	223.6553	229.8057	0.14

**Leyenda:** nota sobre significación estadística: P ≤ 0.001\*\*\*; P ≤ 0.01\*\*

Fuente: elaboración propia

El modelo de regresión (GLM) alcanzó una devianza explicada del 78 %, que ascendió al 86 % cuando los predictores se sometieron a una transformación polinómica de segundo grado. El análisis de las curvas de respuesta y las interacciones (Figura 5) resultó especialmente esclarecedor para las variables relacionadas con las temperaturas y la radiación solar. Las curvas de respuesta se interpretan fácilmente sobre un plano bidimensional, sin embargo, las interacciones debemos interpretarlas en base a las reciprocidades observadas entre los ejes bivariados, es decir, en tanto se produce relación de una variable en función de los valores que adopta la otra.

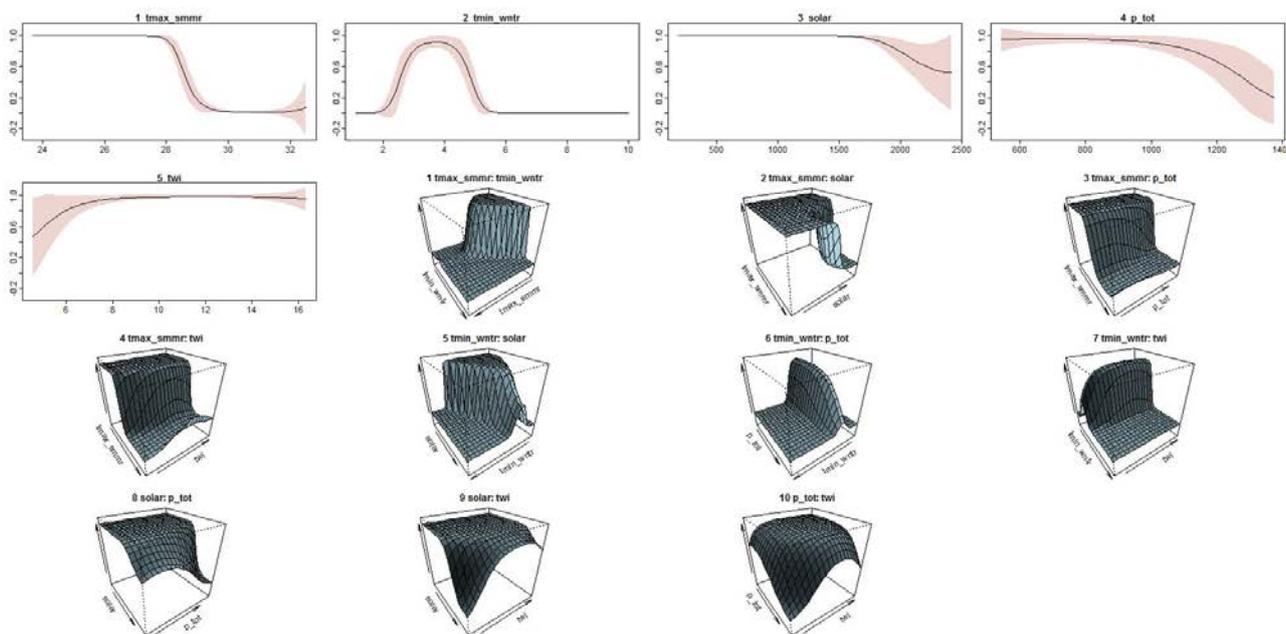
Figura 5. Curvas de respuesta e interacciones. GLM



Fuente: elaboración propia

En el área de estudio, la probabilidad de presencia de la especie desciende cuando se alcanzan unas temperaturas medias de las máximas muy elevadas, pero la radiación solar permite atenuar el efecto de las temperaturas máximas como se aprecia en el gráfico de interacción. La curva sigue la misma tendencia en lo que respecta a la temperatura media de las mínimas en invierno, pero un dibujo más suavizado, que evidencia la presencia de lugares con un clima continentalizado con temperaturas frescas en invierno y donde el pinsapo no está presente. La transformación de esta variable (Figura 6) descubre un óptimo de temperatura media de las mínimas entre los 3 y los 5 ° C, con ausencia de la especie donde se registran los mínimos, que corresponden con las cumbres más elevadas de la Sierra de las Nieves. De nuevo, la radiación solar ejerce una interacción que expresa que la especie puede estar presente en lugares con unas mínimas más suaves. La curva de respuesta de la radiación solar es altamente informativa, con una meseta que ilustra la preferencia de la especie por los lugares menos soleados. Se trata de una variable que interacciona con todas las demás, aunque en mucha menor medida con las precipitaciones. No sería correcto interpretar que la presencia de la especie responde a un decremento de las precipitaciones. Por medio de la transformación polinomial de segundo grado del predictor "p\_tot", en el marco del área de estudio, descubrimos cómo la curva de respuesta se mantiene recta y con un intervalo e confianza más ajustado en torno a unas precipitaciones elevadas, y desciende en los extremos más elevados. Ello es debido a que el nicho realizado del pinsapo no está presente en las zonas más pluviosas del área de Grazalema.

Figura 6. Curvas de respuesta e interacciones. GLM con transformación polinómica de 2º grado



Fuente: elaboración propia

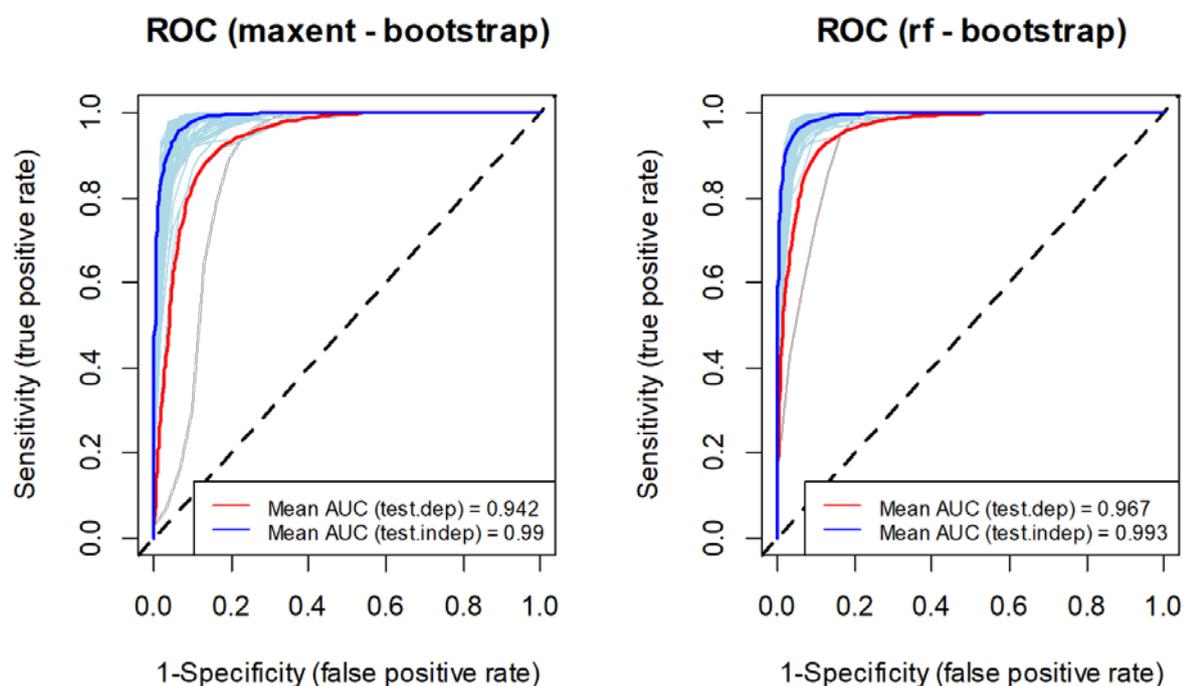
A nivel andaluz, el área de estudio es la más pluviosa y la distribución del pinsapo se circunscribe a la Serranía de Ronda. Sin embargo, dentro del área de estudio, la zona occidental es la más pluviosa, y esta incluye en su mayor parte lugares templados donde el pinsapo no está presente de facto. Entonces, debemos interpretar que, dentro del área de estudio, eminentemente pluviosa, las precipitaciones totales no constituyen un predictor con la suficiente capacidad discriminante en el marco de un modelo de regresión de presencia-ausencia. Las interacciones de las precipitaciones con el resto de variables no son claras, excepto con el índice topográfico de humedad.

En definitiva, el modelo de regresión produjo unos resultados satisfactorios desde el punto de vista informativo. Interpretamos un marco explicativo general sobre la influencia las variables ambientales en la probabilidad de presencia de la especie, y esto nos permitió fundar con criterios estadísticos la significación de los predictores. A continuación, se muestran los resultados de los modelos predictivos generados con las variables seleccionadas, donde aplicamos los algoritmos de inteligencia artificial Maxent y Random Forest, con datos de presencia-background.

### 3.2 Capacidad discriminante de los modelos predictivos

El trazado de las curvas ROC correspondientes a cada réplica de los modelos predictivos confirmó el buen ajuste a la curva promedio (Figura 7). Los valores de AUC más elevados se obtuvieron con datos de presencia-ausencia (test independiente), sobre presencia-background (test con datos no independientes), de modo que los modelos resultaron excelentes tanto para discriminar presencia de una ausencia, como una presencia de un dato aleatorio.

Figura 7. Curvas ROC y AUC de Maxent y Random Forest

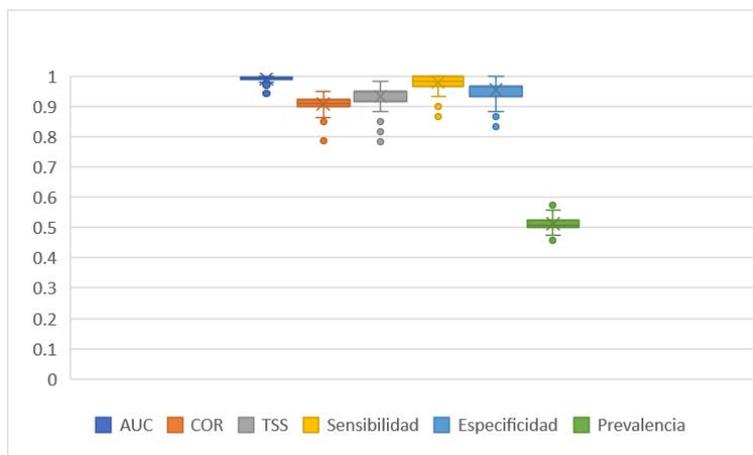


Fuente: elaboración propia

Un aspecto novedoso y revelador acerca de la estrategia de muestreo, fue que el empleo de tan sólo 80 puntos de background nos permitió obtener unos modelos lo suficientemente ajustados. Normalmente, el algoritmo Maxent opera con valores “default” de 10 000 puntos de background, lo que supone un mayor costo computacional y tiempo de procesado, y desde el punto de vista estadístico, éste es un aspecto que resulta difícil de justificar más que como artefacto estadístico. Por otra parte, entrenar los modelos con los mismos registros de presencia y background, y evaluarlos también con una muestra balanceada de presencias y ausencias, nos permitió establecer una prevalencia del 0,5. Por este motivo, empleamos la prevalencia como umbral (threshold) para discriminar entre presencias y ausencias.

Obsecuentemente, el ensamblaje de modelos, evaluado con datos independientes de presencia y ausencia, mostró una capacidad discriminante excelente de acuerdo con las métricas empleadas (Figura 8). Además, el ensamblaje maximizó la sensibilidad sobre la especificidad, minimizando el error de omisión, considerado un error más grave que el error de comisión. La prevalencia empírica de los modelos se ajustó a 0,5. Cabe destacar que algunas iteraciones mostraron una peor capacidad discriminante, mejor evidenciada por los parámetros COR y TSS. En todo caso, la existencia de modelos menos ajustados estuvo más influenciada por la especificidad. En este sentido, de acuerdo con el coeficiente de Pearson, COR y TSS fueron más sensibles a una mejor especificidad.

Figura 8. Capacidad discriminante del ensamblaje de modelos



Fuente: elaboración propia

### 3.3 Cartografías de distribución potencial del pinsapo. Escenario actual

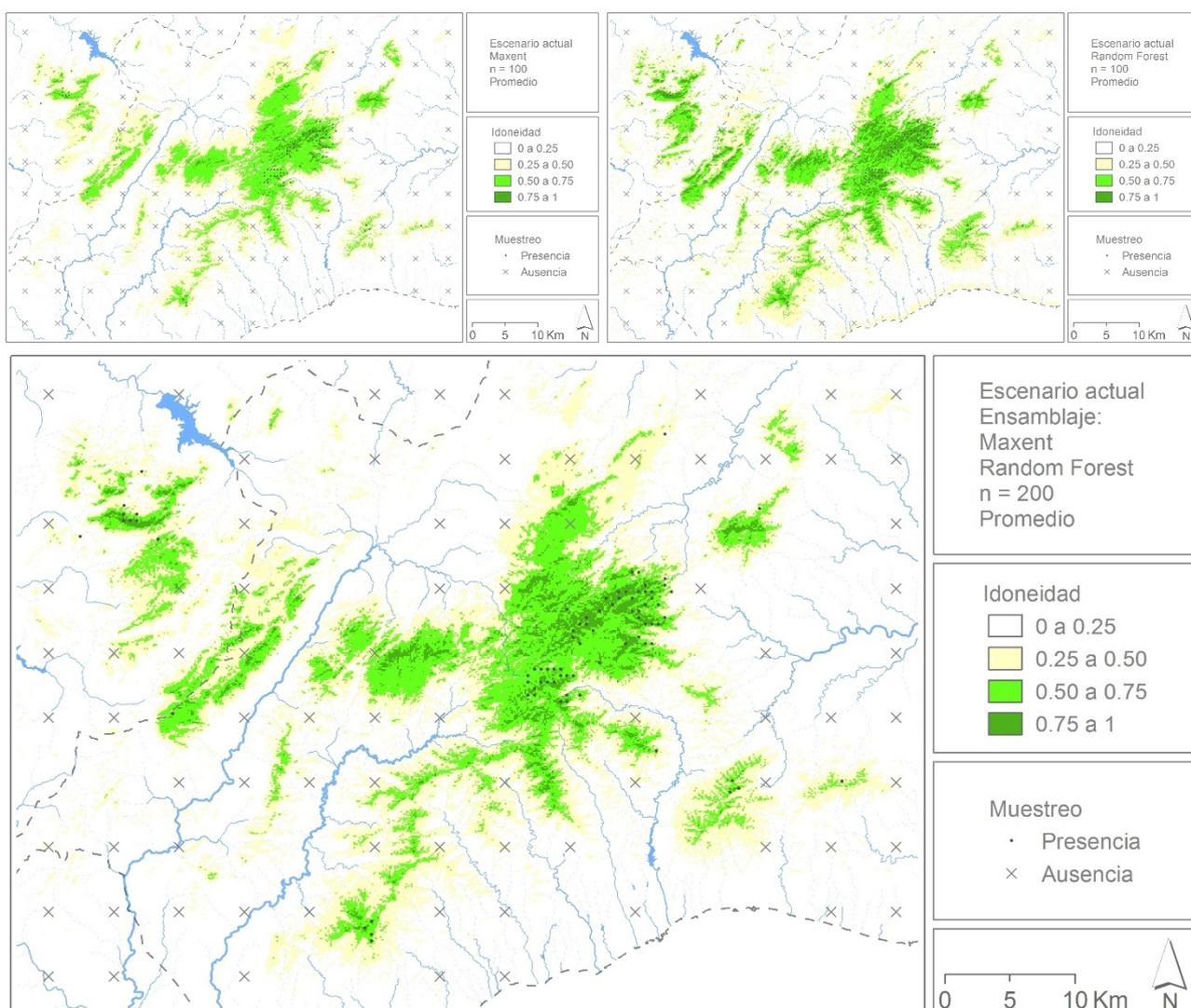
Los modelos pueden converger en la manifestación de una excelente capacidad discriminante, pero esta puede ser el resultado de predicciones espaciales con una desigual distribución de los valores predichos. Ello puede manifestar diferencias como resultado de la manera en que cada algoritmo interacciona con los datos de entrada.

En la Figura 9, se ilustran los resultados espaciales del modelo de distribución del pinsapo en la Serranía de Ronda. Maxent proyectó una predicción más ajustada a los registros de presencia. Random Forest abarcó unos valores de idoneidad más elevados y menos ajustados a los registros de presencia. Pero en conjunto, ambas predicciones se mostraron muy correlacionadas entre sí ( $R^2 = 0,82$ ), lo que evidencia un éxito de la estrategia de muestreo y selección de variables predictoras. Las mayores diferencias entre ambos algoritmos se mostraron en el espectro de los valores de idoneidad más elevados. En este sentido, Maxent mostró una mayor variabilidad de las precipitaciones en aquellos lugares más pluviosos y elevados, mientras que una mayor desviación en las predicciones de Random Forest estuvo provocada por los umbrales termométricos. Entre buenas predicciones, elegimos el modelo de consenso para minimizar el error (Araújo y Whittaker, 2005).

A grandes rasgos, la predicción de consenso descubre la influencia del relieve de la serranía en la idoneidad de la especie, que confirma su preferencia por las zonas donde convergen los siguientes criterios: bajas temperaturas, exposiciones de umbría y valores de precipitación elevados. En el área de estudio, estos requisitos están generalmente presentes en casi todas las sierras que superan los 1000 m sobre el nivel del mar. Cuando los requisitos térmicos se encuentran en los umbrales, el papel de la radiación solar ocupa un mayor protagonismo, y encontramos que las umbrías sostienen la viabilidad de la especie por debajo de umbrales termométricos suficientes. Esta

circunstancia se aprecia nítidamente en casi todas las alineaciones montañosas de la serranía. Por el contrario, amplias zonas de la Serranía de Ronda donde las precipitaciones son también abundantes, están fuera del área del nicho realizado y nicho ecológico fundamental del pinsapo, especialmente, en el suroeste del área de estudio, donde las temperaturas son templadas y predominan los alcornocales. Este hecho colige que, a escala local, las precipitaciones no representen un predictor tan importante para explicar la presencia o ausencia de la especie. En este sentido, puede que en investigaciones previas se haya exagerado la importancia de las precipitaciones sobre el nicho ecológico del pinsapo y la viabilidad de la especie.

**Figura 9. Modelos de distribución potencial del pinsapo en la Serranía de Ronda. Escenario actual. Promedio**



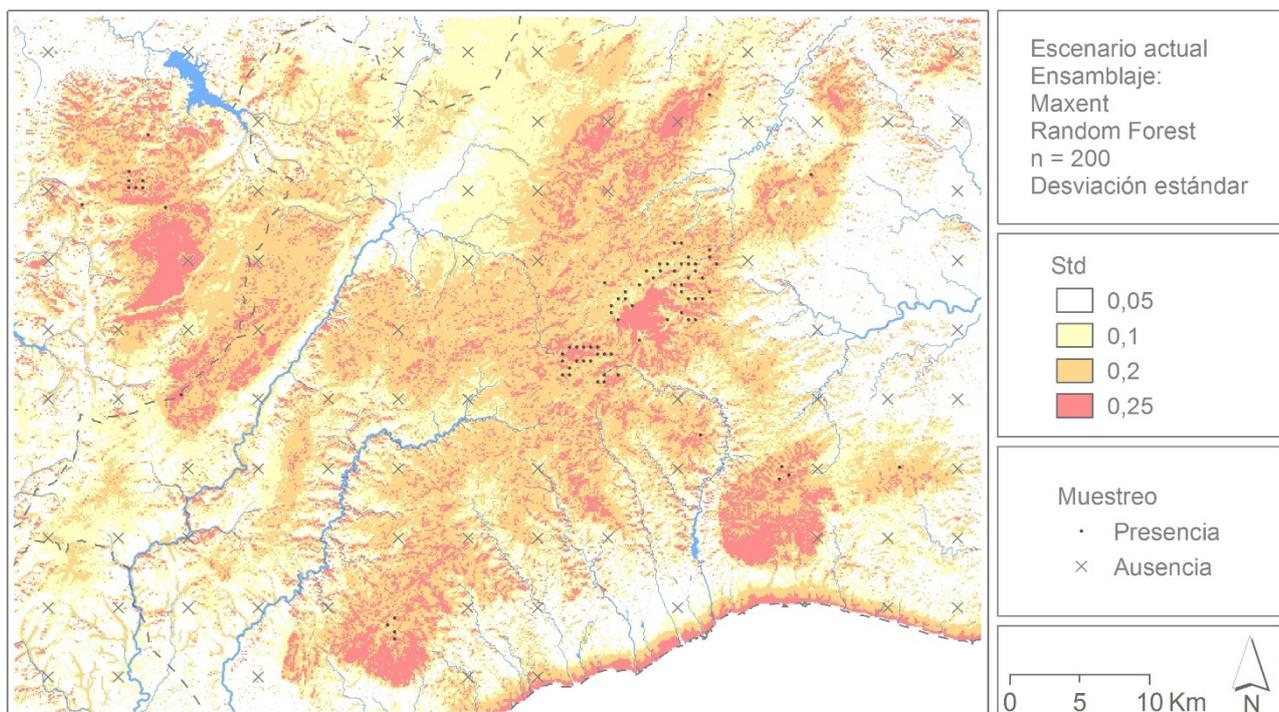
Fuente: elaboración propia

El estudio de la variabilidad incluida en el ensamblaje de modelos (Figura 10), nos permitió determinar en qué áreas la predicción resultó más variable de acuerdo con cada iteración realizada por los algoritmos Maxent y Random Forest, descubriendo además qué predictores estaban

contribuyendo localmente en este sentido. La desviación fue muy reducida en las zonas dónde los modelos predijeron una idoneidad media o baja del pinsapo. Como excepción, debemos destacar la línea de costa, por la influencia de los predictores "tmax\_summer" y "twi". En estas áreas, los valores de idoneidad para la especie fueron generalmente bajos o muy bajos, pero en algunas iteraciones la influencia de estos predictores, sobrestimó la idoneidad de la zona para la especie, aunque siempre dentro de unos valores muy bajos, en el espectro de las ausencias de la especie, por lo que no reviste la mayor importancia. Por el contrario, es más importante considerar las desviaciones en áreas donde los valores de idoneidad fueron intermedios, por los que, en estos casos, las predicciones resultaron menos confiables. Finalmente, en el espectro de favorabilidad de la especie, encontramos algunas áreas donde las desviaciones fueron elevadas, en este caso casi siempre condicionadas por la influencia de uno o varios predictores que infraestimaron la distribución potencial del pinsapo. Quizás los ejemplos más destacables fueron encontrados en las partes cimeras de la Sierra de las Nieves y Sierra de Grazalema. Más adelante, retomaremos qué importancia tiene esta variabilidad.

Concluyendo, las predicciones estuvieron más cerca del promedio en la vecindad de los registros de presencia de formaciones monoespecíficas de pinsapo situadas en los lugares más elevados y orientados al norte.

Figura 10. Desviación estándar del ensamblaje de modelos. Escenario actual



Fuente: elaboración propia

### 3.4 Análisis de escenarios de cambio climático previstos

Los escenarios de cambio climático analizados (Figura 11) mostraron la existencia de una tendencia hacia el descenso de las precipitaciones y el aumento de las temperaturas. No obstante, observamos una gran variabilidad en la evolución prevista de las precipitaciones, un hecho motivado por la regionalización de los distintos modelos de circulación global dentro de un ámbito de por sí altamente variable como lo es el sur de la península Ibérica.

Figura 11. Anomalías climáticas previstas según las rutas de emisión (RCP).

Ensamblado de modelos de circulación

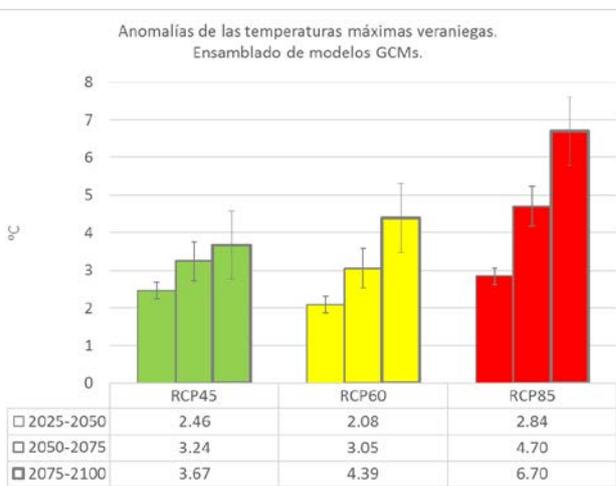
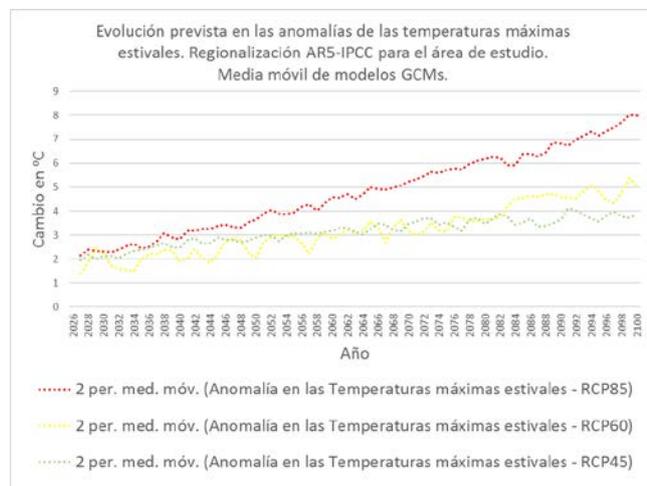
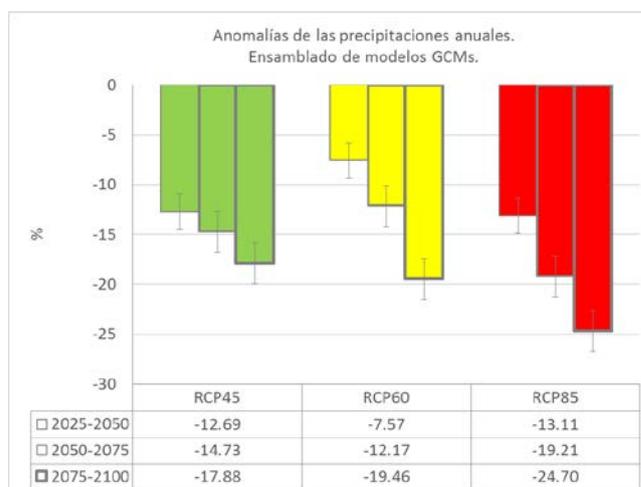
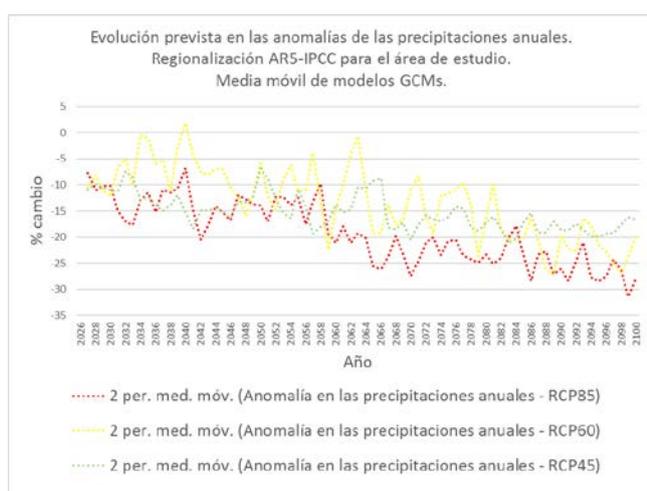
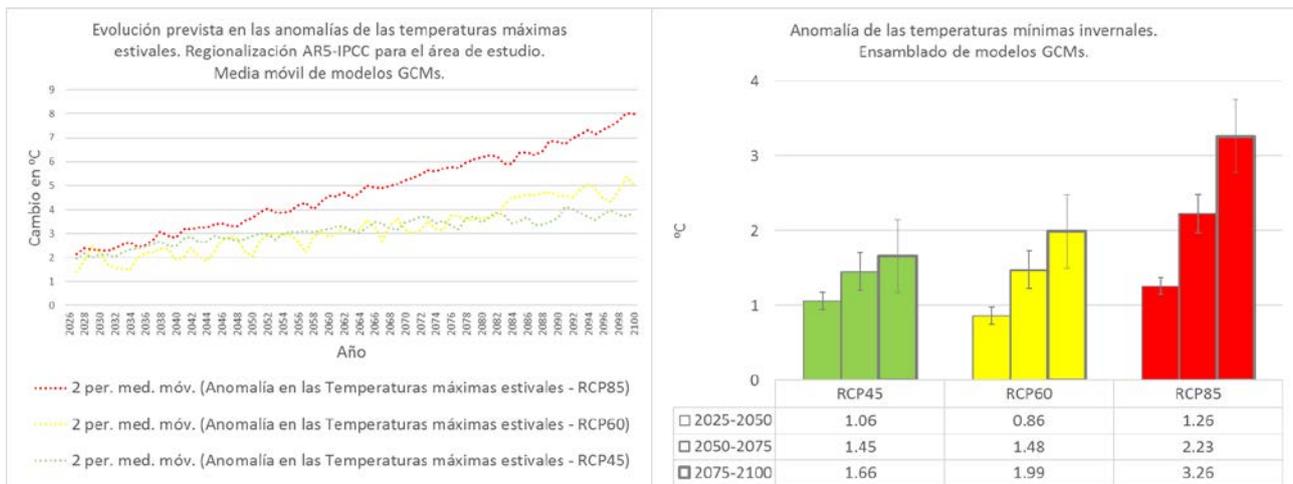


Figura 11. Continuación



Fuente: elaboración propia a partir de los análisis de los datos AR5-IPCC regionalizados por la AEMET

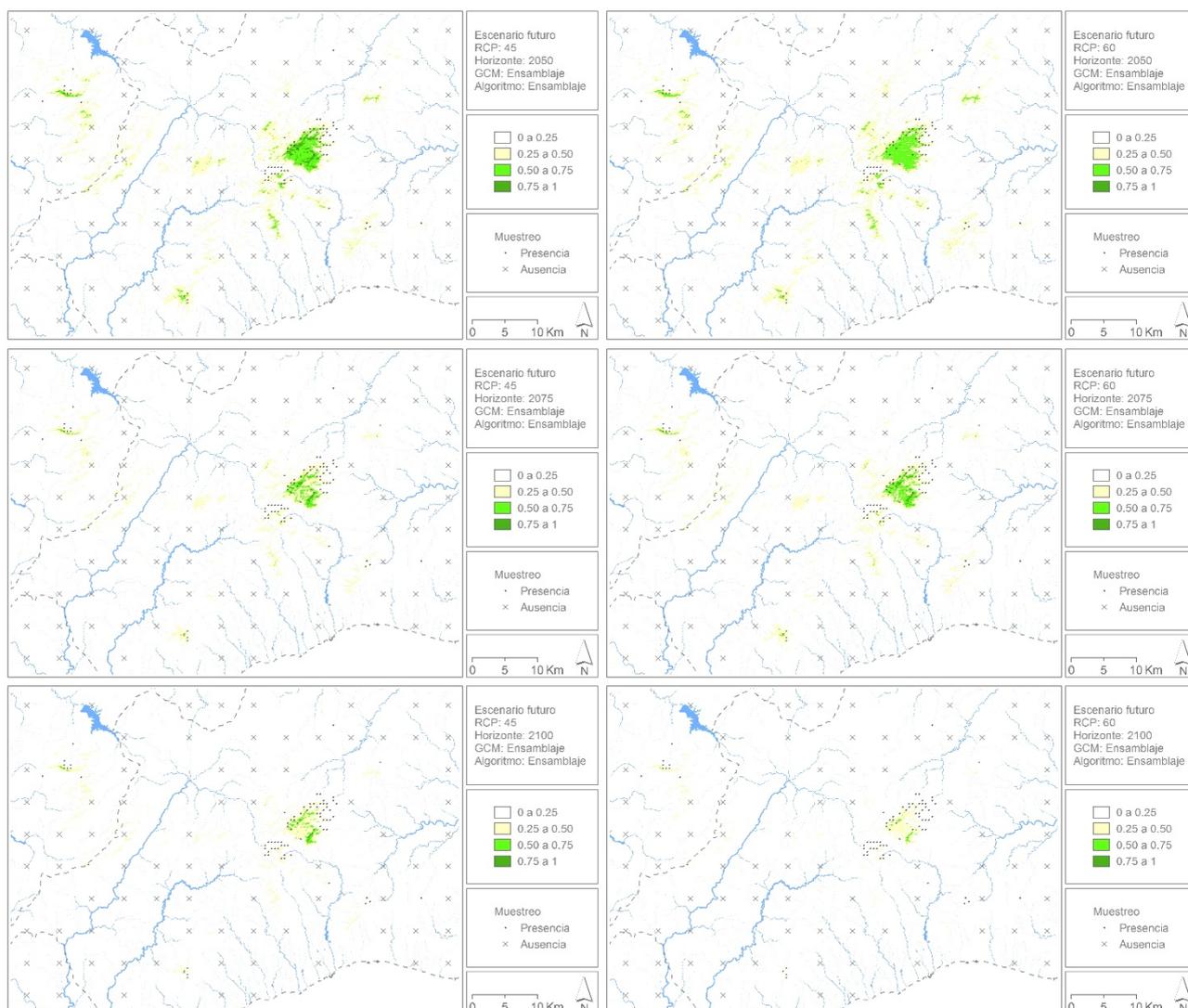
Mediante la metodología del downscaling estadístico, implementamos las anomalías de precipitaciones y temperaturas en nuestros predictores para proyectar los modelos de nicho ecológico calibrados en el escenario actual hacia los horizontes futuros 2050, 2075 y 2100, de acuerdo con las rutas de emisión de CO<sub>2</sub> RCP45, RCP60 y RCP85.

### 3.5 Cartografías de distribución potencial del pinsapo. Escenarios futuros

De acuerdo a los escenarios climáticos con emisiones intermedias, RCP45 y RCP60, el nicho ecológico fundamental del pinsapo se vería claramente alterado, especialmente por el incremento de las temperaturas, que reduciría la distribución potencial de la especie a los lugares más elevados (Figura 12). Hasta el año 2050, se mantendría una elevada idoneidad en el área donde actualmente persisten los principales pinsapares, pero se reduciría drásticamente el área de expansión potencial.

Figura 12. Impacto del cambio climático en la distribución potencial del pinsapo.

Escenarios con emisiones intermedias



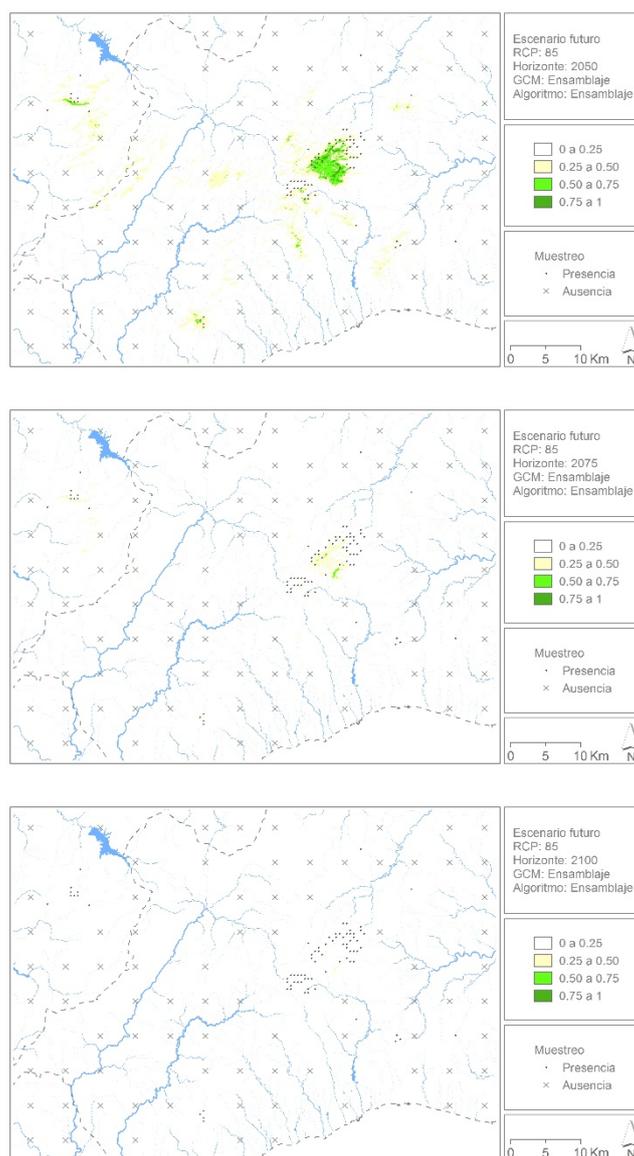
Fuente: elaboración propia

En el mismo horizonte 2050, observamos la persistencia de algunas áreas potenciales para el establecimiento del pinsapo donde actualmente la especie no está presente. Hacia 2075, el área de distribución potencial del pinsapo se reduciría aún más, pero persistiría la idoneidad de la especie en buena parte de los enclaves donde hoy permanece, e incluso en pequeños reductos dispersos en la serranía, pero se aprecia cómo el óptimo de estas poblaciones se alcanzaría en los pisos superiores. En estos dos horizontes, la altitud y la exposición constituirían un papel fundamental para la viabilidad de las poblaciones de *Abies pinsapo*. Finalmente, en el horizonte 2100, sólo persistiría unos valores idoneidad elevados en la Sierra de las Nieves y Sierra de Grazalema, y en pequeños reductos dispersos.

En el peor de los escenarios posible, de acuerdo con una ruta con altas concentraciones de emisiones de gases de efecto invernadero (Figura 13), los modelos mostraron unos resultados

similares hasta el horizonte 2050, pero más allá, sólo encontramos valores intermedios de idoneidad en las umbrías de las cumbres de la Sierra de las Nieves, especialmente en la umbría de su principal elevación (Torrecilla 1919 m). Más allá del horizonte 2075, nuestros modelos proyectaron la total desaparición del nicho ecológico fundamental de *Abies pinsapo* en la Serranía de Ronda, con valores máximos de idoneidad que apenas superan el 0,25 sobre en la misma área de la Sierra de las Nieves.

Figura 13. Impacto del cambio climático en la distribución potencial del pinsapo.  
Escenarios con altas emisiones



Fuente: elaboración propia

## 4 Discusión

### 4.1 Hasta donde llegan los modelos

A grandes rasgos, los resultados obtenidos en esta investigación se sitúan en la línea de los obtenidos por otros investigadores con esta y otras especies emparentadas y también vulnerables al cambio climático en la península (Alba-Sánchez et al., 2010; Felicísimo et al., 2012; Guerrero et al., 2013; López-Tirado y Hidalgo, 2014). Sin embargo, también encontramos importantes diferencias, tanto por la metodología empleada, los datos como en los resultados, así como por la interpretación de los mismos, sin contar el hecho de que trabajamos con los datos más actualizados del 5º informe del IPCC.

El nicho ecológico fundamental actual que hemos modelado para el pinsapo está mucho más ajustado que el obtenido en otras investigaciones con datos de presencia y ausencia y métodos de regresión para especies del género *Abies* en la península Ibérica (López-Tirado y Hidalgo, 2014), en que la distribución potencial del pinsapo parece sobreestimada. En el Anexo I, adjuntamos nuestros resultados de las predicciones espaciales basadas en el modelo estadístico calibrado con datos de presencia y ausencia. Como pudimos observar en el análisis de las curvas de respuesta, los modelos lineales generalizados son obsecuentes con respecto a la función de vínculo que se establece. Esta cualidad es muy útil para testar hipótesis de trabajo, pero supone una debilidad con respecto a los algoritmos predictivos, pues estos descubren patrones empíricos y suelen ajustar mejor sus predicciones, especialmente cuando los datos son escasos. En general, los modelos de regresión basados en datos de presencia y ausencia tienden a sobrepredecir el área de distribución. Es difícil justificar dónde debemos situar el umbral de los registros de ausencia para calibrar estos modelos, especialmente en aquellos casos donde los umbrales son difusos en el contexto de gradientes.

Frente a los resultados obtenidos por Felicísimo et al. (2002) a una resolución de 1 km donde los autores sólo operaron con Maxent, nuestros modelos obtuvieron valores de idoneidad más elevados para la especie dentro del área de estudio, y mejores expectativas dentro de los escenarios de cambio climático previstos, en buena parte porque trabajamos una escala más detallada y capturamos una mayor variabilidad de los microambientes que posibilitan la presencia del pinsapo. Coincidimos con Guerrero et al. (2013) en el hecho de las variables relacionadas con las temperaturas tendrán una mayor incidencia que las relacionadas con las precipitaciones, pero que, en última instancia, los requisitos de humedad del pinsapo estarán vinculados a los microambientes en umbría en lugares elevados. Finalmente, nuestros resultados también están en la línea de los obtenidos por un reciente informe del Centro Común de Investigación (JRC) de la Comisión Europea sobre el impacto del calentamiento global en la distribución de *Abies alba* en el continente europeo (de Rigo et al., 2017), donde los autores -que emplearon una metodología

similar a la nuestra- concluyen que el área de distribución potencial para el abeto blanco sufrirá un drástico cambio en Pirineos, Alpes y Cárpatos. Nótese que todas estas investigaciones han sido realizadas con metodologías similares a la que hemos empleado y han sido producto de la transferencia de la investigación desde el ámbito científico y técnico, hecho que evidencia el interés por los modelos de nicho ecológico.

Por otra parte, los resultados obtenidos con los modelos de nicho ecológico son coherentes con los obtenidos por otros investigadores usando diferentes metodologías (Linares et al., 2010, 2009). Así, Linares et al. (2010), en un estudio donde analizaron anillos de crecimiento de pinsapo, concluyen que el decaimiento de las poblaciones de la especie está provocado por una combinación de factores en las que interviene el estrés hídrico tanto en el corto plazo como en el largo plazo, convirtiendo a la especie en altamente vulnerable al calentamiento global. En este sentido, los autores destacan que el óptimo de la especie se produce en los pisos más elevados, que es donde la especie actualmente está prácticamente ausente, pero donde nuestros modelos también encuentran los valores de idoneidad más elevados (y desviaciones elevadas), especialmente en los escenarios previstos en el futuro.

Sin embargo, llegados a este punto, debemos especificar con precisión la interpretación de nuestros resultados. No es posible hablar en términos de extinción sobre la “desaparición de la especie” especies como sugiere Felicísimo et al. (2002) a partir de las conclusiones obtenidas por un modelo de nicho ecológico que a su vez es obsecuente de otros modelos de clima que manejan una gran cantidad de incertidumbre y cuyos resultados son imposibles de validar. Los modelos son siempre aproximaciones y su valor es eminentemente heurístico. Siguiendo a Oreskes (2010), la discusión científica debe estar abierta hacia el campo de la medición y predicción sistemática del error, y la discusión de los resultados en un contexto donde la validación no es posible (Oreskes, 2010).

Pero los modelos de nicho ecológico también pueden ser proyectados hacia el pasado, y en este escenario sí podemos contrastar (que no validar) las proyecciones con la presencia de registros fósiles datados en la misma época. En este sentido, encontramos un interesante trabajo en que los autores proyectaron modelos de nicho ecológico de *Abies pinsapo* y *Abies alba* hacia el Holoceno Medio y Máximo Interglacial del Cuaternario, y contrastaron los resultados con registros fósiles (pólenes) de estas mismas especies (Alba-Sánchez et al., 2010). Con respecto al pinsapo, resultó consistente la proyección de zonas favorables para la especie en las montañas orientales y la presencia de registros fósiles en la vecindad. El interés de esta aproximación radica en que, con los datos adecuados, sería factible una aproximación hacia el escrutinio de la plasticidad ecológica de la especie en ambientes pasados y condiciones muy diferentes a las actuales o semejantes a las futuras.

## 4.2 Más allá de los modelos. Adaptación al cambio global

Nuestros modelos proyectaron un retroceso del área de distribución potencial de la especie. Pero la potencialidad y viabilidad de una especie va más allá de los factores que introducimos en un correlativo. Realmente, los modelos de nicho ecológico cuando son proyectados, registran los ambientes de favorabilidad que más se parecen a los escenarios de calibración. Y los resultados son útiles, pero están lejos de ser absolutamente concluyentes.

Aunque pueda inferirse de los resultados de muchas investigaciones, el paradigma mecanicista de los modelos de nicho ecológico no siempre es un condicionante, porque estos modelos pueden nutrirse de aproximaciones dinámicas, que consideren no sólo los datos de presencia como simples positivos en clave binaria, sino incorporando una dimensión ecofisiológica (Kearney y Porter, 2009). No es lo mismo un registro de presencia de un árbol de 500 años que de una plántula de la misma especie. Expresan diferentes escalas temporales y, probablemente, la expresión de diferentes ambientes. Así podemos encontrar bosques relictos con árboles centenarios donde la regeneración es inexistente y lugares donde una especie que nunca estuvo comienza a colonizar su vecindad.

Por otra parte, también encontramos áreas donde la especie podría persistir en el futuro, pero no conocemos con certeza si la especie será capaz de adaptarse al ritmo de los nuevos cambios en el momento en el que estos se estén produciendo (Serra-Díaz et al., 2014), en este sentido volvemos a insistir sobre la importancia de los estudios paleoecológicos. Necesitamos aproximaciones complementarias y sinérgicas.

Realmente, nuestros modelos proyectan las tolerancias ambientales del pinsapo hacia los escenarios futuros, pero no cómo se comportará la especie en los nuevos escenarios, aunque cabe esperar que allí donde la especie se encuentre fuera del rango de tolerancia ambiental, comenzará a experimentar un retroceso dada su escasa plasticidad ecológica. De acuerdo con Matías et al. (2012), podríamos interpretar la evolución futura del pinsapo según el modelo en el que describen los estadios del frente de retroceso de las especies vulnerables (e.g. *Pinus Sylvestris*) al calentamiento global (Matías y Jump, 2012): resiliencia, declive y relictas. De este modo, el pinsapo podría atravesar una primera fase de resiliencia en la que se mantendrían las poblaciones más o menos estables, básicamente por la longevidad de las especies arbóreas, a pesar de las condiciones para la especie serían cada vez menos favorables. Superada esta fase, sucedería un declive poblacional porque las tasas de reclutamiento de la especie se reducirían drásticamente. Aunque los individuos adultos podrían resistir, cada vez se darían peores condiciones para la regeneración por la vía del reclutamiento natural de nuevos individuos. En este punto, con una población más envejecida, se acelerarían los procesos de decaimiento forestal. En una tercera etapa, sólo persistirían poblaciones relictas en pequeños microambientes.

Se sabe que el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico aumenta el crecimiento, la eficiencia del uso del agua de la fotosíntesis y puede aliviar parcialmente los efectos nocivos del calentamiento y la sequía. Sin embargo, en áreas donde ocurren severos y prolongados episodios de sequía, la fotoinhibición y la limitación metabólica a la fotosíntesis pueden impedir que las especies mediterráneas aprovechen el mayor CO<sub>2</sub> atmosférico, hecho que probablemente ralentizaría la recuperación después del final de la estación seca (Bussotti et al., 2013). Las especies más sensibles serán aquellas que se encuentren en el límite de su distribución. Por el contrario, se espera que los árboles termófilos tengan una mayor difusión, ya que el estrés por frío invernal se verá reducido por el calentamiento. Pero las especies no son islas, conviven e interaccionan entre sí, dependen de una comunidad, y pueden verse favorecidas o perjudicadas por la convivencia (Morelli y Tryjanowski, 2015).

En el caso del pinsapo, su regeneración podría verse favorecida por la presencia de un dosel arbóreo proporcionado por especies más adaptadas a la sequía que le permitan un ambiente más húmedo en sus estadios iniciales. El reto consiste en conseguir que todas estas variables puedan incorporarse a los modelos. Variables como las edáficas, porque, si bien es cierto que el pinsapo, según los modelos, sólo encontraría un nicho climático favorable en los lugares más elevados, también es cierto que estas áreas se corresponden con los sitios más desprovistos de suelo, zonas donde la especie actualmente no está presente, y donde no sabemos si la especie podrá asentarse y echar raíces. Además, las desviaciones de nuestras predicciones fueron elevadas en estos ambientes.

No podemos omitir la influencia del ser humano. En el área de estudio, la estructura demográfica y diversidad de las poblaciones de *Abies pinsapo* está muy influenciada por la desigual presión antrópica ejercida en los distintos montes sujetos a diferentes sistemas de explotación en el pasado (Linares et al., 2011). En sentido inverso, también hemos de comentar la influencia positiva del ser humano, concretada en los programas de recuperación de especies, que en el caso de Andalucía se concreta en el Plan de Recuperación del Pinsapo aprobado por la Junta de Andalucía, donde se incluyen estrategias activas de conservación y regeneración de la especie. Por estas razones, la investigación sobre el rendimiento y la plasticidad ecológica de diferentes genotipos, sobre la selección de especies nodriza y sobre técnicas de plantación y manejo puede tener una importancia estratégica para el manejo forestal adaptativo en un escenario de cambio global.

La incorporación de todos estos componentes podría mejorar ostensiblemente la utilidad de los modelos de distribución de especies en el ámbito de la planificación y conservación de la biodiversidad (Tulloch et al., 2016). Cada vez más, aparecen evidencias que demuestran que las aproximaciones basadas en modelos de nicho ecológicos pueden proporcionar una primera aproximación razonable de la magnitud de los posibles cambios de rango de la especie, especialmente cuando faltan datos más detallados sobre dinámica de dispersión, procesos demográficos que respaldan el desempeño de la población y cambio en la cobertura del suelo

(Fordham et al., 2017). En este punto, más allá de la ecología, la Geografía debe reivindicar su papel como ciencia no reduccionista y holística y liderar un rol como disciplina integradora de los contenidos geográficos (Pitman, 2005).

Finalmente, con objeto de garantizar un máximo nivel de salvaguarda de *Abies pinsapo*, considerando el denominado principio de precaución, tal y como se recoge en el artículo 191 del Tratado de Funcionamiento de la Unión Europea, pensamos que sería necesario el más amplio rango de protección para el núcleo de la Serranía de Ronda, tanto en las áreas donde el pinsapo actualmente está presente, como en aquellas donde podría prosperar en aras de una mayor conectividad ecológica de las comunidades asociadas a la especie que redunde en un mayor plasticidad y resiliencia del pinsapo ante los cambios previstos. En esta dirección, apoyamos la declaración del Parque Nacional de la Sierra de las Nieves, pero también apoyamos la propuesta que incluye Sierra Bermeja (Gómez Zotano et al., 2014) dentro de los límites que abarcaría un gran Parque Nacional de la Serranía de Ronda, en tanto que la viabilidad de la especie estará condicionada por la existencia de una amplia superficie protegida que conecte las poblaciones dispersas y el desarrollo de una estrategia de conservación que también integre socio-económicamente (y socio-ecológicamente) los municipios del entorno en un marco común, protegiendo además una de las áreas de mayor endemidad de la península Ibérica (Mendoza-Fernández et al., 2015).

## 5 Conclusiones

Nuestros resultados evidencian la utilidad de los modelos estadísticos y predictivos con base en la teoría del nicho ecológico para modelar la distribución potencial de *Abies pinsapo* en la Serranía de Ronda y proyectarla hacia el futuro según los escenarios de cambio climático previstos.

La metodología, basada en un muestreo sistemático de registros de presencia y ausencia, y la selección y calibración estadística de las variables ambientales más importantes, permite testar hipótesis de trabajo y maximizar la eficiencia de los predictores empleados y la capacidad discriminante de los modelos predictivos calibrados con datos de presencia/background y evaluados con datos de presencia/ausencia.

El análisis de los escenarios de cambio climático constituye un paso fundamental para incorporar las anomalías climáticas en los modelos de distribución proyectados hacia el futuro. Existe un amplio abanico de modelos de circulación atmosférica muy variables entre sí. El denominador común entre todos es la tendencia central, que en la zona de estudio se concreta hacia el alza de las temperaturas y un incremento de la aridez del medio. Estas anomalías fueron implementadas en los predictores.

El área de distribución potencial actual para el pinsapo abarca buena parte de la Serranía de Ronda, y está muy vinculada con los valores mínimos de temperatura y radiación solar, y en menor medida, con los máximos de precipitación. Nuestros modelos de nicho ecológico proyectados hacia el futuro según los distintos escenarios de cambio climático previstos en el 5º Informe del IPCC, nos permiten concluir que el pinsapo será una especie muy vulnerable ante el calentamiento global, puesto que su distribución potencial podría verse muy alterada, en tanto que las áreas más favorables retrocederían a los lugares más elevados y sombríos, pudiendo incluso desaparecer en un escenario de altas emisiones a finales del siglo XXI. Está por demostrar cómo afectará estos cambios a la especie en un escenario de cambio global en el marco de una gestión activa y adaptativa.

## Bibliografía

- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., y 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. *Diversity & Distributions*, 16, 214-228.
- Alexander, L. V., Zhang, X., Peterson, T. C., Caesar, J., Gleason, B., Klein Tank, A. M. G., Haylock, M., Collins, D., Trewin, B., Rahimzadeh, F., Tagipour, A., Rupa Kumar, K., Revadekar, J., Griffiths, G., Vincent, L., Stephenson, D. B., Burn, J., Aguilar, E., Brunet, M., Taylor, M., New, M., Zhai, P., Rusticucci, M., y Vazquez-Aguirre, J. L. (2006). Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111.
- Alizoti, P.G., Fady, B., Prada, M. A., y Vendramin, G. G. (2011). *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of Mediterranean firs (Abies spp.)*. Biodiversity International.
- Allouche, O., Tsoar, A., y 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.
- Anderson, R. P., y Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: Preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37, 1378-1393.
- Araújo, M., y Whittaker, R. (2005). Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 529-538.
- Araújo, M. B., y Rahbek, C. (2006). How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313, 1396-1397. doi: 10.1126/science.1131758
- Asensi Marfil, A., y Díez Garretas, B. (1999). Biogeografía, bioclimatología y paisaje vegetal de la provincia de Málaga. En *Elementos de Los Paisajes de La Provincia de Málaga* (pp. 23-38). Málaga: Servicio de Publicaciones de Universidad de Málaga.
- Austin, M. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200, 1-19.
- Barbosa, F. G., y Schneck, F. (2015). Characteristics of the top-cited papers in species distribution predictive models. *Ecological Modelling*, 313, 77-83. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.06.014
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A.T., Soberón, J., y Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche

modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222, 1810-1819. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

Benito, B. M., Lorite, J., Pérez-Pérez, R., Gómez-Aparicio, L., y Peñas, J. (2014). Forecasting plant range collapse in a mediterranean hotspot: When dispersal uncertainties matter. *Diversity & Distribution*, 20, 72-83. doi: 10.1111/ddi.12148

Bowles, G. (1782). *Introducción a la historia natural y a la geografía física de España*. Madrid: Imprenta Real.

Box, E. O. (1981). Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio*, 45, 127-139. doi: 10.1007/BF00119222

Breiman, L. (2001). Random forests. *Journal of Machine Learning Research*, 45, 5-32. doi: 10.1023/A:1010933404324

Buentgen, U., Brazdil, R., Heussner, K. U., Hofmann, J., Kontic, R., Kyncl, T., Pfister, C., Chroma, K., y Tegel, W. (2011). Combined dendro-documentary evidence of Central European hydroclimatic springtime extremes over the last millennium. *Quaternary Science Reviews*, 30, 3947-3959. doi: 10.1016/j.quascirev.2011.10.010

Bussotti, F., Ferrini, F., Pollastrini, M., y Fini, A. (2013). The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 80-98. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.09.013

Caudullo, G., y Tinner, W. (2016). *Abies - Circum-Mediterranean firs in Europe: distribution, habitat, usage and threats*. En *European Atlas of Forest Tree Species*. European Commission.

Cook, J., Oreskes, N., Doran, P. T., Anderegg, W. R. L., Verheggen, B., Maibach, E. W., Carlton, J. S., Lewandowsky, S., Skuce, A. G., y Sarah, A. (2016). Consensus on consensus: a synthesis of consensus estimates on human-caused global warming. *Environmental Research Letters*, 11, 1-24. doi: 10.1088/1748-9326/11/4/048002

Coumou, D., y Rahmstorf, S. (2012). A decade of weather extremes. *Nature Climate Change*, 2, 491-496. doi: 10.1038/NCLIMATE1452

Crowley, T. J., y North, G. R. (1988). Abrupt Climate Change and Extinction Events in Earth History. *Science*, 240, 996-1002. doi: 10.1126/science.240.4855.996

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.

De Rigo, D., Caudullo, G., San-Miguel-Ayanz, J., y Barredo, J. I. (2017). *Robust modelling of the impacts of climate change on the habitat suitability of forest tree species*. Publications Office of the European Union. doi: 10.2760/296501

- Demangeot, J. (1989). *Los medios naturales del globo*. Barcelona: Masson.
- Demeritt, D. (2001). The construction of global warming and the politics of science. *Annals of the American Association of Geographers*, 91, 307-337. doi: 10.1111/0004-5608.00245
- Dering, M., Sekiewicz, K., Boratynska, K., Litkowiec, M., Iszkulo, G., Romo, A., y Boratynski, A. (2014). Genetic diversity and inter-specific relations of western Mediterranean relic *Abies* taxa as compared to the Iberian *A. alba*. *Flora*, 209, 367-374. doi: 10.1016/j.flora.2014.03.011
- Efron, B. (1981). Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika*, 68, 589-599.
- Esteban-Parra, M. J., Rodrigo, F. S., y Castro-Diez, Y. (1998). Spatial and temporal patterns of precipitation in Spain for the period 1880-1992. *International Journal of Climatology*, 18, 1557-1574. doi: 10.1002/(SICI)1097-0088(19981130)18:14<1557::AID-JOC328>3.3.CO;2-A
- Felicísimo, Á. M., Muñoz, J., Mateo, R. G., y Villalba, C. J. (2012). Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Ecosistemas*, 21, 1-6.
- Ferre Bueno, E. (1999). Las unidades naturales de la provincia de Málaga. En *Elementos de los paisajes de la provincia de Málaga* (pp. 13-22). Málaga: Servicio de Publicaciones y Divulgación Científica de la Universidad de Málaga.
- Ferreras Chasco, C., y Fidalgo Hijano, C. (1991). *Biogeografía y edafogeografía*. Madrid: Síntesis.
- Ferreras Fernández, C. (2005). *Historia del clima mediterráneo*. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente. Murcia: Región de Murcia.
- Fick, S., y Hijmans, R. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
- Fielding, A. H., y Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38-49.
- Fischer, E. M., y Knutti, R. (2015). Anthropogenic contribution to global occurrence of heavy-precipitation and high-temperature extremes. *Nature Climate Change*, 5, 560-564. doi: 10.1038/nclimate2617
- Fisher, H. J. (2002). Macroecology: new, or biogeography revisited? *Nature*, 417, 787. doi: 10.1038/417787c
- Fordham, D. A., Bertelsmeier, C., Brook, B. W., Early, R., Ara, M. B., Neto, D., y Brown, S.C. (2017). How complex should models be? Comparing correlative and mechanistic range dynamics models. *Global Change Biology*, 1-14. doi: 10.1111/gcb.13935

- Franklin, J. (2009). *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Nueva York: Cambridge University Press.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19, 474-499.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C. H., Boulangeat, I., y Thuiller, W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16, 331-342.
- García, L. (2003). Controlling the false discovery rate in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 553-554. doi: 10.1016/j.tree.2003.08.011
- Giampoudakis, K., Marske, K. A., Borregaard, M. K., Ugan, A., Singarayer, J. S., Valdes, P. J., Rahbek, C., y Nogués-Bravo, D. (2016). Niche dynamics of Palaeolithic modern humans during the settlement of the Palaeartic. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1-12. doi: 10.1111/geb.12543
- Gómez Moreno, M. (2012). La Serranía de Ronda: configuración física y articulación del poblamiento. *Takurunna*, 2, 121-150.
- Gómez Zotano, J., Román Requena, F., Hidalgo Triana, N., y Pérez Latorre, A. V. (2014). Biodiversidad y valores de conservación de los ecosistemas serpentínicos en España. *Boletín la Asociación de Geógrafos Españoles*, 65, 187-206.
- González-Hidalgo, J. C., Brunetti, M., y de Luis, M. (2011). A new tool for monthly precipitation analysis in Spain: MOPREDAS database (monthly precipitation trends December 1945-November 2005). *International Journal of Climatology*, 31, 715-731. doi: 10.1002/joc.2115
- Gonzalez-Hidalgo, J. C., Peña-Angulo, D., Brunetti, M., y Cortesi, N. (2015). MOTEDAS: A new monthly temperature database for mainland Spain and the trend in temperature (1951-2010). *International Journal of Climatology*, 35, 4444-4463. doi: 10.1002/joc.4298
- Grabherr, G., Gottfried, M., y Paull, H. (1994). Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369, 448. doi: 10.1038/369448a0
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84, 2809-2815. doi: 10.1890/02-3114
- Guerrero, J., Cáceres, F., Giménes de Azcarate, F., y Moreira, J. (2013). The Spanish Fir Tree (*Abies pinsapo*): foreseeable behaviour and management criteria faced with climate change. Comunicación presentada en *Ecogenes Conference. Adapting to Global Change in the Mediterranean Hotspot*. Sevilla, 18-20 de septiembre.

- Guisan, A. y Edwards, T. C. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157, 89-100.
- Guisan, A., y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Guisan, A., Thuiller, W., y Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/9781139028271
- Guisan, A., y Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Gutiérrez-Hernández, O., Cámara-Artigas, R., y García, L. V. (2017). Nicho ecológico y distribución geográfica del pinsapo (*Abies pinsapo*. Boiss). *Takurinna*, 6-7, 59-88.
- Hedenstrom, A., Barta, Z., Helm, B., Houston, A. I., Mcnamara, J. M., y Jonzen, N. (2007). Migration speed and scheduling of annual events by migrating birds in relation to climate change. *Climate Research*, 35, 79-91. doi: 10.3354/cr00715
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913. doi: 10.1038/35016000
- Hewitt, G. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87-112. doi: 10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., y Hatziolos, M. E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, 1737-1742. doi: 10.1126/science.1152509
- Hughes, A. C. (2017). Mapping priorities for conservation in Southeast Asia. *Biological Conservation*, 209, 395-405. doi: 10.1016/j.biocon.2017.03.007
- Humboldt, A. von. (1805). *Essai sur le Géographie des Plantes*. París: Schoell, Lebrault & CO.
- IPCC (2013). *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Nueva York: Cambridge University Press.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., y Tibshirani, R. (2013). *An Introduction to Statistical Learning, with Applications in R*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-7138-7

- Kearney, M., y Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecological Letters*, 12, 334-50. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kent, M. (2005). Biogeography and macroecology. *Progress in Physical Geography*, 29, 256-264. doi: 10.1191/0309133305pp447pr
- Kouba, Y., Camarero, J. J., y Alados, C. L. (2012). Roles of land-use and climate change on the establishment and regeneration dynamics of Mediterranean semi-deciduous oak forests. *Forest Ecology Management*, 274, 143-150. doi: 10.1016/j.foreco.2012.02.033
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73. doi: 10.2307/1941447
- Linares, J. C. (2011). Biogeography and evolution of *Abies* (Pinaceae) in the Mediterranean Basin: The roles of long-term climatic change and glacial refugia. *Journal of Biogeography*, 38, 619-630. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x
- Linares, J. C., Camarero, J. J., y Carreira, J. A. (2010). Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: Insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology*, 98, 592-603. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01645.x
- Linares, J. C., Carreira, J. A., y Ochoa, V. (2011). Human impacts drive forest structure and diversity. Insights from Mediterranean mountain forest dominated by *Abies pinsapo* (Boiss.). *European Journal of Forest Research*, 130, 533-542. doi: 10.1007/s10342-010-0441-9
- Linares, J. C., y Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 15, 171-191.
- Linares, J. C., Delgado-Huertas, A., Camarero, J. J., Merino, J., y Carreira, J.A. (2009). Competition and drought limit the response of water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia*, 161, 611-624. doi: 10.1007/s00442-009-1409-7
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33, 103-114.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., y Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145-151.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. A., y Whittaker, R. J. (2016). *Biogeography*. Oxford: Oxford University Press.

- López-Tirado, J., y 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
- Martínez Enamorado, V., López García, E., y Becerra Parra, M. (2013). Cómo llamaban los andalusíes al pinsapo. *Takurunna*, 3, 364-372.
- Matías, L., y Jump, A. S. (2012). Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282, 10-22. doi: 10.1016/j.foreco.2012.06.053
- Mauritsen, T., y Pincus, R. (2017). Committed warming inferred from observation. *Nature Climate Change*, 7, 652-655. [https://doi. 10.1038/nclimate3357](https://doi.org/10.1038/nclimate3357).
- Meaza, G., Arozarena Concepción, M. E., Beltrán Yanes, E., Cadiñanos Aguirre, J. A., Ferreras Chasco, C., Lozano Valencia, P., Molina Holgado, P., Panareda Clopés, J. M., y Pintó Fusalba, J. (2000). *Metodología y práctica de la biogeografía*. Barcelona: Serbal.
- Mendoza-Fernández, A. J., Pérez-García, F. J., Martínez-Hernández, F., Salmerón-Sánchez, E., Medina-Cazorla, J. M., Garrido-Becerra, J. A., Martínez-Nieto, M. I., Merlo, M. E., y Mota, J. F. (2015). Areas of endemism and threatened flora in a Mediterranean hotspot: Southern Spain. *Journal for Nature Conservation*, 23, 35-44. doi: 10.1016/j.jnc.2014.08.001
- Milne, R. I., y Abbott, R. J. (2002). The origin and evolution of tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, 38, 281-314. doi: 10.1016/S0065-2296(02)38033-9
- Mod, H. K., Scherrer, D., Luoto, M., y Guisan, A. (2016). What we use is not what we know: Environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1308-1322. doi: 10.1111/jvs.12444
- Morelli, F., y Tryjanowski, P. (2015). No species is an island: Testing the effects of biotic interactions on models of avian niche occupation. *Ecology and Evolution*, 5, 759-768. doi: 10.1002/ece3.1387
- Naimi, B., y Araújo, M. B. (2016). sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39, 368-375. doi: 10.1111/ecog.01881
- Naimi, B., Skidmore, A. K., Groen, T. A., y Hamm, N. A. S. (2011). Spatial autocorrelation in predictors reduces the impact of positional uncertainty in occurrence data on species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 38, 1497-1509. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02523.x

- Nicholls, R. J., y Klein, R. J. T. (2005). Climate change and coastal management on Europe's coast. En J. E. Vermaat, L. Bouwer, R. K. Turner y W. Salomons (Eds.), *Managing European Coasts. Past, Present and Future* (pp. 199-226). Berlín: Springer. doi: 10.1007/3-540-27150-3\_11
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 521-531. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x
- Nogués Bravo, D. (2003). El estudio de la distribución espacial en la biodiversidad: concepto y métodos. *Cuadernos de Investigación Geográfica*, 29, 67-82.
- Oreskes, N. (2010). Evaluation (Not Validation) Models Quantitative. *Environmental Health*, 106, 1453-1460.
- Oreskes, N. (2005). The Scientific Consensus on Climate Change. *Science*, 306, 1686. doi: 10.1126/science.1103618
- Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371. doi: 10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102-117. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Peña-Angulo, D., Brunetti, M., Cortesi, N., y Gonzalez-Hidalgo, J. C. (2016). A new climatology of maximum and minimum temperature (1951-2010) in the Spanish mainland: a comparison between three different interpolation methods. *International Journal of Geographical Information Science*, 30, 2109-2132. doi: 10.1080/13658816.2016.1155712
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y Bastos Araujo, M. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Petit, J. R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotiyakov, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E., y Stievenard, M. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399, 429-436. doi: 10.1038/20859
- Phillips, S. J., y Dudi, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Pitman, A. J. (2005). On the role of Geography in Earth System Science. *Geoforum*, 36, 137-148. doi: 10.1016/j.geoforum.2004.11.008

- R Core Team (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Found. Stat. Comput. doi: 10.1007/978-3-540-74686-7
- Ripple, W. J., Wolf, C., Galetti, M., Newsome, T. M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M. I., y Laurance, W. F. (2017). World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. *BioScience*, 67, 1026-1028. doi: 10.1093/biosci/bix125/4605229
- Rodríguez Martínez, F. (1977). *La serranía de Ronda. Estudio geográfico*. Madrid: Confederación Española de Cajas Ahorro.
- Rubio Recio, J. M. (1989). Biogeografía. Paisajes vegetales y vida animal. Madrid: Síntesis.
- Ruddiman, W. F. (2003). The anthropogenic greenhouse era began thousands of years ago. *Climate change*, 61, 261-293. doi: 10.1023/B:CLIM.0000004577.17928.f8
- Ruiz Sinoga, J. D., Garcia Marin, R., Martinez Murillo, J. F., y Gabarron Galeote, M. A. (2011). Precipitation dynamics in southern Spain: Trends and cycles. *International Journal of Climatology*, 31, 2281-2289. doi: 10.1002/joc.2235
- Screen, J. A., y Simmonds, I. (2010). The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature*, 464, 1334-1337. doi: 10.1038/nature09051
- Serra-Diaz, J. M., Franklin, J., Ninyerola, M., Davis, F. W., Syphard, A. D., Regan, H. M., y Ikegami, M. (2014). Bioclimatic velocity: The pace of species exposure to climate change. *Diversity and Distributions*, 20, 169-180. doi: 10.1111/ddi.12131
- Stirling, I., Lunn, N. J., y Iacozza, J. (1999). Long-term trends in the population ecology of polar bears in western Hudson Bay in relation to climatic change. *Arctic*, 52, 294-306.
- Suc, J. P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307, 429-432. doi: 10.1038/307429a0
- Tejedor, E., Saz, M. A., Cuadrat, J. M., Esper, J., y de Luis, M. (2016). Temperature variability of the Iberian Range since 1602 inferred from tree-ring records. *Climate of the Past*, 13, 93-105. doi: 10.5194/cp-2016-9
- Tiffney, B. H., y Manchester, S. R. (2001). The Use of Geological and Paleontological Evidence in Evaluating Plant Phylogeographic Hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S3-S17. doi: 10.1086/323880
- Tulloch, A. I. T., Sutcliffe, P., Naujokaitis-Lewis, I., Tingley, R., Brotons, L., Ferraz, K. M. P. M. B., Possingham, H., Guisan, A., y Rhodes, J. R. (2016). Conservation planners tend to ignore improved accuracy of modelled species distributions to focus on multiple threats and ecological processes. *Biological Conservation*, 199, 157-171. doi: 10.1016/j.biocon.2016.04.023

Valladares, F. (2009). 9520 Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (p. 90). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., y Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499. doi: 10.1126/science.277.5325.494

Wallace R. A. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*. Vol. 1. Harper Brother. 1, 574. doi: 10.1086/271871

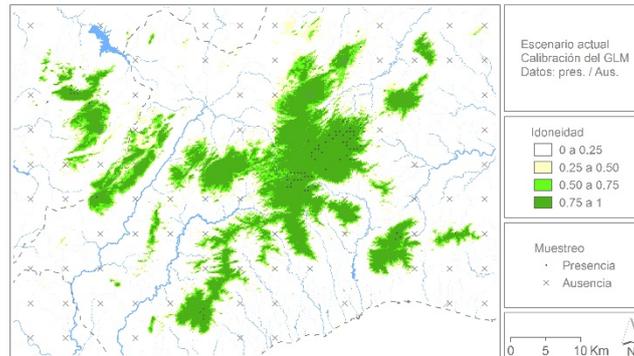
Waters, C. N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A. D., Poirier, C., Ga Uszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E. C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J. R., Richter, D. D., Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Waple, M., Williams, M., Zhisheng, A., Grinevald, J., Odada, E., Oreskes, N., y Wolfe, A. P. (2016). The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351, 137-148. doi: 10.1126/science.aad2622

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., y Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686-693. doi: 10.1126/science.1059412

Zheng, B., y Agresti, A. (2000). Summarizing the predictive power of a generalized linear model. *Statistics in Medicine*, 19, 1771-1781. doi: 10.1002/1097-0258(20000715)19:13<1771::AID-SIM485>3.3.CO;2-G

## Anexo I. Cartografía del modelo estadístico (GLM)

Figura 14. Impacto del cambio climático en la distribución potencial del pinsapo. Escenario actual



Fuente: elaboración propia

Figura 15. Impacto del cambio climático en la distribución potencial del pinsapo. Escenarios de emisiones intermedias

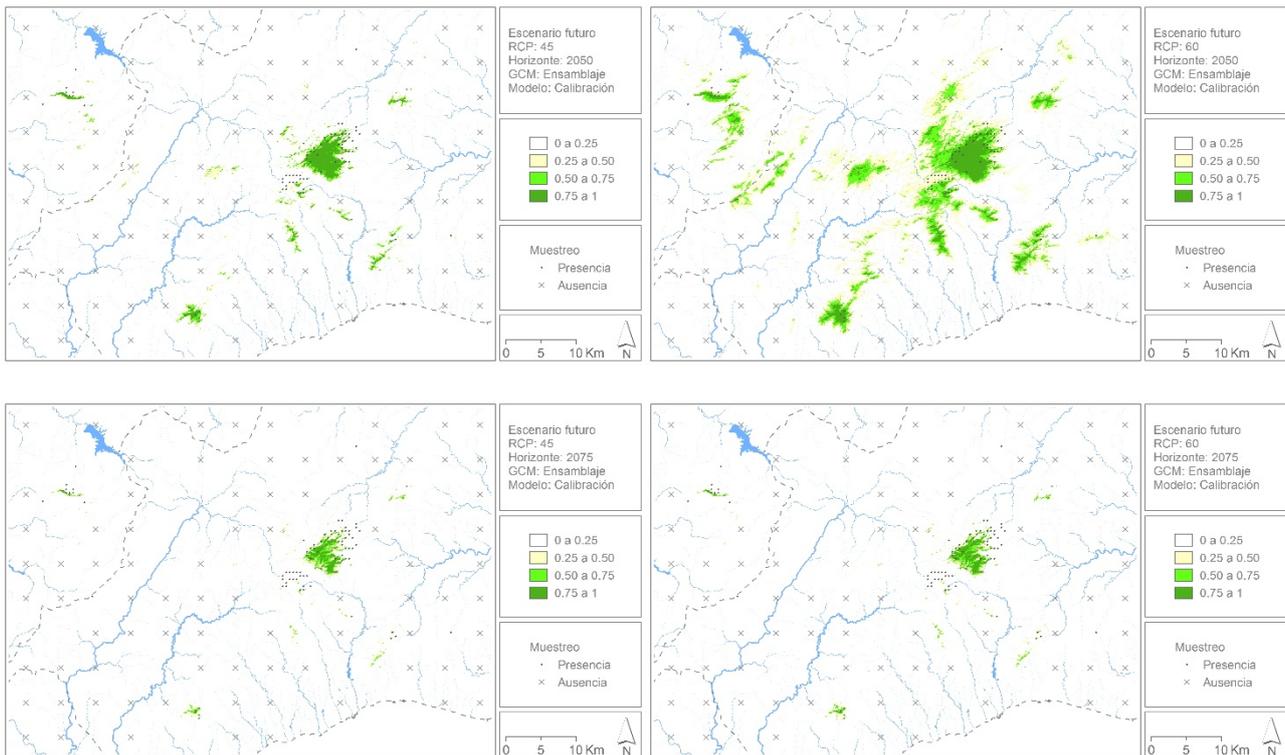
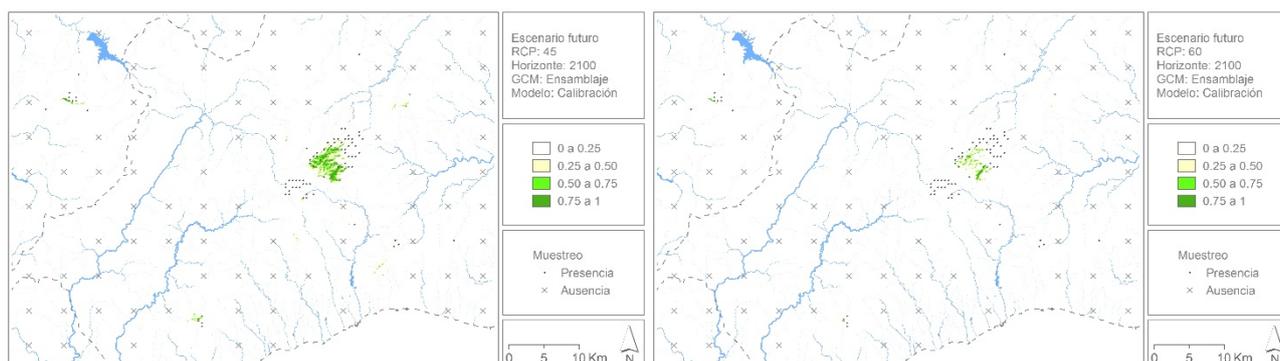
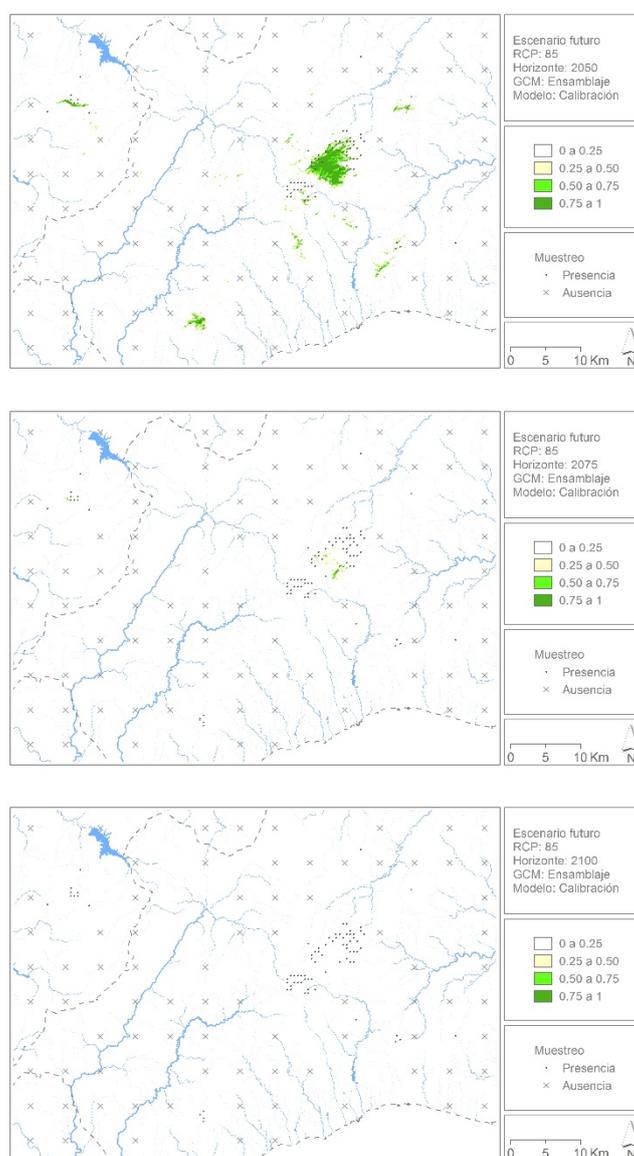


Figura 15. Continuación



Fuente: elaboración propia

Figura 16. Impacto del cambio climático en la distribución potencial del pinsapo. Escenarios con altas emisiones



Fuente: elaboración propia