

PASADO, PRESENTE Y FUTURO DE LOS BOSQUES DE MONTAÑA (III): DINÁMICA DE ECOTONOS FORESTALES

FERNANDO MONTES¹, ÁLVARO RUBIO-CUADRADO², MARIOLA SÁNCHEZ-GONZÁLEZ¹,
CRISTINA GÓMEZ¹, LAURA HERNÁNDEZ¹, DANIEL MORENO-FERNÁNDEZ¹,
RUT SÁNCHEZ DE DIOS³, HELIOS SAINZ-OLLERO⁴, ISABEL CAÑELLAS¹,
GABRIEL SANGÜESA-BARRERA^{5,6}, LLUÍS COLL⁷, JESÚS JULIO CAMARERO⁶

RESUMEN

Los ecosistemas forestales de montaña de la Península Ibérica, en los que algunas especies de árboles forman sus límites meridionales de su área de distribución mundial, son especialmente sensibles a los efectos del cambio climático y a los cambios que se han producido en la gestión y usos en estas áreas. Como consecuencia, estamos asistiendo a una redistribución de nuestros bosques de montaña a partir de procesos de ascensión de los pisos de vegetación hacia condiciones más favorables para su establecimiento y crecimiento, y a cambios en la dominancia de especies arbóreas como consecuencia de los cambios en el clima y en la gestión del bosque. En este trabajo se estudia la dinámica de especies forestales de montaña en los Parques Nacionales «Ordesa y Monte Perdido», «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici», «Picos de Europa», y «Sierra de Guadarrama», abarcando así un amplio gradiente climático, biogeográfico y de historia de usos. A partir de datos del Inventario Forestal Nacional y muestreos a escala de Parque Nacional, así como del análisis de los Mapas Forestales de 1966 y 1995 y del archivo histórico de imágenes del satélite Landsat, se han determinado cambios en la distribución de las especies. Se ha observado un ascenso en las últimas décadas de los ecotonos a favor de *Abies alba* y en detrimento del límite inferior de *Pinus uncinata* en el P.N. «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici», así como entre el bosque marcescente de *Quercus pyrenaica* y las masas de *Pinus sylvestris* en «Sierra de Guadarrama». En el P.N. «Ordesa y Monte Perdido» la dinámica de expansión de *Fagus sylvatica* y *Abies alba* sería consecuencia del temperamento tolerante a la sombra de ambas especies, lo que les permitiría regenerar en condiciones de bosque denso favorecidas por la ausencia de gestión. En cambio, la dinámica en el P.N. «Picos de Europa» está dominada por la persistente expansión holocena de *Fagus sylvatica* en la Cordillera Cantábrica.

Palabras clave: bosque, clima, dinámica, seguimiento, gestión.

¹ INIA-CIFOR, Ctra. de la Coruña km 7,5, 28040 Madrid.

² Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Escuela Técnica Superior de Ingeniería de Montes, Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid.

³ Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid.

⁴ Departamento de Biología (Botánica), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Darwin 2, Cantoblanco, 28049 Madrid.

⁵ Área de Botánica, Departamento de Ciencias Agroforestales, EU de Ingenierías Agrarias, iuFOR-Universidad de Valladolid, Campus Duques de Soria, 42004, Soria.

⁶ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Avda. Montañana 1005, Zaragoza.

⁷ Centre de Ciència i Tecnologia Forestal de Catalunya (CTFC), Ctra Sant Llorenç km 2, 25280, Solsona, Lleida.

PAST, PRESENT AND FUTURE OF MOUNTAIN FORESTS (III): FOREST ECOTONES DYNAMICS

ABSTRACT

Mountain forest ecosystems of the Iberian Peninsula constitute the worldwide southernmost distribution limit of some tree species. These areas, are considered particularly sensitive to climate-change effects and also to recent changes in land use. Expected forests' responses to these changes include upward altitudinal shifts of vegetation belts towards more suitable conditions for their establishment and growth or changes in the relevance of dominant tree species due to the abandonment of forest management. In this project we analyse the species dynamics in four National Parks covering a wide climatic, biogeographic and historical use gradients: «Ordesa y Monte Perdido», «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» «Picos de Europa» and «Sierra de Guadarrama». Changes in species distribution have been inferred from the analysis of the National Forest Inventory and our own sampling, as well as from information derived from historical forest maps (1966 and 1995) and remote-sensing imagery (Landsat). The ecotones between *Abies alba* (expanding) and *Pinus uncinata* (retreating) in «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» National Park and between *Quercus pyrenaica* and *Pinus sylvestris* in «Sierra de Guadarrama» National Park moved upwards during the last decades. In «Ordesa y Monte Perdido» National Park the expansion of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* is presumably a consequence of their shade tolerant character that enables successful regeneration in dense forest conditions favored by a lack of management. In «Picos de Europa» National Park, dynamics are dominated by the Holocene expansion of *Fagus sylvatica* along the Cantabric range.

Keywords: forest, climate, dynamics, monitoring, management.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales efectos del cambio climático sobre los ecosistemas forestales son los cambios en la composición, favoreciendo a las especies mejor adaptadas (THUILLER *et al.*, 2003; PARMESAN & YOHE, 2003; ARAÚJO *et al.*, 2005; AITKEN *et al.*, 2008). Este riesgo se acentúa en los límites biogeográficos de distribución de las especies, donde las condiciones climáticas pueden ser extremas para el desarrollo y viabilidad de las poblaciones. Las zonas de montaña pueden constituir refugios para poblaciones de árboles que encuentran las condiciones adecuadas para su desarrollo en ciertos pisos altitudinales o en refugios, pero a su vez son áreas especialmente vulnerables a los impactos del cambio climático (JUMP *et al.*, 2009, LEDO *et al.*, 2009). En los sistemas montañosos de la Península Ibérica, la confluencia de vegetación propia de los pisos subalpino y montano con vegetación adaptada al clima mediterráneo ha propiciado que estas transiciones entre comunidades (ecotonos) presenten una gran diversidad, cobrando especial relevancia otros factores tales como las influencia Atlántica y Mediterráneas en las franjas Noroccidental y Nororiental de la Península, respectivamente, la exposición y orientación de los sistemas montañosos (FONTAINE *et al.*, 2007), la sequía estival en montañas meridionales (MARTÍN-BENITO *et al.*, 2012) o las interacciones bióticas (ARAÚJO & LUOTO, 2007). Los registros climáticos de las últimas décadas muestran un incremento de las temperaturas y de la frecuencia e intensidad de las sequías en dichas montañas (LÓPEZ-MORENO & VICENTE-SERRANO, 2008; BRIFFA *et al.*, 2009). Este aumento de los episodios climáticos extremos han coincidido temporalmente con la disminución del impacto antrópico sobre la vegetación debido al abandono del medio rural, lo que ha propiciado un aumento de la cobertura de especies leñosas incluidos los árboles (AMEZTEGUI *et al.*, 2010; KOUBA *et al.*, 2012). Estos cambios, junto al hecho de que numerosas especies de árboles encuentren en los sistemas montañosos ibéricos el límite meridional de su área de distribución (p. ej. *Pinus sylvestris* L., *Pinus uncinata* Ram., *Abies alba* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Matt.) Leibl.), hacen que los ecosistemas forestales de las montañas ibéricas estén especialmente expuestos a los impactos de los cambios en el clima

y en la gestión (LAVOREL *et al.*, 1998; CASTRO *et al.*, 2002; TARDIF *et al.*, 2003; SCHROTER *et al.*, 2005; ENGLER *et al.*, 2011).

Uno de los posibles efectos del incremento de las temperaturas y de los cambios de uso del territorio sobre los ecosistemas forestales de montaña es el desplazamiento hacia cotas más altas de los límites altitudinales de los pisos de vegetación. Sin embargo, la respuesta no es homogénea, y mientras que en los límites superiores del bosque en los Pirineos se ha observado principalmente una densificación (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 2004), en otras montañas europeas se constata la ascensión del límite altitudinal del bosque y la invasión de antiguos pastos alpinos (MESHINEV *et al.*, 2000; KULLMAN, 2003;). Por ejemplo, en otros ecotonos, se ha podido detectar un ascenso en altitud en la distribución de *P. sylvestris*, *F. sylvatica* y *A. alba* en los Pirineos durante las últimas décadas según los datos del Inventario Forestal Nacional (IFN) (HERNÁNDEZ *et al.*, 2013, 2019), resultado que coincide con otros estudios desarrollados por grupos de investigación tanto españoles (PEÑUELAS & BOADA, 2003; PEÑUELAS *et al.*, 2007) como europeos (LENOIR *et al.*, 2008). Estos cambios en la distribución de las especies pueden tener como consecuencias: una invasión progresiva de especies propias de pisos de vegetación inferiores mejor adaptadas a las nuevas condiciones climáticas de los pisos superiores (GIMMI *et al.*, 2010), la fragmentación del área e incluso la extinción local de determinadas poblaciones de árboles que no pueden migrar hacia pisos más altos o refugiarse en zonas climáticamente propicias debido a la existencia de barreras físicas, climáticas o bióticas, como cuando el desplazamiento está limitado por la competencia con otras especies (RIGLING & CHERUBINI, 1999; REBETEZ & DOBBERTIN, 2004). Un ejemplo de este proceso podría ser la retracción del límite inferior del bosque subalpino de coníferas por competencia con frondosas que ascienden en altitud (KRÄUCHI & KIENAST 1993). En algunos casos los cambios de uso o en la gestión forestal están detrás de los cambios observados (GHRIG-FASEL *et al.*, 2007). El abandono del pastoreo en zonas de montaña podría ser también una de las causas en algunos casos de la expansión del bosque en su límite altitudinal (AMEZTEGUI *et al.*, 2016). La resiliencia de los ecosistemas forestales y la

longevidad de las especies de árboles hacen que estos procesos tengan lugar en dilatados periodos de tiempo, sin embargo, cambios en la regeneración o en la estructura poblacional pueden poner de manifiesto a veces alteraciones a más corto plazo en la dinámica forestal (AMÉZTEGUI *et al.*, 2015; HERNÁNDEZ *et al.*, 2019).

El seguimiento de la dinámica forestal, especialmente de los posibles procesos de decaimiento en las masas de algunas especies que encuentran en los ecosistemas de montaña de la Península Ibérica los límites de su área de distribución climática potencial, es especialmente relevante para la gestión en la Red de Parques Nacionales, cuyo principal objetivo es la conservación de los ecosistemas que albergan. Los modelos de distribución de especies (SDMs) pronostican importantes cambios en el área de distribución de las principales especies forestales teniendo en cuenta las proyecciones climáticas del IPCC que apuntan a un calentamiento acelerado (BENITO-GARZÓN *et al.*, 2006; 2008a; 2008b; THUILLER *et al.*, 2005; GARCÍA-LÓPEZ & ALLUÉ, 2010). Sin embargo, estas proyecciones van acompañadas de un alto grado de incertidumbre (THUILLER *et al.*, 2008), y la escala a la que operan los SDMs puede no ser adecuada para captar el efecto de algunos factores que modulan la respuesta de la vegetación al clima a escala regional o local (OSBORNE *et al.*, 2007; MILLER & HANHAM 2011). Por ello es necesario el estudio de la estructura y dinámica forestal a escala regional y local para diseñar estrategias de conservación en los Parques Nacionales. El Inventario Forestal Nacional (IFN), unido a fuentes históricas como el Mapa Forestal de España 1/400.000 (CEBALLOS 1966) e inventarios llevados a cabo a escala de Parque Nacional como el *Inventari Ecològic-Forestal* del Parque Nacional de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici», permiten identificar cambios en la estructura forestal a lo largo de las últimas décadas. Adicionalmente, las imágenes de teledetección, cada vez con una mejor resolución espacio-temporal, junto con nuevas técnicas de clasificación de la cubierta forestal basadas en atributos estructurales que se pueden calibrar a partir de nuevas técnicas de inventario forestal como el ForeStereo (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2014), constituyen una alternativa cada vez más empleada para el seguimiento de ecosistemas fores-

tales (GÓMEZ *et al.*, 2012). El conocimiento de los efectos que han tenido las fluctuaciones climáticas en el pasado y cómo está afectando el clima y los cambios de uso y gestión de las últimas décadas al crecimiento de los árboles y a su interacción con otras especies proporciona a su vez información clave sobre cuál puede ser la futura redistribución de los bosques de montaña (DEL RIO *et al.*, 2013; RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018).

Este trabajo reconstruye la dinámica de las últimas décadas de las especies dominantes en zonas de ecotono montano-subalpino y supra-oromediterráneo en bosques de montaña situados dentro de Parques Nacionales españoles durante las últimas décadas, con el objetivo de analizar los efectos del cambio climático y la gestión actual y pasada sobre la estructura y dinámica de los bosques de montaña.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

En los Pirineos se encuentran dos de los Parques nacionales en los que se llevó a cabo el estudio: el Parque Nacional «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» (Lleida) y el Parque Nacional «Ordesa y Monte Perdido» (Huesca). En el P.N. «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici», la temperatura media anual varía entre 2 y 5 °C, la precipitación anual es 1200-2000 mm y predominan los sustratos silíceos (VENTURA, 1992). Las masas de *Pinus uncinata* dominan en el límite altitudinal del bosque, entre 1700 y 2300 m de altitud. Por debajo de los 1700 m la especie predominante es *Abies alba*, acompañada por *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Sorbus aocuparia* L., *P. uncinata* y *P. sylvestris* (CARRILLO & NINOT, 1992). En el P.N. «Ordesa y Monte Perdido» predominan los sustratos calizos. La temperatura media cerca del límite superior del bosque es de 5 °C y la precipitación anual de unos 1400-1600 mm (CAMARERO & GUTIÉRREZ 1999). Los fondos de valle, entre los 1200 m y los 1600 m de altitud, están dominados por masas mixtas de *A. alba*, *F. sylvatica* y *P. sylvestris*, en muchos casos acompañados por *B. pendula*, *Taxus bacata* L. y especies de ribera como *Fraxinus angustifolia* Vahl. Al descender en altitud aparecen *Quercus ilex*

L. y *Quercus faginea* Lam. en el piso mediterráneo, mientras que *P. uncinata* forma el límite superior del bosque a 2100-2200 m (VILLAR & BENITO-ALONSO, 2001). El Parque Nacional «Picos de Europa» se encuentra en la Cordillera Cantábrica sobre formaciones tanto calcáreas como silíceas, siendo este último el tipo de suelo que domina en las zonas arboladas del Parque. La especie más abundante es *F. sylvatica*, con presencia de rodales de *Q. petraea*, *Quercus pyrenaica* Willd y *Betula pubescens* Ehrh. La temperatura media es de 8 °C y la precipitación anual de 1250 mm (RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018). En el Parque Nacional «Sierra de Guadarrama» el clima es continental y se caracteriza por una acusada sequía estival y grandes fluctuaciones de temperatura. La temperatura media es de 7 °C y la precipitación anual de 1340 mm. En las cotas menores predominan los bosques de *Q. pyrenaica*, que son sustituidos a partir de los 1500 m de altitud por pinares de *P. sylvestris* que se extienden hasta el límite superior del bosque a unos 2000 m de altitud (BENITO GARZÓN *et al.*, 2008b; CAÑELLAS *et al.*, 2000; FRANCO MÚGICA *et al.*, 1998; LÓPEZ-SÁEZ *et al.*, 2014).

Datos de dinámica forestal

El análisis de la dinámica de especies se ha realizado a partir de cuatro fuentes de información espacio-temporal distintas: datos de parcelas del IFN, puntos de muestreo con ForeStereo, muestras dendrocronológicas y datos de teledetección.

Se han utilizado los datos del IFN de Madrid (IFN1, IFN2, IFN3 y IFN4) para el estudio de la dinámica de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en la vertiente sur de la Sierra de Guadarrama, Huesca (IFN1, IFN2, IFN3) y Lérida (IFN2 y IFN3) y el *Inventari Ecològic-Forestal* del P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» (1993, 2004 y 2014) para analizar la dinámica de *P. sylvestris*, *A. alba*, *P. uncinata* y *F. sylvatica* en P.P.N.N. de los Pirineos, y datos del IFN3 y IFN4 de Navarra, La Rioja, País Vasco, Asturias, Cantabria, Castilla y León y Galicia para analizar la expansión de *F. sylvatica* en la Cordillera Cantábrica. Tanto en el IFN como en el *Inventari Ecològic-Forestal* del P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» las parcelas son de radio variable dependiendo del diámetro de los árboles (hasta 12,5

cm de diámetro corresponde un radio de 5 m, hasta 22,5 cm de diámetro un radio de 10 m, hasta 42,5 cm de diámetro un radio de 15 m y los pies mayores de 42,5 cm de diámetro un radio de 25 m), midiéndose el diámetro (a 1,3 m), la altura y tomándose la posición de todos los árboles de la parcela con un diámetro mayor de 7,5 cm. En las parcelas del IFN1 se midieron los pies de menos de 17,5 cm de diámetro en una parcela de 8 m de radio y se utilizó el Relascopio de Bitterlich para determinar los árboles incluidos en la parcela.

Adicionalmente a los datos del IFN, en el P.N. «Picos de Europa» (zona de Sajambre y Vegabaño) y en el P.N. «Ordesa y Monte Perdido» (toda la zona boscosa del P.N.) se llevó a cabo en el marco del proyecto 979S/2013 un inventario mediante toma de imágenes estereoscópicas hemisféricas con ForeStereo en los vértices de una malla sistemática de 250 m x 250 m. Para adquirir las imágenes se utilizó un prototipo desarrollado en el INIA, que consta de dos cámaras con sensores de 5 Mp con lente «ojo de pez» (con una apertura de campo de 180°), que captan las imágenes de cada par estereoscópico de forma simultánea, repitiendo la captura con tiempos de exposición de 1/9 s, 1/60 s, 1/250 s y 1/1000 s, mediante un software de adquisición de imágenes desarrollado en el INIA (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2016). Además, en el P.N. «Picos de Europa» se tomaron en cada parcela de la malla de 250 m x 250 m dos testigos de madera del pie y especies dominantes más próximos al centro de la misma para determinar la edad del estrato dominante. La metodología empleada para el procesado de las muestras dendrocronológicas y el cálculo de la edad se explican en RUBIO-CUADRADO *et al.* (2018).

En el P.N. «Ordesa y Monte Perdido» se ha utilizado para el seguimiento de la dinámica de especies desde 1984 hasta 2015 una Serie Temporal Landsat (STL) compuesta de una imagen anual adquirida en una fecha lo más próxima posible al 15 de julio, correspondiente a la escena WRS2 path/row: 199/030. En las imágenes Landsat el tamaño del pixel es de 30 m x 30 m y proporciona información de reflectancia en el espectro visible (VIS, longitud de onda de 0.45 - 0.69 µm), infrarrojo cercano (NIR, longitud de onda de 0.78 - 0.90 µm) e infrarrojo medio (SWIR, longitud de onda de 1.56 - 2.30 µm). Se calcula-

ron 83 variables a partir de la imagen seleccionada para cada fecha para llevar a cabo la clasificación: reflectancia de cada una de las 6 bandas, el índice *Tasselled Cap Angle* (TCA), como indicador de la densidad de la masa (GÓMEZ *et al.*, 2011), índices de textura (homogeneidad, contraste, disimilitud, entropía) con tamaños de ventana de 3x3, 5x5 and 7x7 que permiten identificar cambios en biomasa, densidad y diversidad estructural (LU & BATISTELLA 2005), y variables derivadas del Modelo Digital del Terreno (altitud, orientación y pendiente) como indicadores de la topografía.

Los cambios en la distribución de *F. sylvatica* en la Cordillera Cantábrica se han analizado a partir de la comparación del Mapa Forestal de España 1/400.000 de 1966 (CEBALLOS 1966) y el Mapa Forestal de España 2/200.000 de 1995 (RUIZ DE LA TORRE 1986-2002). Para ello se ha digitalizado el mapa forestal de 1966, identificando los cambios en las especies forestales asignadas en 1966 y 1995, aunque estos cambios se analizan de forma cualitativa debido a la diferencia de escala de los dos mapas.

Procesado de imágenes de ForeStereo

Para estimar variables dendrométricas y dasométricas se debe primero hacer correspondencia estereoscópica de las imágenes de ForeStereo (Figura 1). Para ello se hace una segmentación inicial de las imágenes hemisféricas mediante una clasificación de los píxeles, utilizando los criterios de clasificación basados en la intensidad, la varianza del color y la relación entre el nivel de verde y la suma de los tres canales de color (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2016). Los píxeles clasificados como pertenecientes a los fustes se agrupan para identificar árboles individuales mediante un algoritmo de crecimiento de regiones que se basa en restricciones geométricas. La correspondencia entre los árboles homólogos en una y otra imagen se lleva a cabo identificando las secciones del fuste que cumplen la restricción de epipolaridad (la ecuación que deben cumplir los puntos homólogos en ambas imágenes) y seleccionando el par que minimiza la diferencia entre los diámetros de dichas secciones en ambas imágenes.

Aquellos árboles que resulten mal identificados en el proceso de correspondencia automático se identi-

ficarán de forma semiautomática mediante un proceso de crecimiento de regiones a partir de las secciones seleccionadas por el usuario y pertenecientes al fuste de un árbol en una imagen y su homólogo en la otra imagen.

Para estimar el volumen y el diámetro normal de los árboles identificados se ajustan ecuaciones de perfil a partir de las secciones medidas a lo largo del fuste (RODRÍGUEZ-GARCÍA *et al.*, 2014). Una vez estimadas las variables de árbol individual, se calcula el área de la parcela de muestreo para cada árbol teniendo en cuenta el sesgo instrumental, debido a la imposibilidad de detectar los árboles a partir de determinada distancia por las limitaciones impuestas por la resolución de la imagen y el proceso de segmentación, así como la probabilidad de oclusión por otros árboles más cercanos (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2016).

Índice de cambio de especie

Para caracterizar la dinámica de especies con los datos de inventario se utilizó el índice de cambio (RE) propuesto por LEDO *et al.* (2009), que permite identificar procesos de sucesión de especies o cambios en la dinámica de la masa en las áreas de ecotono a partir de la distribución diamétrica de la parcela. La interacción entre especies se caracteriza mediante la función $r(\Delta)$, función basada en la distribución de diferencias en diámetro entre pares de árboles:

$$r(\Delta) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n f(i, j) I_j (\Delta - \delta, \Delta + \delta)}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n I_j (\Delta - \delta, \Delta + \delta)}$$

donde para cada par de árboles i, j , $f(i, j)$ toma valor 1 si el árbol de mayor diámetro es de la especie reemplazada y el de menor diámetro es de la especie que reemplaza, -1 cuando sucede lo contrario y 0 si los dos árboles del par pertenecen a la misma especie. La función $I_j(\Delta-\delta, \Delta+\delta)$ toma el valor 1 cuando la diferencia de diámetros entre los pares de árboles que se están evaluando está dentro del intervalo $(\Delta-\delta, \Delta+\delta)$ ó 0 si no están en este intervalo.



Figura 1a). Captación de imágenes con ForeStereo
Figure 1a). Image acquisition with ForeStereo

Para cada parcela se calcula índice de cambio ponderando el valor de la función por la diferencia de diámetro Δ :

$$\mathbf{R} = \sum_{i=1}^t \Delta_i r(\Delta_i)$$

donde t es el mayor intervalo de diferencia de diámetros en la parcela. De esta forma valores positivos y altos indican dominancia de árboles de la especie remplazada en las clases diamétricas superiores y dominancia de la especie que reemplaza en las clases diamétricas inferiores, mientras que valores negativos indican lo contrario y valores cercanos a 0 indican que la representación de ambas especies es equitativa en el rango de diámetros presentes en la parcela.

Análisis de datos

Los datos del IFN1 (1965), IFN2 (1990), IFN3 (2000) y IFN4 (2012) en la vertiente sur de la Sierra de Guadarrama y los datos del IFN2 (1989) y IFN3 (2001) y del *Inventari Ecològic-Forestal* del P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» (1993, 2004 y 2015 se analizaron mediante Krigeado Universal (KU) espacio-temporal para identificar los cambios en la distribución de especies y su relación con variables climáticas y geográficas. El modelo KU espacio-temporal permite interpolar las variables derivadas del inventario forestal (presencia/ausencia de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en la Sierra de Guadarrama y índice de cambio entre *A. alba* y *P. uncinata* en el P.N. «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici») a lo largo de un periodo, integrando variables climáticas y geográficas en la



Figura 1b). Par de imágenes estereoscópicas hemisféricas obtenidas con ForeStereo correspondiente a una parcela de inventario en el P.N. «Ordesa y Monte Perdido».

Figure 1 b). Stereoscopic hemispherical images captured with ForeStereo at a sampling point of «Ordesa y Monte Perdido» National Park.

interpolación (temperatura media anual y precipitación anual en el análisis de la dinámica de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en la Sierra de Guadarrama y altitud e interacción altitud x tiempo en el análisis de la dinámica de *A. alba* y *P. uncinata* en el P.N. «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici»). Para modelizar la anisotropía zonal de los variogramas en el espacio y el tiempo se utilizó el modelo suma-producto propuesto por DE IACO *et al.* (2002). Para llevar a cabo el ajuste del variograma y la función media en el KU se utilizó el método propuesto por NEUMAN & JACOBSON (1984), basado en el ajuste iterativo de los coeficientes de la función media por mínimos cuadrados generalizados, los residuos del modelo y el variograma de los residuos, y el método propuesto por MONTES & LEDO (2010), en el que se ajusta el variograma como una combinación lineal de los variogramas y variogramas cruzados de las variables auxiliares.

En el caso del estudio de la dinámica de los bosques montanos asociados a *F. sylvatica* y *Q. petraea* en la Cornisa Cantábrica se ha analizado el efecto de factores climáticos (precipitación de verano, precipitación anual, temperatura media anual, temperatura máxima del mes más cálido y temperatura mínima del mes

más frío), geográficos (latitud, longitud, orientación) y de estructura forestal (área basimétrica, número de pies, índice de dominancia de *F. sylvatica* y *Q. petraea*) sobre indicadores de presencia de regeneración de *F. sylvatica* y *Q. petraea* a partir de datos del IFN mediante modelos de ecuaciones estructurales (SEM) bayesianos (BOLSTAD 2004). Se analizaron tanto los efectos directos como los indirectos (es decir, aquellos que dependen de otra variable explicativa).

Por último, en el P.N. «Ordesa y Monte Perdido», mediante el clasificador *Support Vector Machine* (SVM), basado en técnicas de aprendizaje computacional, ampliamente utilizado en aplicaciones de teledetección (MOUNTRAKIS *et al.*, 2011), se han obtenido las probabilidades para los diferentes tipos de cobertura (bosque caducifolio de *F. sylvatica*, bosque de coníferas (*P. sylvestris*, *P. uncinata* y *A. alba*), bosque mixto, pastizal, rocas) a partir de las imágenes Landsat para el periodo 1984-2015. La probabilidad asociada a cada una de las especies se ha modelizado mediante KU, obteniendo la tendencia temporal de la probabilidad asociada a los diferentes tipos de cobertura para los píxeles de Landsat correspondientes a bosques mixtos en los que coexisten estas especies.

RESULTADOS

Colonización del abeto (*Abies alba*) en el piso subalpino del P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici»

En la Figura 2 se puede ver el mapa de predicción del modelo de KU ajustado para el año 1989 y para el año 2015. Como se puede observar por los valores negativos del índice RE, predomina la regeneración de abeto en los estratos inferiores, proceso que es especialmente significativo dentro del Parque Nacional. Sin embargo, los valores absolutos del índice de cambio indican que el proceso de colonización de abeto es mucho más intenso en 2015 que en 1989.

La función de la media espacio-temporal muestra como la altitud en la que el índice de cambio toma valor 0 (que indica el ecotono donde las dos especies coexisten en equilibrio) se desplaza a altitudes mayores con el tiempo (Tabla 1). Las estimaciones mediante KU por clases de altitud indican un desplazamiento de los valores negativos del índice RE (dominancia de *A. alba* en los estratos jóvenes)

hacia altitudes mayores desde 1989 hasta 2015 (Figura 3).

Dinámica de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* en el P.N. «Sierra de Guadarrama»

Para estudiar la dinámica de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* se han analizado los cambios en la variable presencia-ausencia de cada especie mediante KU espacio-temporal, resultando significativa la temperatura media anual como variable explicativa de la probabilidad de presencia de *P. sylvestris* y un polinomio de segundo grado de la temperatura media anual la función de la media de la probabilidad de presencia de *Q. pyrenaica*, que indicaría la presencia de un máximo de probabilidad (Tabla 2). Los resultados muestran que la distribución del *P. sylvestris* se ha mantenido relativamente constante en los últimos 47 años, pero algunas masas que en 1965 eran pinares de *P. sylvestris* se han transformado en 2012 en masas mixtas debido al establecimiento y desarrollo de *Q. pyrenaica* bajo el dosel de *P. sylvestris* en las masas situados a cotas inferiores (Figura 4).

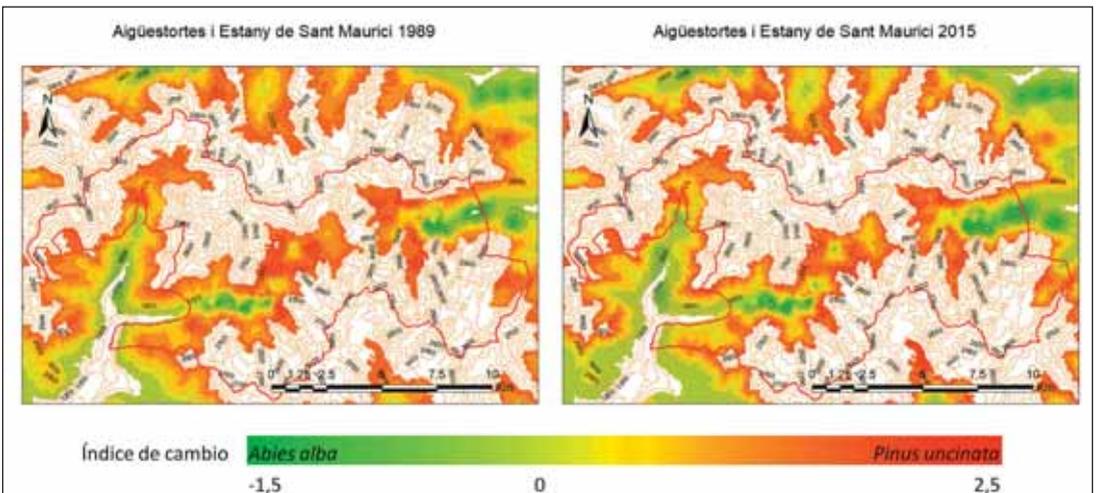


Figura 2. Mapa de predicción del índice de cambio RE entre *Abies alba* y *Pinus uncinata* en el Parque Nacional «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» en 1989 (izquierda) y 2015 (derecha).

Figure 2. Kriging prediction maps of the *Abies alba* – *Pinus uncinata* replacement index RE in the «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» National Park in 1989 (left) y 2015 (right)

Variable auxiliar	Coefficiente B	p
Término independiente	-1269.40	0.495
Altitud	1.368043	0.002
Altitud ²	-0.000358	0.002
Año	0.637591	0.003
Altitud x año	-0.000688	0.002
Altitud ² x año	0.000000	0.002

Tabla 1: Coeficientes de la función de la superficie de tendencia del índice de cambio RE entre *Abies alba* y *Pinus uncinata* en ecotonos sublapinos del P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» y sus correspondientes valores de probabilidad (*p*-valores) en el modelo de Kriging Universal.

Table 1. Trend function coefficients and *p*-values for the replacement index (RE) between *Abies alba* and *Pinus uncinata* in subalpine ecotones of the «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» national Park and corresponding probability (*p*) values of the Universal Kriging model.

Coefficientes β de las variables auxiliares (<i>p</i>)	<i>P. sylvestris</i>	<i>Q. pyrenaica</i>
Término independiente	-0.7150 (0.4949)	-0.6348 (0.4953)
Temperatura media anual	-0.1358 (<0.0001)	0.2070 (<0.0001)
(Temperatura media anual) ²	No significativo	-0.0111 (<0.0001)
Precipitación anual	No significativo	No significativo

Tabla 2: Coeficientes β de las variables auxiliares del modelo de kriging universal espacio-temporal para la variable presencia/ausencia de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en el P.N. «Sierra de Guadarrama». Los *p*-valores de las variables auxiliares aparecen entre paréntesis.

Table 2: β coefficients of the Universal Kriging model auxiliary variables for *P. sylvestris* and *Q. pyrenaica* presence/absence indicator variable in the «Sierra de Guadarrama» National Park. The *p*-values of the auxiliary variables is in brackets.

Expansión de *Fagus sylvatica* en el P.N. «Picos de Europa», Cordillera Cantábrica

A partir de la comparación de los mapas de 1966 y 1995 (Figura 5) se puede observar que el 23.23% del área ocupada por *Q. petraea* 1966 ha pasado a bosques de *F. sylvatica* en 1995. El área ocupada por masas nuevas de *F. sylvatica* en 1995 fue de 196.481 ha frente a 37.510 ha de masas nuevas de *Q. petraea*.

Los modelos SEM indican que la dominancia de *F. sylvatica* se encuentra asociada a las temperaturas bajas y las orientaciones norte (Tabla 3). *Q. petraea* está asociado también a temperaturas bajas y orientaciones sur. El índice de dominancia de *F. sylvatica* está negativamente asociado con la presencia de regeneración en masas de *Q. petraea*. Los robledales situados más al suroeste tienen una mayor presencia de regeneración de *Q. petraea*.

En el muestreo que se ha llevado a cabo en Soto de Sajambre y Vegabaño se constata que una parte muy importante de la población de *F. sylvatica* se originó entre 1840 y 1900, probablemente a causa de cambios en el uso ganadero y de aprovechamiento de la masa forestal (Figura 6). La población de *Q. petraea* consiste principalmente en grandes roblones en muchos casos de más de 200 años salpicados en la masa dominada por hayas más jóvenes, de unos 150 años (Figura 7), y rodales en laderas expuestas y fondos de valle. Como se puede ver en la Figura 6, la mayoría de los ejemplares de *B. pubescens* de la parte alta del valle se remontan también a la segunda mitad del siglo XIX, con edades que superan la longevidad media de la especie, viviendo en zonas en las que la altitud o el encharcamiento no permiten el establecimiento de otras especies de árboles.

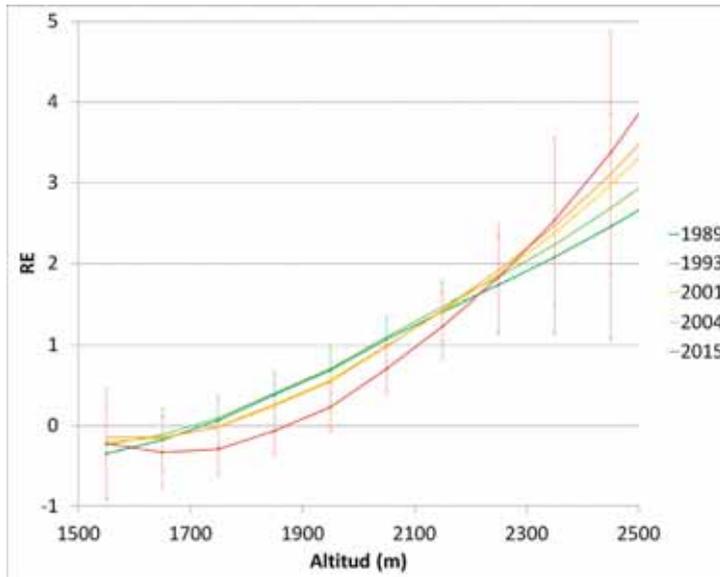


Figura 3. Estimación mediante Block Kriging del índice RE entre *Abies alba* y *Pinus uncinata* por clases de altitud para las fechas del IFN y el Inventario Forestal del Parque Nacional de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici». Las barras de error indican el intervalo al 95%.

Figure 3. Block kriging estimation of the *Abies alba* – *Pinus uncinata* replacement index RE by elevation intervals for the inventory dates in the «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» National Park. The error bars indicate the 95% error bounds.

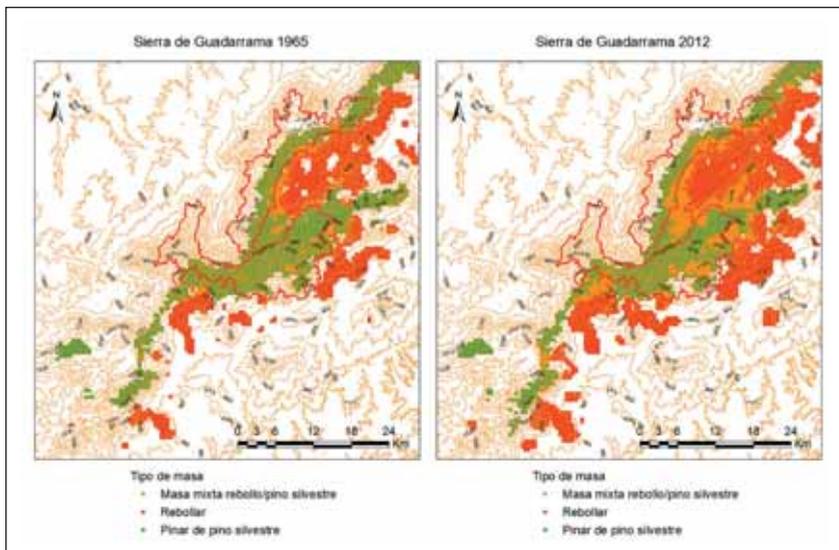


Figura 4. Distribución de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* en la vertiente sur de la Sierra de Guadarrama en los años 1965 y 2012 a partir de los datos del Inventario Forestal Nacional.

Figure 4. *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* distribution on the south-facing slopes of Sierra de Guadarrama at 1965 y 2012 estimated from the National Forest Inventory data.

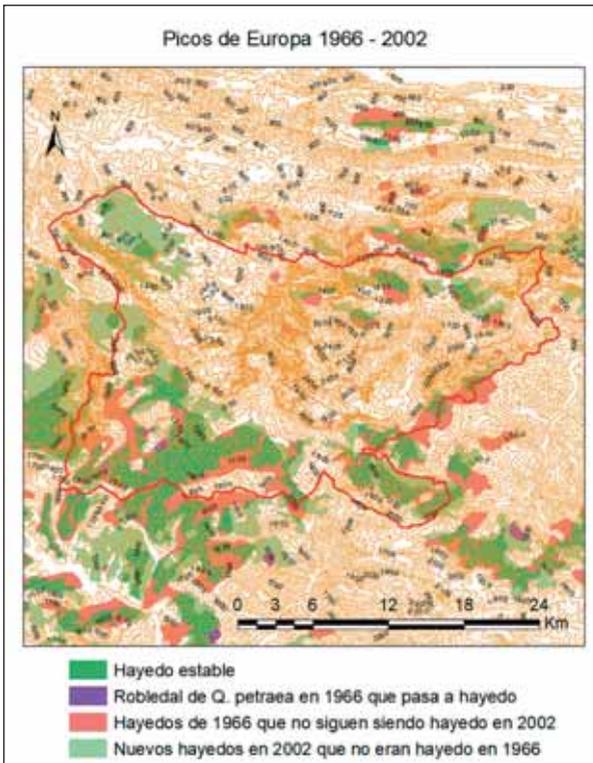


Figura 5. Comparación del área de distribución de *Fagus sylvatica* en el P.N. «Picos de Europa», en el norte de la Península Ibérica, en 1966 y 1995.

Figure 5. Changes in *Fagus sylvatica* distribution in the «Picos de Europa» National Park, northern Iberian Peninsula, in 1966 and 1995.

Expansión de especies tolerantes como resultado de la protección en el Parque Nacional de «Ordesa y Monte Perdido»

A partir de la integración de los datos del inventario realizado con ForeStereo en el P.N. de «Ordesa y Monte Perdido» y la Serie temporal de imágenes Landsat se ha analizado la dinámica de las especies en el Parque. Los resultados preliminares de probabilidad asociada al clasificador SVM para *P. sylvestris* se muestran en la Figura 8, en la que se observa como la probabilidad de presencia disminuye en 2013 respecto a 1991 de manera muy significativa en el área clasificada como masa mixta de *P. sylvestris*, *F. sylvatica* y *A. alba*, indicando que la sucesión ecológica en estos bosques mixtos favorece la dominancia de las especies más tolerantes a la competencia en detrimento de *P. sylvestris*, una especie más pionera e intolerante a la sombra. El análisis

de la evolución del índice TCA en las áreas de estas tres especies muestra una tendencia negativa de este índice en la zona de abetal durante las últimas tres décadas que podría estar relacionada con la mortalidad de *A. alba* observada en ciertas zonas del Valle de Ordesa como Turieto y Cotatuero a partir de las sequías de 1985-1986 y 2005 (Figura 9).

DISCUSIÓN

El estudio de la dinámica forestal de las últimas décadas asociado a las montañas de nuestros Parques Nacionales más septentrionales arroja evidencias de cambios sobre la distribución espacial y composición de los bosques de montaña como consecuencia del calentamiento global y cambios en los usos del territorio. Los resultados confirman la expansión generalizada de los bosques de montaña a escala

	Efectos directos				Efectos indirectos						
	Orientación	Temperatura media anual	SdiAB_Fagus	SdiAB_Petraea	Latitud	Longitud	Orientación	Precipitación verano	Precipitación anual	Temperatura media anual	SdiBA_Fagus
SdiBA <i>F. sylvatica</i>	0,13*	-0,35*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SdiBA <i>Q. petraea</i>	-0,07*	-0,05*	-0,42*	0,00	-0,05*	-0,15*	-0,05*	-0,01	0,00	0,15	0,00
Hayedo con regeneración de <i>F. sylvatica</i>	0,00	-0,08*	0,53*	-0,04	0,07*	0,20*	0,08*	0,02	-0,01	-0,19*	0,01*
Regeneración de <i>F. sylvatica</i> en masas de otras especies	-0,05	0,14*	0,00	-0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	-0,00	-0,00	0,01
Hayedo sin regeneración de <i>F. sylvatica</i>	0,02	0,06*	-0,18*	-0,15*	-0,01	-0,01	-0,01	0,04*	-0,04*	0,05*	0,06*
Robledal sin regeneración de <i>Q. petraea</i>	-0,00	-0,06	-0,07*	0,24*	-0,04*	-0,11*	-0,04*	-0,07*	0,07*	0,05*	-0,10*
Robledal con regeneración de <i>Q. petraea</i>	-0,02	0,01	-0,05*	0,69*	-0,10*	-0,24*	-0,09*	-0,21*	0,20*	0,07*	-0,28*
Regeneración de <i>Q. petraea</i> en masas de otras especies	-0,05*	-0,03	-0,10*	0,00	-0,01*	-0,04*	-0,01*	0,00	0,01	0,03*	-0,01

* valores de parámetros estimados significativamente distintos de 0

Table 3: Parámetros estandarizados estimados para los efectos directos e indirectos de los modelos de ecuaciones estructurales bayesianos ajustados a las variables indicadoras de la dinámica de la regeneración de *F. sylvatica* y *Q. petraea* y el índice de dominancia de especies calculado como el cociente entre el área basimétrica de *F. sylvatica* o de *Q. petraea* y el área basimétrica del resto de especies presentes en la parcela (SdiBA *F. sylvatica* y SdiBA *Q. petraea* respectivamente) calculados a partir de los datos del Inventario Forestal Nacional en la Cornisa Cantábrica.

Table 3: Standardized parameter estimates for direct and indirect effects of the Bayesian SEM model for the recruitment dynamics indicators and species dominance index calculated as the ratio from the basal area of *F. sylvatica* or *Q. petraea* and the basal area of the other species in the plot (SdiBA *F. sylvatica* and SdiBA *Q. petraea* respectively) retrieved from the National Forest Inventory data in the Cantabrian range.

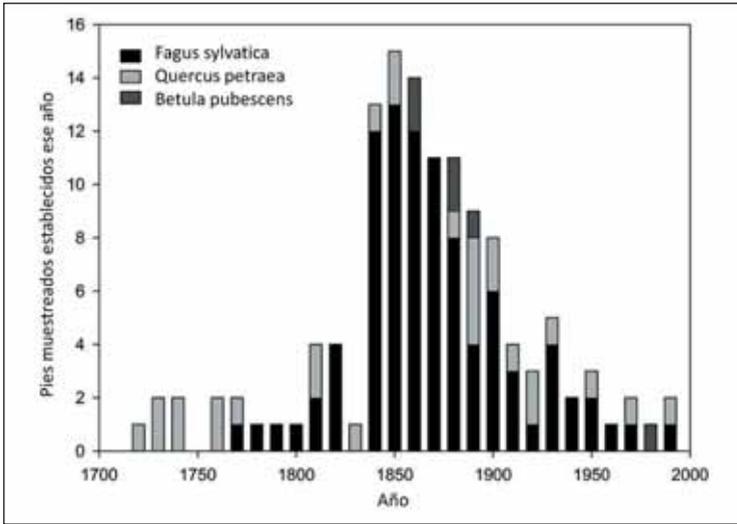


Figura 6. Histograma de edades a partir de las muestras dendrocronológicas para *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* y *Betula pendula* en Soto de Sajambre y Vegabaño (P.N. «Picos de Europa»).

Figure 6. Histogram of ages from the dendrochronological samples for *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Betula pendula* in Soto de Sajambre and Vegabaño («Picos de Europa» National Park).



Figura 7. Roblón en hayedo en el P.N. «Picos de Europa».

Figure 7. Old *O. petraea* remaining in a *F. sylvatica* forest in «Picos de Europa» National Park.

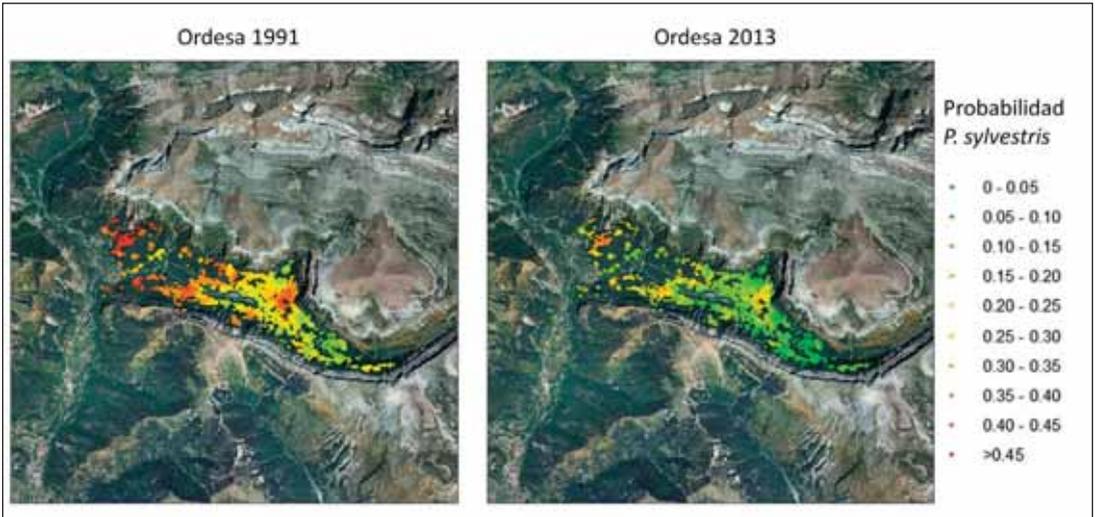


Figura 8. Probabilidad asociada al clasificador SVM para *Pinus sylvestris* a partir de las imágenes Landsat en el valle de Ordesa en los años 1995 (izquierda) y 2013 (derecha).

Figure 8. SVM species assignment from Landsat images probability for *Pinus sylvestris* in Ordesa valley in 1995 (left) and 2013 (right).

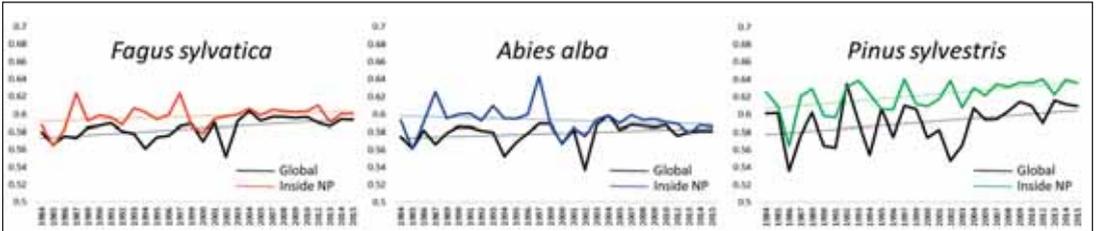


Figura 9. Serie temporal del índice Tasseled Cap Angle en el área de distribución de *Fagus sylvatica*, *Abies alba* y *Pinus sylvestris* en el interior y fuera del P.N. de «Ordesa y Monte Perdido» a partir de las imágenes Landsat

Figure 9. Temporal Series of Tasseled Cap Angle derived from Landsat imagery in the distribution area of *Fagus sylvatica*, *Abies alba* and *Pinus sylvestris* inside and outside the protected area of the «Ordesa y Monte Perdido» National Park.

Europea (KULLMAN, 2003; CAMARERO & GUTIÉRREZ, 2004) y el desplazamiento de especies forestales entre pisos de vegetación hacia una mayor altitud (LENOIR *et al.*, 2008; HERNÁNDEZ *et al.*, 2019), constatando la esperada redistribución de nuestros bosques de montaña como respuesta al cambio global (THUILLER *et al.*, 2005; BENITO-GARZÓN *et al.*, 2008b). Todos estos resultados, confirman además la sensibilidad de las zonas de ecotono de las montañas Ibéricas (LAVOREL *et*

al., 1998), y su idoneidad para analizar y monitorizar los efectos del cambio global sobre los bosques.

En el P.N. de «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» se ha observado un avance del abeto en ecotonos subalpinos de *P. uncinata* y *A. alba*, lo que conlleva un cambio en la distribución de estas especies en el Parque Nacional. No se ha observado relación entre el índice de cambio y la densidad de la masa, lo que indica que, aunque *A. alba* es una especie de

sombra, el factor desencadenante de la expansión del abeto no sería el aumento de densidad de la masa como consecuencia del cese de la gestión selvícola. El incremento del número de pies de las clases diamétricas inferiores de abeto podría estar relacionado con el cese de aprovechamiento sobre esta especie en las últimas décadas, así como un aumento de las temperaturas que habría permitido el establecimiento de regeneración de *A. alba* a mayores altitudes, en zonas anteriormente dominadas por *P. uncinata* en su límite inferior. Esta última hipótesis está avalada por el análisis dendrocronológico en parcelas situadas en zonas de ecotonos que mostraban un mayor crecimiento y establecimiento de *A. alba* tanto dentro como fuera del área de protección del P.N. (resultados presentados en el capítulo de Rubio-Cuadrado *et al.*, en este mismo volumen). Esta dinámica unida a los procesos de colonización y densificación de pino negro en el límite superior del bosque (AMEZTEGUI *et al.*, 2010) parece confirmar la hipótesis de un ascenso altitudinal de los límites superiores de distribución de *P. uncinata* y *A. alba* confirmando resultados previos de expansión del *P. uncinata* (AMEZTEGUI *et al.*, 2016) y de *A. alba* en el piso subalpino (HERNÁNDEZ *et al.*, 2019) a escala pirenaica.

A partir del análisis dendrocronológico en el P.N. de «Picos de Europa» y del estudio de la dinámica de *Q. petraea* y *F. sylvatica* con los datos de diferentes ciclos del IFN se observa un aumento de la dominancia y expansión de *F. sylvatica* a costa de una retracción de la distribución de *Q. petraea*. Esta dinámica forma parte de la persistente expansión de *F. sylvatica* en la cornisa Cantábrica a lo largo del Holoceno, siendo los robles de Vegabaño vestigios de robledales que precedieron a los hayedos actuales hace más de 300 años. Esto podría indicar que el haya todavía no ocupa toda su área de distribución potencial, y por su mayor tolerancia a la competencia ha ido sustituyendo al roble en aquellas zonas potencialmente adecuadas para su desarrollo (SÁNCHEZ DE DIOS *et al.*, 2016). Como consecuencia de este proceso, la distribución de *Q. petraea* se podría circunscribir en un futuro a las zonas más expuestas y los fondos de valle.

En el P.N. «Sierra de Guadarrama» se ha detectado una expansión de *Q. pyrenaica* que da lugar

a un incremento del área de coexistencia de esta especie con *P. sylvestris* en las cotas inferiores del Parque Nacional. Este incremento del área de distribución de *Q. pyrenaica* así como la densificación de sus masas (MORENO-FERNÁNDEZ *et al.*, 2016) estaría relacionado con la reducción de la carga ganadera y el cese del carboneo en la zona de estudio en las últimas décadas, lo que favorecería la regeneración y crecimiento de las masas de esta especie. Sin embargo la gestión de las masas de *Q. pyrenaica* con origen de monte bajo sería recomendable por las elevadas densidades de chirpiales y el envejecimiento de los sistemas radicales (SALOMÓN *et al.*, 2018).

El monitoreo de la dinámica de especies en el Valle de Ordesa, dentro del P.N. de «Ordesa y Monte Perdido» mediante inventarios de campo con ForStereó y datos de teledetección (STL) y utilizando técnicas de clasificación automática (SVM), ha permitido detectar la sustitución gradual de *P. sylvestris* en el estrato dominante de las masas mixtas compuestas por *A. alba* y *F. sylvatica*, así como la reducción de biomasa en abetales como consecuencia de los episodios de decaimiento y mortalidad de los últimos años (CAMARERO *et al.*, 2011; SANGÜESA-BARREDA *et al.*, 2015). Estos resultados concuerdan con la expansión de *A. alba* en áreas de pinar observada en los Pirineos y su decaimiento en bosques mixtos montanos (HERNÁNDEZ *et al.*, 2019).

Los resultados obtenidos muestran que en todos los Parques Nacionales estudiados se están produciendo cambios en la estructura y la dominancia de especies en los bosques como consecuencia del cambio en el clima, pero también de los cambios que se han producido en la gestión de la masa forestal (legados históricos) y la dinámica de sucesión natural. Como consecuencia, uno de los efectos de la conservación resulta ser, paradójicamente, un cambio gradual en la fisonomía y funcionalidad de los bosques de los Parques Nacionales. La existencia de algunas formaciones tal y como hoy las conocemos está vinculada a la gestión forestal o a los usos ganaderos, por lo que el abandono de dichos usos tradicionales puede ser determinante en el cambio de la dinámica forestal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quisieran agradecer al Organismo Autónomo Parques Nacionales la financiación de los proyectos 979S/2013, 1032S/2013 y 1012S/2013, y el apoyo en el desarrollo del mismo, especialmente a gestores (María Mercè Aniz, Javier Donés, Borja Palacios, Rut Aspizúa

y Elena Villagrasa) y técnicos de los Parques Nacionales involucrados en esta propuesta (Ordessa y Monte Perdido, Aiguestortes i Estany de Sant Maurici, Picos de Europa, Sierra de Guadarrama y Sierra Nevada). Agradecemos sinceramente su amable y sostenida colaboración en el desarrollo de este proyecto y de otros estudios forestales relacionados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMÉZTEGUI, A.; BROTONS, L.; COLL, L. 2010. Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography* 19: 632-641.
- AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; MESSIER, C. 2015. Modeling the effect of climate-induced changes in recruitment and juvenile growth on mixed-forest dynamics: The case of montane-subalpine Pyrenean ecotones. *Ecological Modelling* 313: 84-93.
- AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; BROTONS, L.; NINOT, J.M. 2016. Land-use legacies rather than climate change are driving the recent upward shift of the mountain treeline in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography* 25: 267-273.
- ARAÚJO M.B.; WHITTAKER R.J.; LADLE R.J.; ERHARD M. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 529-538.
- ARAÚJO, MB.; LUOTO, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743-753.
- BENITO GARZÓN, M.; BLAZER, R.; NETELER, M.; SÁNCHEZ DE DIOS, R.; SAINZ OLLERO, H.; FURLANELLO, C. 2006. Predicting habitat suitability with machine learning models: the potential area of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling* 197: 383-393.
- BENITO GARZÓN, M.; SÁNCHEZ DE DIOS, R.; SAINZ OLLERO, H. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11: 169-178.
- BENITO GARZÓN, M.; SÁNCHEZ DE DIOS, R.; SAINZ OLLERO, H. 2008b. The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian Peninsula from the last glacial maximum to 2100 under climate change. *The Holocene* 18: 705-714.
- BOLSTAD, W.M. 2004. *Introduction to Bayesian Statistics*. Hoboken, NJ, John Wiley and Sons.
- BRIFFA, K.R.; VAN DER SCHRIER, G.; JONES, P.D. 2009. Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence for increasing drought. *International Journal of Climatology* 29: 1894-1905.
- CAMARERO, J. J.; GUTIÉRREZ, E. 1999. Structure and Recent Recruitment at Alpine Forest-Pasture Ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Ecoscience* 6: 451-464.
- CAMARERO, J.J.; GUTIÉRREZ, E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- CAMARERO, J.J.; BIGLER, C.; LINARES, J.C.; GIL-PELEGRÍN, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759-769.

- CAÑELLAS, I.; GARCÍA, F.M.; MONTERO, G.; 2000. Silviculture and dynamics of *Pinus sylvestris* stands in Spain. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* (fuera de serie): 233-253.
- CARRILLO ORTUÑO, E.; NINOT SUGRAÑES, J. M. 1992. Flora i vegetació de les valls d'Espot i Boi. Vol. I: Flora. Vol II: Vegetació. Institut d'Estudis Catalans, Arxius Secció Ciències 99(1) y 99(2). Barcelona.
- CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A. 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- CEBALLOS, L. 1966. Mapa forestal de España 1,400,000. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- DE IACO, S.; MYERS, D.E.; POSA, D. 2002. Nonseparable space-time covariance models: some parametric families. *Mathematical Geology* 34: 23-42.
- ENGLER, R.; RANDIN, C.F.; THULLER, W.; DULLINGER, S.; ZIMMERMANN, N.E.; ARAÚJO, M.B.; PEARMAN, P.B.; LE LAY, G.; PIEDALLU, C.; ALBERT, C.H.; CHOLER, P.; COLDEA, G.; DE LAMO, X.; DIRNBÖCK, T.; GÉGOUT, J.C.; GÓMEZ-GARCÍA, D.; GRYNES, J.A.; HEEGAARD, E.; HØISTAD, F.; NOGUÉS-BRAVO, D.; NORMAND, S.; PUŞÇAŞ, M.; SEBASTIÀ, M.T.; STANISCI A.; THEURILLAT, J.P.; TRIVEDI, M.R.; VITTOZ, P.; GUISAN, A. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17: 2330-2341.
- FONTAINE, M.; AERTS, R.; OZKAN, K.; MERT, A.; GULSOY, S.; SUEL, H.; WAELKENS, M.; MUYS, B. 2007. Elevation and exposition rather than soil types determine communities and site suitability in Mediterranean mountain forests of Southern Anatolia, Turkey. *Forest Ecology and Management* 247: 18-25.
- FRANCO MÚGICA, F.; ANTÓN GARCÍA, M.; SAINZ OLLERO, H. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8: 69-82.
- GARCÍA-LÓPEZ, J.M.; ALLUÉ, C. 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems* 19: 329-339.
- GEHRIG-FASEL, J.; GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N.E. 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18: 571-582.
- GIMMI, U.; WOHLGEMUTH, T.; RIGLING, A.; HOFFMANN, C.W.; BÜRGI, M. 2010. Land-use and climate change effects in forest compositional trajectories in a dry Central-Alpine valley. *Annals of Forest Science* 67: 701.
- GÓMEZ, C.; WHITE, J.C.; WULDER, M.A. 2011. Characterizing the state and processes of change in a dynamic forest environment using hierarchical spatio-temporal segmentation. *Remote Sensing of Environment* 115: 1665-1679.
- GÓMEZ, C.; WULDER, M.A.; MONTES, F.; DELGADO, J.A. 2012. Modeling Forest Structural Parameters in the Mediterranean Pines of Central Spain using QuickBird-2 Imagery and Classification and Regression Tree Analysis (CART). *Remote Sensing* 4: 135-159.
- HERNÁNDEZ, L.; CAÑELLAS, I.; ALBERDI, I.; TORRES, I.; MONTES, F. 2014. Assessing changes in species distribution from sequential large-scale forest inventories. *Annals of Forest Science* 71, 161-171.
- HERNÁNDEZ, L.; CAMARERO, J.J.; GIL-PEREGRÍN, E.; SAZ SÁNCHEZ, M.A. CAÑELLAS, I.; MONTES, F.; 2019. Biotic factors and increasing aridity shape the altitudinal shifts of marginal Pyrenean silver fir populations in Europe. *Forest Ecology and Management* 432: 558-567.
- JUMP, A.S.; MÁTYÁS, C.A.; PEÑUELAS, J.; 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Tree* 24: 694-701.

- KOUBA, Y.; CAMARERO, J.J.; 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 and Management* 274: 143-150.
- KULLMAN, L. 2003. Recent reversal of neoglacial climate cooling trend in the Swedish Scandes as evidenced by birch tree-limit rise. *Global and Planetary Change* 36: 77-88.
- KRÄUCHI, N.; KIENAST, F. 1993. Modelling subalpine forest dynamics as influenced by a changing environment. *Water Air and Soil Pollution* 68: 185-197.
- LAVOREL, S.; CANADELL, J.; RAMBAL, S.; TERRADAS, J. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeographical Letters* 7: 157-166.
- LEDO, A.; MONTES, F.; CONDES, S. 2009. Species dynamics in a Montane Cloud Forest: identifying factors involved in changes in tree diversity and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 258: S75-S84.
- LENOIR, J.; GÉGOUT, J.C.; MARQUET, P.A.; DE RUFFRAY, P.; BRISSE, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768-1771.
- LÓPEZ-MORENO, J.I.; VICENTE-SERRANO, S.M. 2008. Positive and negative phases of the wintertime north Atlantic oscillation and drought occurrence over Europe: A multitemporal-scale approach. *Journal of Climate* 21: 1220-1243.
- LÓPEZ-SÁEZ, J.A.; ABEL-SCHAAD, D.; PÉREZ-DÍAZ, S.; BLANCO-GONZÁLEZ, A.; ALBA-SÁNCHEZ, F.; DORADO, M.; RUIZ-ZAPATA, B.; GIL-GARCÍA, M.J.; GÓMEZ-GONZÁLEZ, C.; FRANCO- MÚGICA, F. 2014. Vegetation history, climate and human impact in the Spanish Central System over the last 9000 years. *Quaternary International* 353: 98-122.
- LU, D.; BATISTELLA, M.; 2005. Exploring TM image texture and its relationships with biomass estimation in Rondônia, Brazilian Amazon. *Acta Amazônica* 35: 249-257.
- MARTIN-BENITO, D.; BEECKMAN, H.; CAÑELLAS, I. 2012. Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest. *European Journal of Forest Research* 132: 33-45.
- MESHINEV, T.; APOSTOLOVA, I.; KOLEVA, E. 2000. Influence of warming on timberline rising: a case study on *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. *Phytocoenologia* 30: 431-438.
- MILLER, J.; HANHAM, R.Q. 2011. Spatial nonstationarity and the scale of species-environment relationships in the Mojave Desert, California, USA. *International Journal of Geographical Information Science* 25: 423-438.
- MONTES, F.; LEDO, A. 2010. Incorporating environmental and geographical information in forest data analysis: a new fitting approach for universal kriging. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 1852-1861.
- NEUMAN, S.P.; JACOBSON, E.A.; 1984. Analysis of nonintrinsic spatial variability by residual kriging with application to regional groundwater levels. *Journal of the International Association of Mathematical Geology* 16: 499-521.
- MORENO-FERNÁNDEZ, D.; HERNÁNDEZ, L.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; CAÑELLAS, I.; MONTES, F. 2016. Space-time modelling of changes in the abundance and distribution of tree species. *Forest Ecology and Management* 372: 206-216.
- MOUNTRAKIS, G.; IM, J.; OGOLE, C. 2011. Support vector machines in remote sensing: A review. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 663: 247-259.
- OSBORNE, P.E.; FOODY, G.M.; SUÁREZ-SEOANE, S. 2007. Non-stationarity and local approaches to modeling the distributions of wildlife. *Diversity and Distributions* 13: 313-323.

- PARMESAN, C.; YOHE, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- PEÑUELAS, J.; BOADA, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; BOADA, M.; JUMP, A.S. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30: 829-837.
- REBETEZ, M.; DOBBERTIN, M. 2004. Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology* 79: 1-9.
- RIGLING, A.; CHERUBINI, P. 1999. Wieso sterben die Waldfohren im "Telwald" bei visp? Eine Zusammenfassung bisheriger studien und eine dendroökologische. Untersuchung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 150: 113-31.
- RÍO, M.; SCHÜTZE G.; PRETZSCH H. 2013. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology* 16:166-76.
- RODRÍGUEZ-GARCÍA, C.; MONTES, F.; RUIZ, F.; CAÑELLAS, I.; PITA P. 2014. Stem mapping and estimating standing volume from stereoscopic hemispherical images. *European Journal of Forest Research* 133: 895-904.
- RUBIO-CUADRADO, A.; CAMARERO, J.J.; DEL RÍO, M.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; RUIZ-PEINADO, R.; BRAVO-OVIEDO, A.; GIL, L.; MONTES, F. 2018. Long-term impacts of drought on growth and forest dynamics in a temperate beech-oak-birch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 259 48-59.
- RUIZ DE LA TORRE, J. 1986-2002. Mapa forestal de España 1,200.000. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- SALOMÓN, R.L.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; GIL, L.; VALBUENA-CARABAÑA, M. 2018. Respiratory costs of woody tissues in a *Quercus pyrenaica* coppice. *iForest* 11: 437-441.
- SÁNCHEZ DE DIOS, R.; HERNÁNDEZ, L.; MONTES, F.; SAINZ-OLLERO, H.; CAÑELLAS, I. 2016. Tracking the leading edge of *Fagus sylvatica* in North-Western Iberia: Holocene migration inertia, forest succession and recent global change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 20: 11-21.
- SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; CABRERA, M.; HERRERA, P.J.; VALLEJO R.; CAÑELLAS, I.; MONTES, F. 2016. Basal area and diameter distribution estimation using stereoscopic hemispherical images. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing (PE&RS)* 82: 605-616.
- SANGÜESA-BARREDA, G.; CAMARERO, J.; OLIVA, J.; MONTES, F.; GAZOL, A. 2015. Past logging, drought and pathogens interact and contribute to forest dieback. *Agricultural and Forest Meteorology* 208: 85-9.
- SCHRÖTER, D.; CRAMER1, W.; RIK LEEMANS, R.; PRENTICE, C.; ARAÚJO, M.B.; ARNELL, N.W.; BONDEAU, A.; BUGMANN, H.; CARTER, T.R.; GRACIA, C.A.; DE LA VEGA-LEINERT, A.C.; ERHARD, M.; EWERT, F.; GLENDINING, M.; HOUSE, J.I.; KANKAANPÄÄ, S.; KLEIN, R.J.T.; LAVOREL, S.; LINDNER, M.; METZGER, M.J.; MEYER, J.; MITCHELL, T.D.; REGINSTER, I.; ROUNSEVELL, M.; SABATÉ, S.; SITCH, S.; SMITH, B.; SMITH, J.; SMITH, P.; SYKES, M.T.; THONICKE, K.; THUILLER, W.; TUCK, G.; ZAEHLE, S.; ZIERL, B. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310: 1333-1337.
- TARDIF, J.; CAMARERO, J. J.; RIBAS, M.; GUTIÉRREZ, E. 2003. Spatiotemporal variability in tree ring growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257.

- THUILLER, W.; VAYREDA, J.; PINO, J.; SABATE, S.; LAVOREL, S.; GRACIA, C. 2003. Large-scale environmental correlates of forest tree distribution in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography* 12: 313-325.
- THUILLER, W.; ALBERT, C.; ARAÚJO, M.B.; BERRY, P.M.; CABEZA, M.; GUISAN, A.; HICKLER, T.; MIDGLEY, G.F.; PATERSON, J.; SCHURR, F.M.; SYKES, M.T.; ZIMMERMANN, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137-152.
- VENTURA, J. 1992. Geomorfología glacial de les valls de la Bonaigua, Son i els sectors occidentals de la cubeta d'Esterrí d'Àneu. En *La investigación al Parc Nacional d' Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. II Jornades sobre Recerca*. Departamento d'Agricultura, Ramaderia i Pesca. Generalitat de Catalunya, Lleida.
- VILLAR, L.; BENITO-ALONSO, J.L. 2001. Memoria del mapa de vegetación actual del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

