



UNIVERSIDAD DE GRANADA

Biogeografía y conservación de dos especies de la
flora relictas del Mediterráneo Occidental: *Abies
pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière

Antonio González Hernández

Tesis Doctoral

Programa de Doctorado en Biología Fundamental y de Sistemas



UNIVERSIDAD
DE GRANADA

Biogeografía y conservación de dos especies de la
flora relictas del Mediterráneo Occidental: *Abies
pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière

Tesis Doctoral

Programa de Doctorado en Biología Fundamental y de Sistemas

Antonio González Hernández

Dirigida por:

Dr. Julio Peñas de Giles
Dpto. Botánica. Universidad de Granada

Dr. Diego Nieto Lugilde
Dpto. de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de Córdoba

18 de mayo de 2021

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales
Autor: Antonio González Hernández
ISBN: 978-84-1306-985-2
URI: <http://hdl.handle.net/10481/70111>

Agradecimientos

La perspectiva que se divisa al comenzar una tesis con cuarenta y tantos dista mucho de la visión que se tiene al finalizarla con cincuenta y tantos, semivacunado con MODERNA. También deriva la percepción que uno tiene de sí mismo. El trabajo realizado no es sino reflejo de una evolución personal modulada por la conjunción de cientos de personas a las que les estoy agradecido.

Referir mi gratitud a mis directores de tesis en términos formales sería correcto, pero injusto. Por otra parte, expresar en unas líneas todo cuánto les debo se me antoja escaso. Agradezco infinitamente la generosidad de Julio Peñas por haber aceptado el reto de dirigirme la tesis, el acierto de sus consejos y su aliento en todo momento. A Diego Nieto le dije en cierta ocasión que nunca sería capaz de devolverle todo cuánto le debo; y lo peor es que cuánto más tiempo pasa, más crece la deuda. A ambos, los quiero como si fueran, además, amigos.

De Emilia F. Ondoño quería destacar su bondad, interés y dedicación en su tarea de tutora. Con ella, todo ha sido fácil.

Agradezco al Programa de Doctorado en Biología Fundamental y de Sistemas mi acogida en la Universidad de Granada, y en especial a quienes se han ocupado de su dirección: Presentación Carrillo y Francisco Javier Barrionuevo. Al Departamento de Botánica, en Ciencias, en cuyas dependencias pude desarrollar mis actividades; a sus directoras durante mi estancia, Consuelo Díaz de la Guardia y Reyes González-Tejero, y a todos los miembros del Consejo.

Matthew C. Fitzpatrick fue mi supervisor durante mi estancia de tres meses en el Appalachian Laboratory, UMCES, en Maryland (USA), que puede realizar con el soporte económico de la UGR y CEI-BioTIC. Matt me dio la clave para iniciar uno de los capítulos de la tesis, e hizo posible una de las experiencias más intensas e inolvidables de mi vida. Allí conocí al mejor equipo de Trivia, en el que me integré para concursar cada miércoles en Dante's (Andy, Megan, Vanessa, Jennifer, Stephanie, Kavya).

Rachid Cheddadi nos acogió en el ISEM, Montpellier (France) durante tres meses. Con un humor ácido que me fascina, es una de las mentes más rápidas que conozco. Estaremos en contacto de por vida para lo que se tercie. Para correr, por ejemplo.

El trabajo de campo habría sido imposible sin las facilidades dadas por José López Quintanilla, Coordinador del Plan de Recuperación del Pinsapo; y de Rafael Haro y Miguel Ángel Maneiro, Directores Conservadores de los P.N. Sierra de las Nieves y Grazalema, respectivamente, durante las campañas de muestreo. En Marruecos contamos con el respaldo de Mohammed Errami, Decano de la Facultad de Ciencias de Universidad Abdelmalek Esaâdi de Tetuán (Marruecos) gracias a la mediación de Luis García del Moral, Delegado de la UGR para asuntos relacionados con Marruecos.

Quiero agradecer el apoyo logístico para el desarrollo de los trabajos de campo a Ana Teresa Romero (Máster en Conservación, Gestión y Restauración de la Biodiversidad, UGR), a Pedro Sánchez Castillo (Herbario de la UGR), a Juan Lorite (Laboratorio de Conservación); y a los proyectos RELIC-FLORA y OROMED-REFUGIA (Junta de Andalucía), MED-REFUGIA (Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades) y RELIC-FLORA-2 (Universidad de Granada-FEDER), sin los que esta tesis habría sido otra cosa.

A quienes desde la Administración han prestado toda la ayuda personal para el desarrollo de los trabajos de campo: José Luis Sánchez Vallejo, Andrés Madrid, José Antonio Bernal, Paco Jiménez Arocha y Pedro Pineda.

A Paqui, del Cortijo Las Navas, por todas las facilidades que nos dio en su finca un día de imponente lluvia; y a Isabel y el Levy, del Camping Las Conejeras (Parauta), por su compañía.

A Moha (y su padre, Mbarak) cuyo ilimitado soporte en Marruecos hizo posible todo cuanto fue. A Mustafa, que nos proporcionó amparo en Ketama, donde reconocí el poder que tiene el fútbol como puente entre culturas, y a su hermano (¿Nicolás?) que me regaló una lección para el resto de la vida.

A quienes hacen posible que todo funcione cada día: Belén, Pepe, Luz, Estrella y, muy especialmente, a Loli, con quien compartía mi pasión por Bob Geldof y los Boomtown Rats.

A los pinsaperos, modelizadores, paleoloquesea, maquineros, epistemólogos, ontólogos y demás sabios que me habéis aconsejado, corregido, animado... en fin, ayudado a lo largo de todo este tiempo: J. Carlos Linares, José Manuel Sánchez Robles, José G. Zotano, Domingo Alcaraz, Blas Benito, Carmen Quesada, Juan Pleguezuelos, Paola Mairota, Eduardo Barrón y David Nesbitt.

A mis maestros de Botánica: Gabriel Blanca, que me presentó a los cedros en su hábitat natural; Concha Morales, que ha sido la madre botánica de varias generaciones; y Juan Antonio Gil, con quien decidí ser naturalista el mismo día que supe que iba a ser padre.

A Paco Valle, con quien empezó a cumplirse todo cuanto deseaba y a quien debo ser lo que soy; a José Luis G. Rebollar, que alimentó mi capacidad de sorpresa; y, con mucho cariño, a Inma L. Alados, la única persona con quien me ha funcionado la psicología inversa.

A todos mis compis muestreadores: Dani, Eneko, Sebas y J. Antonio; a Javier Cabello y Cecilio; a Pepe Manjón y Sergio; a Ana Foronda; y muy especialmente, por todo eso y por mucho más, a David Fernández y Miguel Ballesteros.

A mis compis de laboratorio y de Viernes clásicos: Anastasiia, Carmen, Eva, Gloria, Gretel, Helena, Iara, Ingrid, Irene, Ismael, Javi Valverde, María, Mariate, Marta, Miguel Ángel, Modesto, Noelia, Paco Martín y Samira.

A cuantos alumnos han desarrollado sus TFM y TFG en el Laboratorio de Conservación.

A quien me quiere y me lo dice.

A mi blog, *Los borlos de Rapunzel*, que me ha asistido en los momentos de necesidad durante la escritura de la memoria de tesis.

A mis padres, a Marina y a Paqui.

*A mis padres, a Marina
y a Paqui*

Para que una chica como Lesley Lawson se convierta en Twiggy, varios miles tienen que quedarse en la cuneta. Las más afortunadas fracasan de entrada y pueden dedicarse a otra cosa. Unas cuantas tardamos un poco más en desengañarnos y para entonces ya es tarde. La mayoría sobrevive practicando alguna forma de prostitución.

EDUARDO MENDOZA

Dios proporciona a cada animal sus medios de sustento, y al astrónomo le ha proporcionado la astrología.

JOHANNES KEPLER

'A slow sort of country!' said the Queen. 'Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!'

LEWIS CARROLL

He llegado ya a una edad en la que uno sólo puede obtener la exacta contraprestación que corresponde al precio que ha pagado, nada más.

HARUKI MURAKAMI

Ducunt volentem fata, nolentem trahunt

LUCIUS ANNAEUS SENECA

A mí me recuerda al dolor de cabeza que no halló cabeza a la que invadir. Nadie lo sufrió, ninguna aspirina tuvo que poner a trabajar su química, ningún ay oyose a su cuenta. Lo suyo es como infligir violencia contra un saco de boxeo, desfalcar la cuenta propia o calumniar a una mosca.

SANTIAGO LORENZO

Almost everyone can remember losing his or her virginity, and most writers can remember the first book he/she walked away from thinking, "I can do better than this. Hell, I am doing better than this!"

STEPHEN KING

It is a sad hardship and slavery to people who live in towns, that in their movements they know of one dimension only; they walk along the line as if they were led on a string. The transition from the line to the plane into the two dimensions, when you wander across a field or through a wood, is a splendid liberation to the slaves, like the French Revolution. But in the air you are taken into the full freedom of the three dimensions; after long ages of exile and dreams the homesick heart throws itself into the arms of space.

ISAK DINESEN

All art is quite useless.

OSCAR WILDE

Contenidos

Resumen	1
Capítulo 1. Introducción.....	5
Capítulo 2. Justificación, hipótesis y objetivos	67
Capítulo 3. Metodología.....	75
Capítulo 4. Distribución de <i>Abies pinsapo</i> y <i>Cedrus atlantica</i> en el pasado	115
Capítulo 5. Distribución de <i>Abies pinsapo</i> y <i>Cedrus atlantica</i> en el futuro.....	173
Capítulo 6. Interacción biológica de <i>Cedrus atlantica</i> en el pasado	199
Capítulo 7. Divergencia ecológica entre los linajes de <i>Abies pinsapo</i> complex	229
Capítulo 8. Desplazamiento altitudinal de <i>Abies pinsapo</i> en la Bética	271
Capítulo 9. Discusión general	297
Capítulo 10. Conclusiones	325

Resumen

La presente tesis aborda el estudio sobre la distribución geográfica del hábitat de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière en el Mediterráneo Occidental. Se propone la posible distribución que ambas especies debieron de ocupar durante el último período glacial (Würm, 110-10 ka) y el Óptimo Climático del Holoceno (Hipsitermal, 8-4.5 ka), y se discuten las causas del patrón biogeográfico que ha dado lugar a la distribución actual. Además, se pronostica la viabilidad de las poblaciones actuales ante las previsibles condiciones de cambio climático. En el estudio se han empleado herramientas eoinformáticas de modelización y análisis de superposición de nicho como complemento a las paleobiológicas tradicionales con cuyos resultados se han contrastado.

Los resultados indican que la dinámica biogeográfica de *A. pinsapo* y *C. atlantica* durante el final del Cuaternario en el Mediterráneo Occidental ha consistido en una serie de migraciones altitudinales determinadas por la variación de la temperatura. Tales desplazamientos en el gradiente altitudinal se han reflejado geográficamente en fenómenos de expansión, conexión, contracción, aislamiento, refugio y extinción local.

Desde el Pleistoceno el hábitat idóneo para *C. atlantica* se ha mantenido en la cordillera Bética de forma ininterrumpida hasta la actualidad, lo que sugiere la implicación de causas no climáticas en su extinción local en la península ibérica. En tal sentido, no puede descartarse que la mayor prevalencia de *Pinus nigra* en el continente europeo acabara por desplazar a *Cedrus*.

Actualmente, los linajes europeo y africano de *A. pinsapo* complex muestran divergencia entre sus nichos, expresada mediante diferencias en el hábitat que estos ocupan a ambos lados del Mediterráneo. El linaje africano, representado por *A. marocana*, soporta un régimen de precipitaciones estacional caracterizado por la escasez de lluvias durante los meses de verano. Esto restringe su presencia a las cumbres montañosas del Rif, en las que el balance hídrico anual es superior al existente en la cordillera Bética ,donde habita *A. pinsapo*. El aislamiento de los dos linajes, sin flujo génico entre ambos desde el Mioceno medio, habría favorecido la segregación alopátrica. La evolución climática diferencial, con la manifestación de eventos desacompañados a ambos lados del Mediterráneo, habría dado lugar a sucesivos cuellos de botella para las poblaciones, a la vez que habría promovido la ocupación de huecos ecológicos que terminarían por definir los nichos actuales de *A. pinsapo* y *A. marocana*.

En la serranía de Ronda, las condiciones ambientales actuales no permiten completar el ciclo de vida de *A. pinsapo* en gran parte de su distribución actual. Las diferencias entre el nicho realizado y el nicho reproductivo podrían revelar un desplazamiento en altitud de sus poblaciones debido al cambio del clima, en cuya dinámica aparece un patrón con mayor retracción que avance. Este comportamiento es propio de especies sésiles de ciclo vital largo y no conduce a la extinción de las poblaciones a corto plazo, pero puede poner en peligro su viabilidad si las condiciones que causan la contracción en el límite inferior permanecen en el tiempo.

El hábitat previsible en el futuro de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo occidental se verá reducido considerablemente con respecto al actual, si bien *A. pinsapo* podrá mantener la cohesión de las principales masas actuales bajo estrictas medidas de conservación. Entretanto, *C. atlantica* hallará los mejores refugios naturales en aquellas zonas actualmente más amenazadas, por lo que será necesaria la adopción de medidas encaminadas a la especial protección de estas localidades.

Summary

This thesis focuses on the habitat distribution of *Abies pinsapo* Boiss. and *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière in the Western Mediterranean. The possible distribution that both species might have occupied during the last glacial period (Würm, 110-10 ka) and the Holocene Climate Optimum (Hypsithermal, 8-4.5 ka) is proposed; and the causes of the biogeographic pattern that have driven to the current distribution are discussed. In addition, the feasibility of current populations is predicted under the foreseeable conditions of climate change. In the study, ecoinformatics tools for modeling and niche overlap analyses have been used as a complement to the traditional paleobiological tools with whose results have been contrasted.

The results indicate that the biogeographic dynamics of *A. pinsapo* and *C. atlantica* at the end of the Quaternary in the Western Mediterranean has consisted of a series of altitudinal migrations determined by temperature variation. Such shifts in the altitudinal gradient have been geographically reflected in phenomena of expansion, connection, contraction, isolation, refuge and local extinction.

Since the Pleistocene, the suitable habitat for *C. atlantica* has remained uninterrupted in the Betic mountain range until the present, which suggests the implication of non-climatic causes in its local extinction in the Iberian Peninsula. In this sense, it cannot be ruled out that the higher prevalence of *Pinus nigra* on the European continent would have displaced *Cedrus*.

Currently, the European and African lineages of *A. pinsapo* complex show divergence between their niches, expressed by differences in the habitat they occupy on both sides of the Mediterranean. The African lineage, represented by

A. marocana, supports a seasonal rainfall regime characterized by low rainfall during the summer months. This restricts its presence to the mountainous summits of the Rif, in which the annual water balance is higher than that existing in the Betica mountain range where *A. pinsapo* lives. The isolation of the two lineages, without gene flow between them since the Middle Miocene, would have favored allopatric segregation. Differential climatic evolution, with the manifestation of out-of-step events on both sides of the Mediterranean, would have given rise to successive bottlenecks for the populations, at the same time that it would have promoted the occupation of ecological gaps that would end up defining the current niches of *A. pinsapo* and *A. marocana*.

In Serranía de Ronda, current environmental conditions do not allow to complete its life cycle to *A. pinsapo* in much of its current distribution. The differences between the realized niche and the reproductive niche could reveal a shift in altitude of their populations due to climate change, in whose dynamics a pattern appears with greater retraction at the trailing-edge than expansion at the leading-edge. This behavior is typical of sessile species with a long life cycle and does not lead to the extinction of populations in the short term, but it can endanger their viability if the conditions that cause the contraction in the lower limit remain in time.

The foreseeable future habitat of *A. pinsapo* and *C. atlantica* in the western Mediterranean will be considerably reduced compared to their current habitats, although *A. pinsapo* will be able to maintain cohesion of the main current stands under strict conservation measures. Meanwhile, *C. atlantica* will find the best natural refuges in those currently most threatened areas, so it will be necessary to adopt measures aimed at the special protection of these localities.

Capítulo 1. Introducción

1.1. Generalidades

La situación geográfica del Mediterráneo Occidental, entre África y Eurasia, le otorga su carácter de transición entre los climas Templado y Desértico, y explica su gran singularidad biogeográfica. Por otra parte, las historias geológica y climática durante el Cenozoico han determinado los múltiples procesos de migración, aislamiento, refugio, extinción, diversificación, diferenciación, especiación e hibridación a que se han visto sometidos los organismos que alberga (Nieto Feliner, 2014; Quézel, 1985). Todo ello confiere al Mediterráneo Occidental su carácter de centro de diversificación responsable de la alta endemidad que caracteriza a la región (Médail & Diadema, 2009; Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000).

La historia geológica de la Tierra ha tenido como consecuencia una serie de variaciones geográficas que han supuesto la aparición sucesiva de puentes y barreras en la distribución de los organismos. Así, desde la separación del supercontinente Pangea acaecida durante el Mesozoico (~251-66 Ma) determinó la segregación de grandes grupos de organismos; y con la interrupción de las conexiones entre las distintas masas de tierra emergidas, su posterior divergencia ecológica asociada a una acentuación de los gradientes de carácter climático. Las colisiones entre placas dieron lugar a la aparición de diferentes cadenas montañosas asociadas a la Orogenia Alpina (52-48 Ma) que supusieron auténticas barreras geográficas a la migración, pero también favorecieron la aparición de numerosos enclaves que dieron refugio a las especies que, en entornos climáticos cambiantes, se encontraban en su límite

de distribución. Las conexiones oceánicas a este y oeste del actual Mediterráneo han propiciado o impedido el flujo migratorio entre continentes en distintas épocas del Cenozoico (~66 Ma-presente) (Hewitt, 2011; Nieto Feliner, 2014; Rundel et al., 2016).

La historia climática del Cenozoico ha conocido un descenso paulatino de las temperaturas desde el inicio del Terciario, que ha condicionado el cambio de la biota sobre la Tierra. Con un mayor grado de precisión, el último millón de años las variaciones del clima han estado asociadas a los ciclos de glaciación del Pleistoceno, en los que la alternancia de períodos glaciales e interglaciales explica la distribución de la vegetación que hoy conocemos en la región (Barrón et al., 2010; Hewitt, 2011; Postigo-Mijarra et al., 2009; Rundel et al., 2016).

Durante todo el Cenozoico se han dado, pues, fenómenos de extinción masiva, concentrados en tres momentos clave: Mioceno medio (16-14 Ma), en que desaparecieron los elementos tropicales debido a la aparición de una fuerte estacionalidad climática; Crisis de Salinidad del Mioceno (6-5 Ma), que afectó a los elementos tropicales y subtropicales por la aridificación del medio; y las glaciaciones del Cuaternario (< 2 Ma), que fueron responsables de la extinción de numerosos elementos mesófilos debido al frío y la sequía reinantes (Rundel et al., 2016).

Pero este entorno cambiante fue el escenario, también, de una fuerte diversificación gracias a la ocupación de los nuevos espacios ecológicos que se fueron generando a través del tiempo. Especial relevancia tuvo la tolerancia o la adaptación al nuevo régimen estacional que se instaló a finales del Plioceno (3.2 Ma) con veranos secos. Muchos de los elementos paleotropicales adaptados a condiciones azonales de mayor xericidad modificaron sus estructuras para acomodarse al nuevo régimen hídrico que les impuso el clima mediterráneo. Otros, sin embargo, se vieron relegados a ocupar entornos más reducidos donde las condiciones de humedad les fueran más favorables (Barrón et al., 2010; Postigo-Mijarra et al., 2009).

Entre la flora arctoterciaria, proveniente de las zonas más frías de Eurasia, destaca el papel de las coníferas en su aportación a la nueva combinación que supuso la flora mediterránea tras la extinción de un gran número de especies a

lo largo del Cuaternario (Barrón et al., 2010). Junto con *Pinus*, *Abies* y *Cedrus* son los únicos géneros de Pinaceae que cuentan con especies cuya distribución es de óptimo mediterráneo (Alba-Sánchez et al., 2018). Ambos géneros debieron de originarse en algún punto de Norteamérica o Asia cercano al paso de Beringia entre el Cretácico inferior y superior (100-90 Ma) a partir de un clado común, siendo *Cedrus* el primero en segregarse (Alba-Sánchez et al., 2018; Qiao et al., 2007; Wang & Ran, 2014; Xiang et al., 2015). Aunque se ha dicho que ambos géneros han debido de compartir su historia biogeográfica en común, lo cierto es que aún no se conoce en qué momento cruzaron Asia y llegaron a Europa y el Mediterráneo, ni qué ruta siguió cada género para alcanzar las zonas más occidentales de Eurasia como parte de la flora arctoterciaria (Qiao et al., 2007; Scaltsoyiannes et al., 1999; Xiang et al., 2015). Aunque en la actualidad ambos géneros presentan grandes disimilitudes en extensión y distribución, las especies del género *Cedrus* comparten hábitat con algunas especies de *Abies*. Así, *Cedrus deodara* (Roxb. ex D.Don) G.Don convive en el Himalaya con *Abies pindrow* (Royle ex D.Don) Royle y *Abies spectabilis* (D.Don) Mirb.; y en el Mediterráneo, *Cedrus libani* A.Rich. comparte hábitat con *Abies cilicica* (Antoine & Kotschy) Carrière en los montes Taurus, en Turquía; y *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière convive con *Abies numidica* de Lannoy ex Carrière en el Atlas Telliano, en Argelia, y con *Abies marocana* Trab. [= *Abies pinsapo* subsp. *marocana* (Trab.) Emb. & Maire] en el Rif, en Marruecos (Alba-Sánchez et al., 2018; Farjon, 1990).

La referencia más antigua que se tiene de *Abies* en la península ibérica data del Oligoceno inferior (34 Ma), fecha próxima a la segregación del linaje que dio origen a *A. numidica* (Cavagnetto & Anadón, 1996). La presencia de *Abies* en la cordillera Bética es continua desde el Mioceno inferior (24-16 Ma), por lo que en ese momento también pudo estar ocupando los territorios que hoy constituyen el Rif: los linajes europeo y africano de *A. pinsapo* se segregarían durante el Mioceno medio (~15 Ma) con la fractura de la placa bético-rifeña, para no volver a tener intercambio genético entre sus poblaciones, incluso tras la conexión de ambos continentes durante el Messiniense (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014). Aunque no se conocen de manera exacta los refugios glaciales de *Abies*, los estudios polínicos sugieren su presencia en el

Arco Bético-Rifeño durante el Cuaternario (Alba-Sánchez et al., 2018; Barrón et al., 2010; Jiménez-Moreno et al., 2010; Linares, 2011; Postigo-Mijarra et al., 2010) . Debido a la escasez de estudios polínicos, la distribución histórica de *Abies* en el norte de África está aún por definir (Alba-Sánchez et al., 2018; Cheddadi et al., 2016).

Por su parte, la evidencia más antigua en la península ibérica de *Cedrus* data del Eoceno superior (~40 Ma) (Cavagnetto & Anadón, 1996), aunque la separación de los linajes del Mediterráneo Occidental y del Mediterráneo Oriental debió de ocurrir hace unos 20 Ma, en el Mioceno inferior, probablemente en Europa desde donde migraron hacia Asia Menor y el norte de África durante la Crisis Climática del Messiniense (6-5 Ma) (Qiao et al., 2007; Wang & Ran, 2014). Si bien en el conjunto de la península ibérica el registro de polen de *Cedrus* es constante hasta el Pleistoceno superior (100 ka), aún aparece a lo largo del Holoceno en el sur de la Península con un significado que es discutido, por lo que la desaparición definitiva de *Cedrus* en la península ibérica aún está por determinar (Alba-Sánchez et al., 2018; Anderson et al., 2011; Carrión, 2012; Magri, 2012; Magri et al., 2017; Magri & Parra, 2002; Postigo-Mijarra et al., 2009, 2010). En el norte de África existen evidencias de su presencia durante el Último Máximo Glacial (21 ka) en las zonas más bajas de las estribaciones del Atlas Telliano en Túnez y extremo oriental del norte de Argelia, que se limitaba a algunos refugios dispersos debido a las condiciones de aridez. Tras el fin de las glaciaciones, el brusco calentamiento que supuso el inicio del Holoceno (11.7 ka) favoreció la migración de *Cedrus* hacia mayores altitudes, llegando a desaparecer por debajo de los 1300 m en el Óptimo del Holoceno (~8 ka BP) (Alba-Sánchez et al., 2018; Cheddadi et al., 2009).

Las aportaciones a la Paleobiogeografía de los métodos tradicionales empleados en Paleontología y Arqueología, como la paleopalinología y la antracología, han supuesto el principal volumen de conocimiento acerca de la historia biogeográfica de los vegetales. Sin embargo, presentan determinados sesgos, relacionados con la distribución de los muestreos y con la naturaleza del material vegetal fosilizado, entre otros, que dificultan el establecimiento de un relato biogeográfico continuo en el espacio y en el tiempo en el

Mediterráneo Occidental. Recientes técnicas como el análisis molecular o la ecoinformática aportan nuevas aproximaciones al estudio de la biogeografía y conservación de especies amenazadas (Alba-Sánchez et al., 2010; Blois, 2012; Brewer et al., 2012; Svenning et al., 2011; Varela et al., 2011). En la presente tesis se pretende hacer uso de los Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*) para resolver parte de las incógnitas que envuelven la historia en el cuaternario de estos dos géneros en el Mediterráneo Occidental.

Abies pinsapo cuenta en la actualidad con tres poblaciones en la cordillera Bética y dos en el Rif; y *C. atlantica* se distribuye de forma disyunta entre los sistemas montañosos de Marruecos y Argelia. Debido a la superficie ocupada, la dinámica reciente de sus poblaciones, y las amenazas a las que se ven sometidas, se ha incluido en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN con la categoría de 'En Peligro' (Arista, Alaoui, et al., 2011; Thomas, 2013). En lo que se refiere a las amenazas futuras, es necesario señalar que el 5º Informe de Evaluación del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático prevé un aumento de las temperaturas para finales de este siglo de entre 1.5 y 2 °C, y la consiguiente afección a la integridad de los ecosistemas y, por tanto, de los bienes y servicios que estos prestan a la humanidad (IPCC, 2014). Se trata, pues, de una prioridad participar en la previsión de los efectos que el actual cambio climático puede suponer en la supervivencia de dos taxones que han superado los eventos climáticos del Cenozoico en el Mediterráneo Occidental.

1.2. Paleohistoria del Mediterraneo Occidental

La singularidad biogeográfica de la cuenca del Mediterráneo reside en la alta diversidad biológica que alberga, con alrededor de 25 000 especies de plantas de las que unas 13 000 son endémicas (Myers et al., 2000; Nieto Feliner, 2014). Esto la distingue como uno de los puntos calientes de biodiversidad reconocidos a escala global --*Global Biodiversity Hotspots* (Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000). Ello se debe a su posición geográfica entre Europa y África, donde en la actualidad se da la transición entre los climas templados oceánico y continental, y desértico cálido; pero también a los cambios

históricos del clima que se han sucedido desde el Plioceno hasta la actualidad, y especialmente los ciclos de glaciación-deglaciación acaecidos durante el Pleistoceno. Tales variaciones han propiciado numerosos procesos de migración, refugio y especiación que han dado lugar a la biodiversidad actual (Hewitt, 2011; Médail & Diadema, 2009; Quézel, 1985).

La formación de la región mediterránea se remite al Mesozoico (252-66 Ma) con la fractura del supercontinente Pangea en Laurasia, al norte, y Gondwana, al sur, separados hacia el oeste por el mar de Tetis. El continente de Gondwana se fragmentaría progresivamente: Sudamérica y África hacia el oeste, un fragmento que dará lugar a India y Madagascar hacia el noreste y otro gran continente que dará lugar a la Antártida y Australia hacia el sureste (Benedetto, 2019) (Figura 1.1).

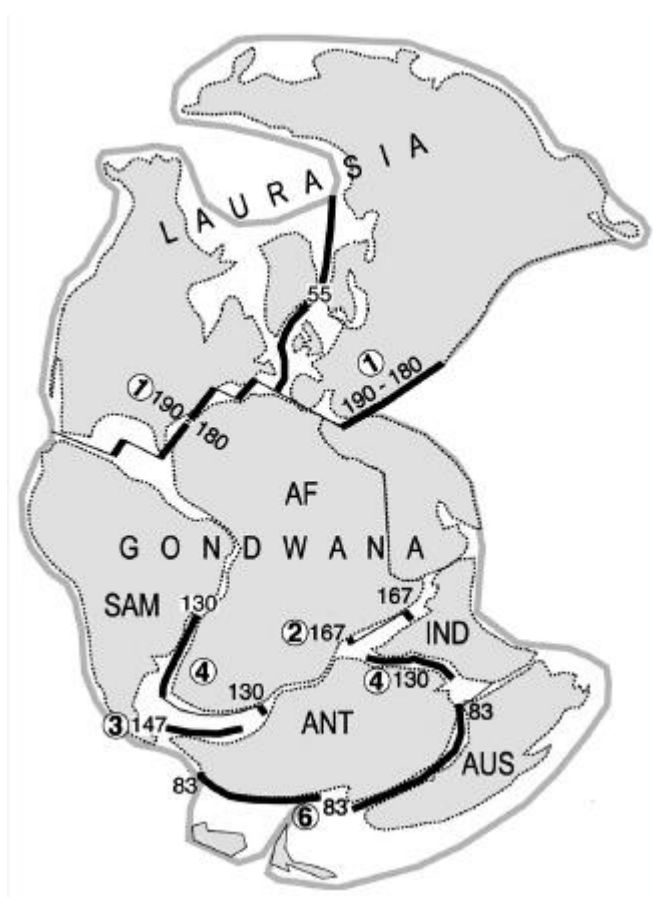


Figura 1.1 Edades de ruptura del supercontinente Pangea. Fuente: (Benedetto, 2019).

En el ámbito del actual Mediterráneo, la distensión de los continentes favoreció la aparición de cuencas sedimentarias en el centro y sur de Europa con la transgresión del Tetis Alpino; mientras que en el norte de África se daban las

transgresiones del Tetis (por el este) y del Atlántico (por el oeste) en las plataformas continentales que más tarde darían lugar al dominio del Atlas (Carminati et al., 2012; Piqué et al., 2002; Schmid et al., 2004).

A finales del Cretácico (84 Ma), la ruptura de diversos fragmentos del continente africano, y su deriva hasta la colisión con Eurasia, provoca el extenso complejo Alpino-Himalayo que da lugar al cierre del Tetis y a la formación de numerosas cadenas montañosas que recorren el sur de Eurasia y norte de África, conformando las relaciones geográficas entre ambos continentes que se mantienen en la actualidad (Benedetto, 2019).

En el Eoceno (55 Ma) comienza a formarse el Atlántico Norte a partir de la fractura de Laurasia en los continentes de Norteamérica, Groenlandia y Eurasia. Estas tensiones generarán un vulcanismo anómalo que potenciaría la disociación de hidratos de metano de los fondos oceánicos y, como consecuencia, una movilización masiva de carbono a los océanos y a la atmósfera. El efecto invernadero provocado derivaría en el Máximo Térmico Paleoceno-Eoceno. En este momento, la temperatura terrestre superaría en unos 14°C la actual, ningún territorio emergido permanecería helado de forma permanente y el gradiente latitudinal de temperatura sería considerablemente menor al actual (Benedetto, 2019; Uriarte Cantolla, 2009).

En este contexto, la vegetación se organiza en cinturones latitudinales: por encima de los 70° N se situaría el bioma templado frío formado por bosques de planocaducifolios (e.g. *Alnus*, *Betula*, *Quercus*, *Juglans*, *Populus*, *Acer*) y coníferas caducifolias (e.g. *Ginkgo*, *Larix*, *Metasequoia*, *Taxodium*); otro cinturón, en latitudes inferiores, estaría conformado por bosques templados cálidos con fagáceas, lauráceas, teáceas y magnoliáceas; la siguiente banda de vegetación, bajo un régimen estacional de lluvias, la representaban los bosques subtropicales donde se mezclaban elementos tropicales y templados (anacardiáceas, anonáceas, lauráceas; por último, ocupando la zona ecuatorial hasta los 30° N, se encontrarían los bosques tropicales de pluvisilva (Benedetto, 2019; García-Antón et al., 2007) (Figura 1.2).

En el ámbito del Mediterráneo, varias microplacas procedentes de la disgregación del continente africano durante el Mesozoico, entre la que destaca la de Apulia, chocan contra la placa euroasiática en el Eoceno medio

(47 Ma), independizando el Mediterráneo occidental del mar de Tetis en el inicio de la formación de los Alpes y los Cárpatos (Hewitt, 2011; Schmid et al., 2004). En el norte de África comienza a formarse el Alto Atlas.

La vegetación en esta región está dominada por especies de las familias Lauraceae, Fagaceae, Ebenaceae, Juglandaceae y otras, que configuraban los bosques siempreverdes ricos en pteridófitos. Las costas, a su vez, estaban habitadas por los manglares de *Nypa* (Barrón, 2003; Barrón et al., 2010).

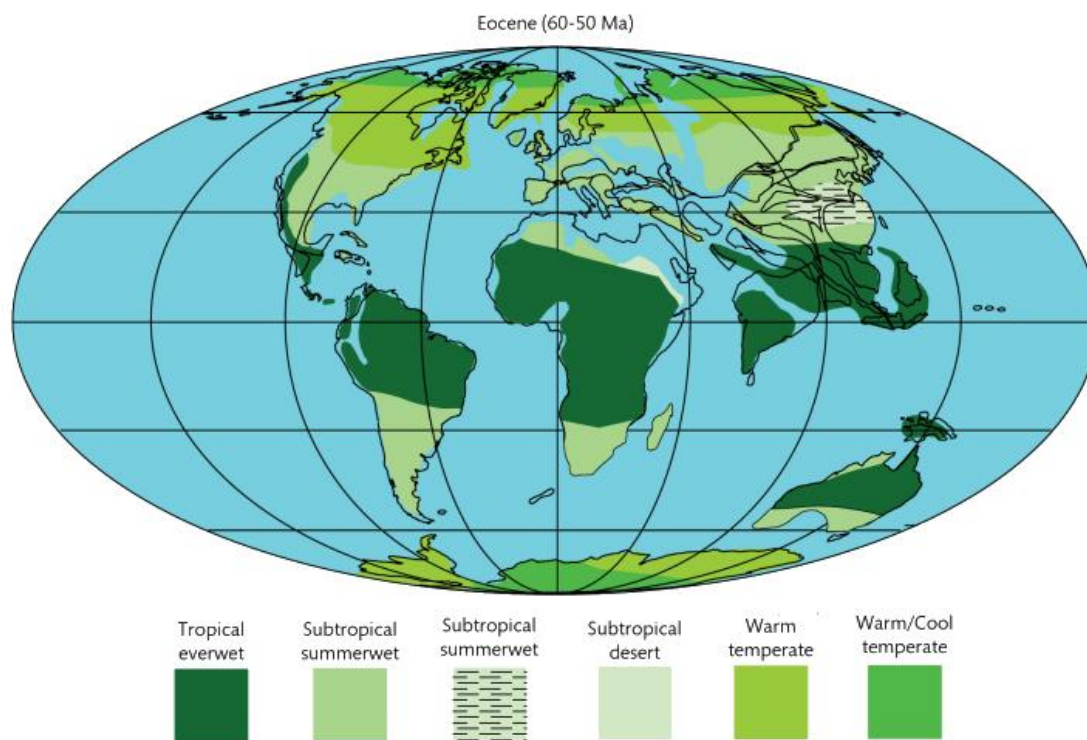


Figura 1.2 Biomas supuestos para el Paleoceno superior y Eoceno inferior (60-50 Ma). Fuente: (Willis & McElwain, 2014).

Durante el Oligoceno inferior (~32 Ma) la fragmentación definitiva de Gondwana con la apertura del Paso de Drake entre Sudamérica y la Antártida y la separación definitiva entre ésta y Australia favorece la formación de la corriente oceánica profunda Circumpolar Antártica. Con ella, el continente antártico deja de recibir la influencia de las corrientes tropicales y comienza a helarse, lo que provoca, además, el descenso del nivel del mar en unos 25 m (Benedetto, 2019; Uriarte Cantolla, 2009). La Tierra sufre una bajada de temperatura de unos 10°C en pocos millones de años y se acentúa el gradiente térmico entre los polos y el Ecuador. El clima se aridifica y muchos de los

bosques son sustituidos por una vegetación de tipo sabanoide, más abierta, en la que dominan los pastizales y los arbustos (Benedetto, 2019).

En Europa, el enfriamiento y la continentalización del clima da lugar a que los taxa arctoterciarios, flora mesófila adaptada al clima de montaña del interior de Europa, migraran hacia zonas más bajas y meridionales (Barrón, 2003).

A inicios del Oligoceno (~29 Ma) la compresión de Iberia contra el continente europeo, del que previamente se había desgajado para formar una isla, se une definitivamente a la la placa euroasiática dando lugar a la formación de los Pirineos. En este contexto, la subducción de la litosfera oceánica frente a las costas de Iberia y la Provenza genera una inestabilidad estructural que da lugar al desprendimiento de una gran porción continental que diverge en un cinturón de microplacas que serían el origen de Córcega, Cerdeña, Calabria, Baleares, la Cabilia, las cordilleras Béticas y el Rif (Rosenbaum et al., 2002) (Figura 1.3).

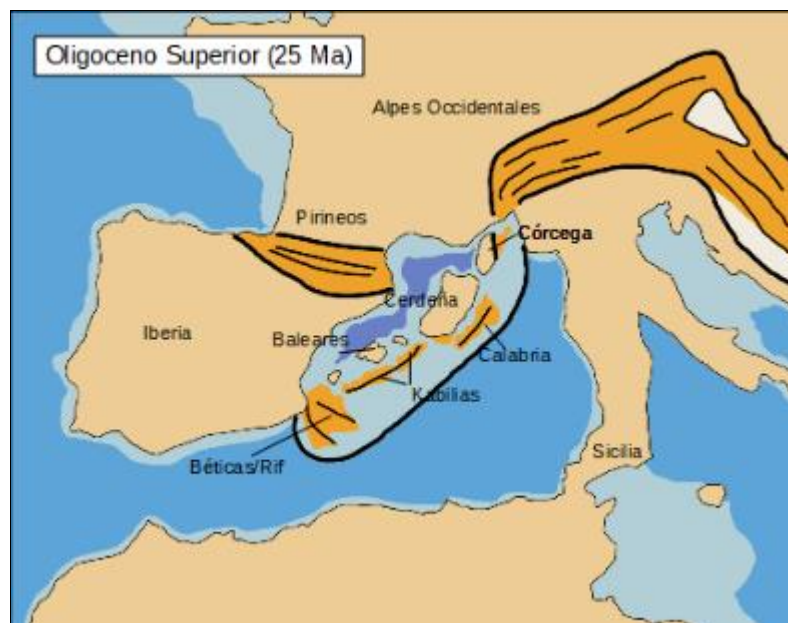


Figura 1.3 Reconstrucción tectónica del Mediterráneo Occidental en el Oligoceno superior (25 Ma).
Fuente: Adaptado (Rosenbaum et al., 2002).

En el Mediterráneo Occidental, el enfriamiento general supone la extinción de una parte importante de la flora paleotropical que, en su migración hacia el sur, se encontraron con la barrera física del Mediterráneo. Entretanto, se incorporan elementos de la flora arctoterciaria procedente el norte de Europa (*Alnus*, *Castanea*, *Salix* y *Ulmus* en una primera oleada; y posteriormente *Abies*, *Acer*, *Carpinus*, *Celtis*, *Cornus*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*,

Ostrya, *Picea*, *Populus*, *Sambucus*, *Tsuga* y *Zelkova*) (Postigo-Mijarra et al., 2010). Esta sustitución de la flora paleotropical por la arctoterciaria fue paulatina a lo largo del Neógeno, y durante un período de tiempo compartieron el espacio en la región. El frío y la aridez favorecieron la extensión de los bosques de tipo sabanoide con predominio de las leguminosas, a la vez que empiezan a desarrollarse los bosques esclerófilos de hoja perenne, que ocuparían las situaciones con mayor disponibilidad hídrica. Los bosques siempreverdes de laurel con elementos de las familias Lauraceae, Fagaceae, Ebenaceae, Juglandaceae, Myrtaceae, Sapindaceae, Anacardiaceae, Cupressaceae, Fabaceae y Rhamnaceae, serían desplazados a las montañas próximas a la costa donde temperatura y humedad posibilitarían su permanencia. Muchos elementos de los anteriores, debido a su tipo de dispersión zoócoro, lograron pasar al norte de África y a los archipiélagos macaronésicos (Alba-Sánchez, González-Hernández, et al., 2019; Arroyo et al., 2004; Barrón, 2003; Barrón et al., 2010).

En el extremo oriental del Mediterráneo, la convergencia de las placas arábica y euroasiática en el Oligoceno-Mioceno (~23 Ma), da lugar a la formación del Cáucaso y los montes Zagros y el cierre del Mediterráneo con el relicto Neotetis (océano Índico). Este plegamiento alpino continúa con la orogenia helénica y balcánica y reactiva el relieve del Jura, y diversos sistemas montañosos de Centroeuropa, dando lugar a una serie de cuencas marinas epicontinentales que en conjunto formaron el Paratetis. La conexión entre los continentes euroasiático y africano a través de Oriente Medio supuso un intercambio masivo de organismos en ambas direcciones (Benedetto, 2019; Meulenkamp & Sissingh, 2003).

En el Mioceno medio (14 Ma) tiene lugar un calentamiento global que supone el Óptimo Climático del Mioceno medio (11-9 Ma). El Mediterráneo Occidental gozaba de un clima subtropical monzónico, con precipitaciones máximas en verano (Uriarte Cantolla, 2009) y la vegetación se organizaba en mosaicos: las zonas interiores, más xéricas, consistían en sabanas de Poaceae, Chenopodiaceae y Asteraceae con vegetación arbolada dominada por *Acacia* y *Prosopis* y arbustos (*Ephedra* y *Juniperus*); la base de las zonas montañosas, serían el refugio de los bosques de laurel siempreverdes de *Taxodium*, *Myrica*,

Rhus, Theaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, etc., que compartirían el espacio con los bosques mixtos semidecíduos de *Quercus*, *Engelhardia*, *Platicarya*, *Carya*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Parrotia*, *Carpinus*, *Acer*, *Celtis*, *Zelkova*, etc. Las zonas de montaña estarían ocupadas por pisos de coníferas: la media montaña sería el hábitat de *Cathaya*, *Tsuga*, *Sciadopitys* y *Cedrus*; mientras que en la alta montaña se situarían *Abies* y *Picea*. Las áreas costeras y lacustres con aguas salobres estaban ocupadas por manglares de *Avicennia* acompañados por comunidades de halófitas (Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, *Tamarix*, etc.) (Jiménez-Moreno et al., 2010) (Figura 1.4).



Figura 1.4 Estructura general de la vegetación en la península ibérica durante el Mioceno (8 Ma): Manglares y sufrútices halófilos en la costa, vegetación de tipo sabanoide en las planicies, higrófilos y taxoides en las zonas pantanosas, bosques de laurel y quercíneas perennes en los refugios montañosos más termófilos y con disponibilidad hídrica, bosques mixtos semidecíduos en media montaña, y bosques de alta montaña. Fuente: (Alba-Sánchez, González-Hernández, et al., 2019).

La segunda mitad del Mioceno se caracteriza por un enfriamiento rápido que supone la congelación parcial de la Antártida. La circulación oceánica y atmosférica provoca la intensificación de gradientes térmicos latitudinales y la formación de células de circulación atmosférica que determinarían el establecimiento de ciclos de altas presiones subtropicales de carácter estacional; y con ello, el inicio de un protoclima mediterráneo (Rundel et al., 2016).

A finales del Mioceno (5,9 Ma) el empuje de la placa africana hacia Eurasia, y el desplazamiento de la placa de Alborán hacia el oeste provoca el cierre del Mediterráneo por el oeste y el cese del aporte hídrico del Atlántico. Esto provoca la desecación del Mediterráneo y la Crisis Salina del Messiniense. Se conforman numerosos puentes que conectan el norte de África con el sur de

Europa a través de Iberia y de una protopenínsula itálica. Se establecen, así, las rutas migratorias de especies irano-turánicas y saharo-indicas de familias como Chenopodiaceae (*Eurotia*, *Salsola*), Poaceae (*Stipa*, *Lygeum*), Asteraceae, Cistaceae, Lamiaceae o Cupressaceae, o *Ephedra*. La salinidad favorece la extensión de las plantas halófilas como *Gypsophila*, *Salsola* o *Suaeda* (García-Antón et al., 2007). En la península ibérica, algunos taxa muestran sus últimos registros en el Messiniense (*Cephalanthus*, *Ricinus*, Melastomataceae) (Postigo-Mijarra et al., 2009).

La apertura del Estrecho de Gibraltar por efectos tectónicos (5.33 Ma) facilitó el llenado de la cuenca mediterránea en pocos años. El ascenso del nivel del mar a inicios del Plioceno daría lugar a la conexión temporal del Mediterráneo con el Paratetis (actuales Mar Negro, Caspio y Aral) (Benedetto, 2019; Mascle & Mascle, 2019; Roveri et al., 2014). Algo después, en el límite Mioceno-Plioceno (5 Ma), el descenso de la temperatura planetaria ocasiona la congelación completa y definitiva de la Antártida (Benedetto, 2019; Uriarte Cantolla, 2009; J. Zachos et al., 2001) (Figura 1.5).

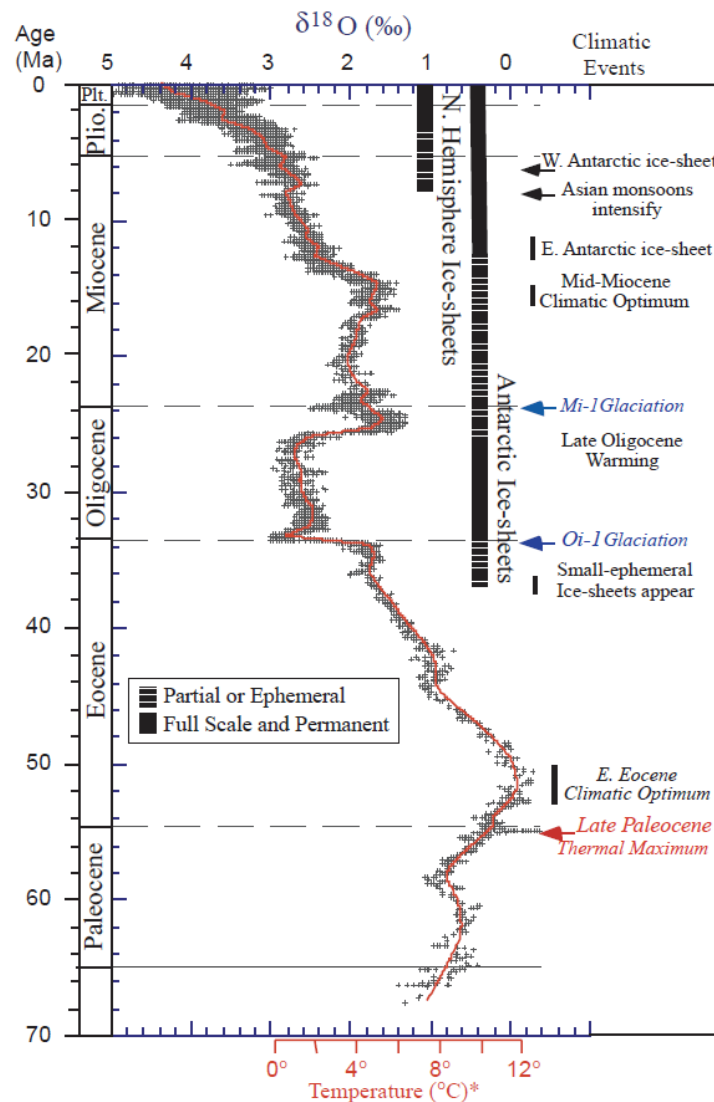


Figura 1.5 Evolución de la temperatura del mar durante el Cenozoico basada en las relaciones isotópicas del oxígeno. Fuente: (J. Zachos et al., 2001).

Tras varias crisis climáticas de aridez y frío, se consolida la estacionalidad propia del clima mediterráneo en toda la cuenca, con la presencia de un período estival seco (3.2 Ma) (Uriarte Cantolla, 2009). Esto da lugar a una vegetación mediterránea de estructura muy similar a la actual, consistente en mosaicos donde alternan los bosques esclerófilos con la vegetación estépica en los que abundan las herbáceas C3 en contraste con las C4, más propias de veranos húmedos (Arroyo et al., 2004; Rundel et al., 2016). Los bosques mixtos de laurel y quercíneas ocuparían las zonas de montaña con mayor disponibilidad hídrica; los bosques de coníferas se limitarían a las zonas más elevadas de las zonas montañosas. Con carácter azonal, los arenales costeros serían el hábitat de la maquia mediterránea (Jiménez-Moreno et al., 2010).

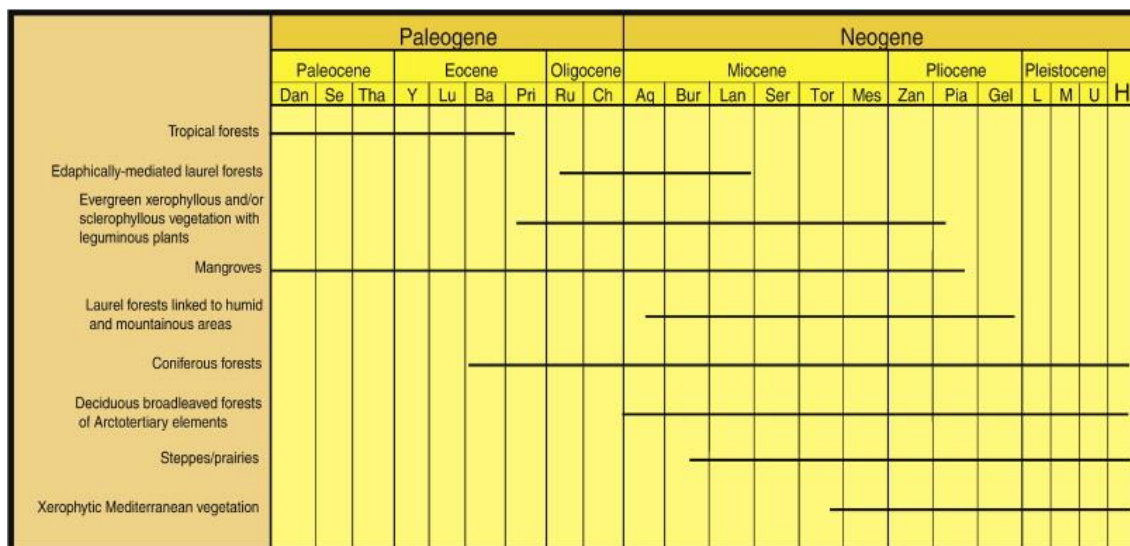


Figura 1.6 Principales tipos de vegetación en la península ibérica durante el Cenozoico. Fuente: (Barrón et al., 2010).

El cierre del Istmo de Panamá a finales del Plioceno (2.8 Ma) interrumpe la comunicación entre el Atlántico y el Pacífico. En consecuencia, las aguas cálidas tropicales son desviadas hacia el norte de Europa, aumentando en estas latitudes la evaporación y la humedad ambiental y, por tanto, las nevadas en el norte de Eurasia y América. El descenso de la salinidad de las aguas del Ártico, debido al mayor aporte de agua dulce de las cuencas siberianas, favorece su congelación. El aumento del albedo en el polo contribuiría al descenso de las temperaturas y con ello se iniciaría el glaciario del Pleistoceno (Benedetto, 2019). Este cambio de régimen trajo consigo el inicio de la formación del desierto del Sahara, la desaparición de los manglares en el área mediterránea y la extinción en la península ibérica de numerosos taxones propios del Terciario (muchos de la familia Taxodiaceae) (Barrón, 2003). En Europa, los bosques de laurel terminaron por desaparecer como tal, si bien muchos de sus elementos constituyentes (*Laurus*, *Rhododendron*, *Prunus lusitanica* y algunos helechos) encontraron refugio en la fachada atlántica, donde temperatura y disponibilidad hídrica permitieron su supervivencia (Postigo-Mijarra et al., 2009).

La distribución de los seres vivos en Europa durante los últimos 3.6 millones de años ha estado marcada por las oscilaciones térmicas que han definido los ciclos de glaciario-interglaciario. De hecho, se tiene constancia de más de 50 ciclos sólo en los últimos 1.6 Ma. A lo largo de este período, la amplitud

de las oscilaciones térmicas de cada ciclo ha sido creciente con respecto a las anteriores, en una tendencia global hacia el enfriamiento. La periodicidad observada de las glaciaciones ha sido atribuida a las variaciones de la órbita terrestre que definen cambios en la insolación según los llamados ciclos de Milankovitch. Así, desde el Plioceno medio hasta mediados del Pleistoceno (700 ka) los ciclos de glaciación muestran una periodicidad de 41 ka, que se han relacionado con cambios en la inclinación del eje terrestre con respecto a la eclíptica (de igual periodicidad) (Benedetto, 2019; Uriarte Cantolla, 2009; J. Zachos et al., 2001).

A partir de los 700 ka, la periodicidad de las glaciaciones cambia a 100 ka, lo que se ha relacionado con la excentricidad de la órbita terrestre (atendiendo al período de variación de ésta). A ambos ciclos habría que sumarle el efecto de la precesión de los equinoccios, con una periodicidad de 26 ka. Las diferencias en la periodicidad de las glaciaciones a lo largo del tiempo, y el mayor efecto sobre las temperaturas terrestres que el esperado atendiendo a las variaciones en la insolación por causas astronómicas, ha alentado a suponer la existencia de la superposición de ciclos glaciares, así como de una compleja retroalimentación positiva entre factores astronómicos y físicos tales como el volumen del hielo, corrientes termohalinas, concentración de CO₂, etc. (Benedetto, 2019; Uriarte Cantolla, 2009).

Todas estas oscilaciones climáticas provocaron la reducción del área de distribución o incluso la extinción de numerosos taxa de carácter tropical o subtropical en la península ibérica. Durante el Pleistoceno inferior (2.58-1.6 Ma) desaparecen *Bumelia*, *Cupressus* y *Zelkova*; y algo después, durante la llamada Transición del Pleistoceno medio (1.3-0.7 Ma), desaparecen un gran número de taxa (destacando las coníferas) como *Cathaya*, *Eleagnus*, *Engelhardia*, *Eucommia*, *Keteleeria*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Partenocissus*, *Pterocarya*, *Sciadopitys*, *Symplocos*, *Tsuga*, *Taxodiaceae*, *Aesculus*, *Carya*, *Ostrya*, *Momosaceae* y *Araliaceae* (no *Hedera*) (Magri, 2012; Postigo-Mijarra et al., 2010) (Figura 1.7).

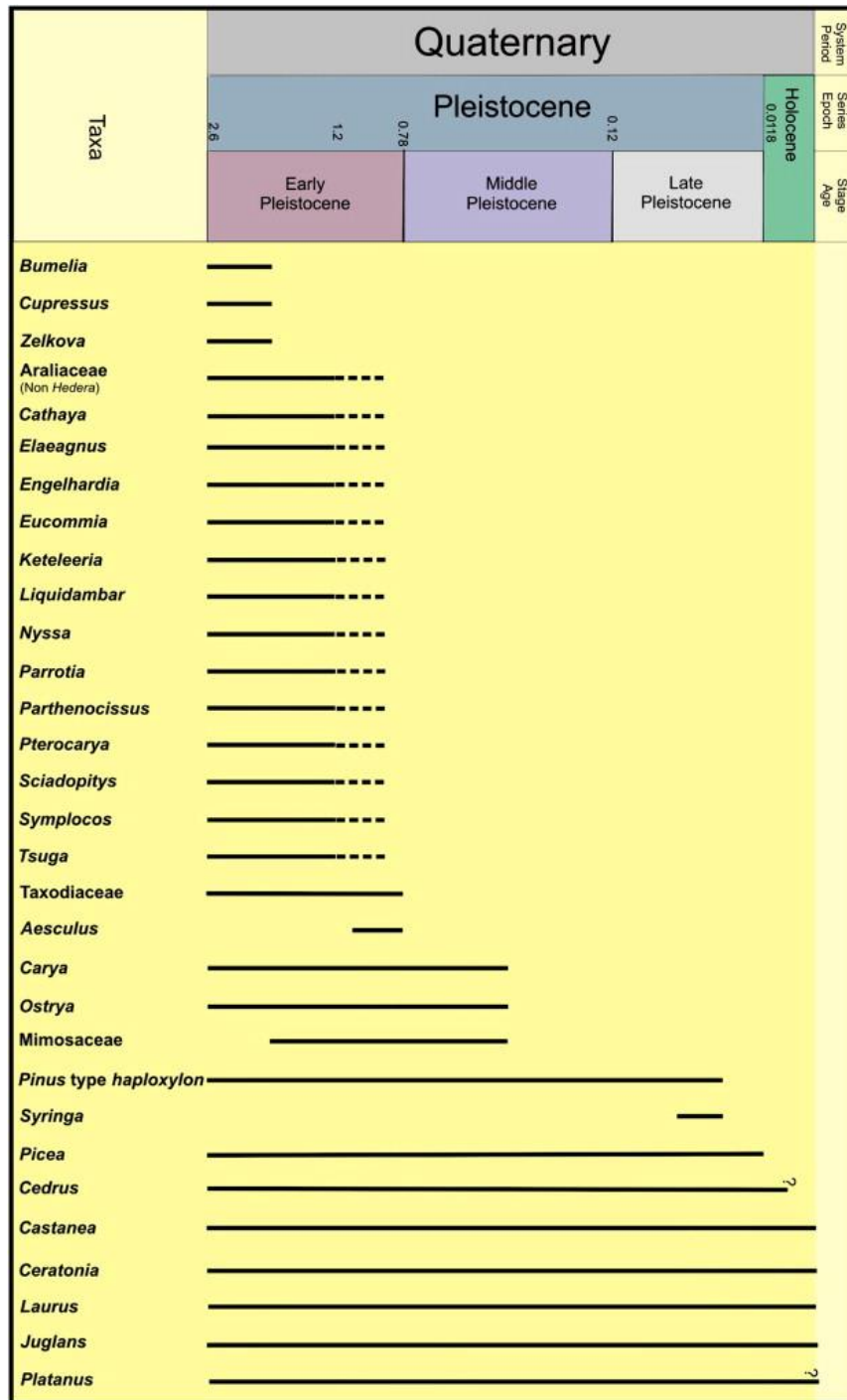


Figura 1.7 Cronograma de la desaparición de los principales taxa de la península ibérica e Islas Baleares durante el Cuaternario. Fuente: (Postigo-Mijarra et al., 2010).

La última glaciación en el continente europeo es conocida como Glaciación Würm; comenzó hace 115 ka, se acentuaría hacia los 75 ka y alcanzó su extremo durante el Último Máximo Glacial (LGM, *Last Glacial Maximum*) entre los 20 y 30 ka. Se calcula que los hielos cubrieron la tercera parte de la superficie continental del planeta, y la temperatura media global llegó a estar

15 °C por debajo de la actual. Dentro de la última glaciación también se ha registrado una gran variabilidad climática en la que pueden destacarse al menos seis 'eventos Heinrich' que coinciden con la culminación de los períodos fríos (estadales, con descensos de la temperatura de 10 °C) que afectarían a la circulación termohalina. Con el restablecimiento de la salinidad, y la dinámica de la circulación termohalina, la temperatura general volvía a ascender y se daban los períodos interestadales. En el último período glacial hubo 23 eventos cálidos a escala global, conocidos como oscilaciones Dansgaard-Oechger, en los que la temperatura podía subir entre 5 °C y 8 °C.

El acúmulo de agua congelada en los glaciares supuso una retirada del agua de los océanos que provocó un descenso del nivel del mar de entre 120 y 140 m por debajo del nivel actual durante el LGM. La menor humedad ambiental trajo, además, una mayor aridez en las zonas tropicales.

Durante los últimos 20 ka, desde el LGM hasta la actualidad, las variaciones geográficas debido a la deriva continental no han sido significativas. Sin embargo, el progresivo calentamiento ha tenido consecuencias geográficas cuyas implicaciones en la distribución de los seres vivos han sido decisivas. De hecho, el deshielo de los mantos glaciales provocó la subida del nivel del mar durante este período, aislando grandes masas de tierra de sus respectivos continentes (las islas británicas de Europa; Japón, Malasia y Sumatra de Asia; Nueva Guinea y Tasmania de Australia) y desconectando Asia y América con la formación del estrecho de Bering. Este calentamiento no se ha producido de forma continuada sino a través de distintos pulsos que reflejado en ritmos diferentes en la correspondiente subida del nivel del mar, interrumpidos por dos períodos estadales de intenso frío (el Dryas más antiguo --*Oldest Dryas*, 19-14.7 ka, y el Dryas reciente --*Younger Dryas*, 12.9-11.7 ka) separados por un período interestadial cálido (Bølling-Allerød, 14.4-13.5 ka).

Las penínsulas del Mediterráneo actuaron como refugio para algunos taxones arctoterciarios (*Castanea*, *Ceratonia*, *Carpinus* y *Juglans*), que aprovecharon pequeños emplazamientos para iniciar la recuperación de su distribución previa hasta épocas relativamente recientes (Óptimo Climático del Holoceno, 8-6 Ma). *Cedrus* y *Picea* aún mantuvieron su presencia en la península ibérica hasta el último ciclo glacial. *Laurus* sobrevivió a la extinción que afectó al resto de la

familia en Europa (González-Sampériz et al., 2010; Morla Juaristi, 2003). En el Tardiglacial (15-11 Ma), a finales del Pleistoceno, con el incremento de las precipitaciones y la temperatura, en las Béticas la vegetación arbórea volvió a extenderse desde los numerosos enclaves donde pudo refugiarse (Alba-Sánchez et al., 2010, 2018; Carrión et al., 2003; Hewitt, 2011).

Con el fin del Dryas reciente se inicia el Holoceno, hace 11.7 ka, con un ascenso brusco de las temperaturas. El consecuente rebote isostático durante el deshielo, especialmente en el norte de Europa, derivó en una elevación de las tierras previamente heladas, dando lugar a terrazas costeras. El período Hipsitermal corresponde a un período cálido y húmedo entre los 10 000 y 5000 años, que alcanzó su máximo (Óptimo Climático del Holoceno, HCO) hacia 6 ka. Durante este período, hace 8200 años, tuvo lugar un evento frío excepcional, conocido como evento 8.2, como resultado del deshielo de los lagos Agassiz y Ojibway en Norteamérica, que con su aporte de agua dulce al Atlántico provocó la interrupción de la circulación termohalina y el consiguiente enfriamiento del hemisferio norte.

El Holoceno está marcado por la actividad humana que, junto con el clima, ha condicionado la dinámica de los seres vivos en el planeta. La expansión y contracción en la distribución de los organismos debida por las oscilaciones climáticas ha sido modulada por la presión antrópica (Alba-Sánchez et al., 2015). Pero la acción antrópica también se ha visto afectada por los efectos del clima, como en el evento que tuvo lugar hace 4200 años, y que fue motivo de grandes migraciones humanas en Egipto, Siria, Grecia, Palestina y Mesopotamia, debido a una sequía de 200 años de duración. Oscilaciones climáticas más recientes son el Período Cálido Medieval y la Pequeña Edad de Hielo. En el sur de la península ibérica, se ha identificado la modificación del paisaje debido al efecto de la presión humana desde el calcolítico (hace unos 5400); que se intensificó durante la cultura argárica (hace unos 3800 años) hasta llegar al colapso. Posteriormente, la ganadería, la minería y los incendios llevaron a la transformación del paisaje vegetal en la región a través de los distintos períodos que alcanzaron su mayor transformación en el Período Ibérico (hace unos 2800 años). Desde entonces, la ocupación y manejo de los montes ha oscilado dependiendo del territorio considerado y de sus diferentes

ocupantes a lo largo de la historia (Alba-Sánchez, López Sáez, et al., 2021). Las actividades mineras y el manejo forestal intensivo tras la Edad Media llevaron a una reducción drástica de las masas forestales y a un empobrecimiento de la diversidad en las mismas (Alba-Sánchez, López-Sáez, et al., 2019). En el norte de África, el mayor impacto de la actividad humana, asociada a la minería, tuvo como consecuencia una importante reducción de la masa arbolada hace unos 2000 años con la extensión del Imperio Romano en Marruecos (Cheddadi et al., 2015). Desde entonces, los bosques han seguido viéndose afectados por la presión ganadera o siendo sustituidos por cultivos (Abel-Schaad et al., 2018).

1.3. Filogeografía de las coníferas

Las gimnospermas actuales se distribuyen por todos los continentes excepto la Antártida. Las gimnospermas se han clasificado en cuatro subclases: (Ginkgoideae, Cycadidae, Pinidae y Gnetidae). Comprenden 12 familias, 83 géneros y alrededor de 1000 especies. Dos tercios de las gimnospermas corresponden a las coníferas, con unas 614 especies clasificadas en 69 géneros, y constituyen algo más del 39% de los bosques del mundo (Wang & Ran, 2014).

Actualmente, se ha propuesto la clasificación de las coníferas en seis familias: Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae (incluiría Taxodiaceae) y Taxaceae (que incluiría Cephalotaxaceae). Se admite que las coníferas están formadas filogenéticamente por dos clados principales: el primero estaría formado la familia Pinaceae; y el segundo, por el resto de familias agrupadas como cupresofitas, de las que Podocarpaceae es el grupo con mayor número de especies (Wang & Ran, 2014).

Pinaceae es la familia más importante de las coníferas por número de especies, y cuenta con 11 géneros. Desde el punto de vista filogenético, la familia se divide en dos grandes clados: uno (abietoide ~ subfam. Abietoideae) conformado por *Abies*–*Keteleeria*–*Nothotsuga*–*Tsuga*–*Pseudolarix*–*Cedrus*; y el otro (pinoide ~subfam. Pinoideae), por *Cathaya*–*Picea*–*Pinus*–*Pseudotsuga*–*Larix*, lo que se corresponde desde el punto morfológico con la distribución de

los canales resiníferos en el cilindro central de la raíz principal (Ran et al., 2018; Wang & Ran, 2014).

Gimnospermas y angiospermas debieron de escindirse en el Carbonífero (350-300 Ma) (Li et al., 2019; Wang & Ran, 2014). Los principales linajes de gimnospermas se separaron desde el Carbonífero superior hasta el Triásico superior (311-212 Ma), y durante gran parte del Mesozoico constituyeron el principal grupo vegetal sobre la Tierra (Leslie et al., 2018; Wang & Ran, 2014). Aunque la diversidad de las gimnospermas es vestigio de un pasado más profuso, este grupo ha sufrido intensos pulsos de extinción y especiación, por lo que muchas de las especies actuales son, en términos relativos, muy recientes. De hecho, la mayor parte de la diferenciación interespecífica en las gimnospermas ha tenido lugar durante el Cenozoico medio y superior. La baja diversidad de los grupos actuales de gimnospermas podría atribuirse a extinciones durante el Cenozoico, aunque se hayan producido fenómenos de especiación recientes. Numerosos clados se vieron afectados durante la extinción acaecida en el límite Cretáceo-Paleógeno (~66 Ma). También se ha sugerido que el enfriamiento y la sequía global del clima al final del Eoceno causaron la extinción de muchos linajes de coníferas ya que las gimnospermas ocupaban ambientes más cálidos y húmedos en gran parte de su historia temprana. A su vez, los cambios climáticos estimularon la diversificación y los cambios adaptativos a los nuevos ambientes dando lugar a linajes que sobrevivieron exitosamente (Wang & Ran, 2014).

Los patrones biogeográficos en el Hemisferio norte se deben a los efectos de los fenómenos de vicarianza y la dispersión frecuente a través del Puente de Beringia y del Puente Terrestre del Atlántico Norte. La tendencia más reciente señala la migración desde Norteamérica hacia Eurasia de muchos de los géneros de gimnospermas, entre ellos, *Abies* (Wang & Ran, 2014).

En la región mediterránea, el alto grado de riqueza y endemidad (40 especies de coníferas, 32 de ellas endémicas) es el resultado de la diversificación que tuvo lugar durante el Neógeno debido al éxito que supuso la adaptación de sus atributos funcionales hidráulicos al frío y la sequía (las estrechas traqueidas del xilema evitan el embolismo inducido por las heladas y la sequía), lo que explica su ventaja competitiva en la alta montaña sobre las angiospermas; pero

también la capacidad de ocupar suelos oligotróficos en hábitats semiáridos gracias a la mayor eficiencia en el uso de los nutrientes que supone la longevidad de la hoja perenne (Rundel, 2019).

1.4. *Abies pinsapo* Boiss.

1.4.1. Filogeografía del género *Abies*

El género *Abies* Miller está compuesto por unas 48 especies, constituyendo el segundo género en número de especies de la familia Pinaceae. Posee una distribución discontinua fundamentalmente por el hemisferio norte (Farjon, 1990). Los distintos grupos reconocidos responden a complejas relaciones filogenéticas asociadas a su distribución disyunta y a la historia paleogeográfica (ver Figura 1.8). En Norteamérica se encuentran las secciones *Bracteata*, *Nobilis*, *Grandis* y *Oiamel*; en Asia, las secciones *Momi* y *Pseudopicea*; y compartiendo los continentes americano y asiático, las secciones *Amabilis* y *Balsamea*. Finalmente, restringida al Mediterráneo, las secciones *Abies* y *Piceaster* (Farjon & Rushforth, 1989; Xiang et al., 2015).

Como se ha referido, los abetos circunmediterráneos se agrupan en dos secciones: *Abies* y *Piceaster* (ver Figura 1.9), cuya diferencia morfológica más significativa reside en el carácter exerto o incluso, respectivamente, de las brácteas tectrices de los conos (Arista & Talavera, 1994; Farjon & Rushforth, 1989). La sección *Abies* está compuesta por ocho especies, entre las que se incluye un híbrido. *A. alba* Miller es el de mayor distribución en Europa, extendiéndose desde los Pirineos hasta los Cárpatos. *A. nebrodensis* (Lojac.) Mattei se restringe a un valle de los montes Nebrodes, en Sicilia. *A. cephalonica* Loudon habita en Grecia, y *A. borisii-regis* Mattf., es un híbrido entre *A. alba* y *A. cephalonica*, que se distribuye entre los Balcanes y Grecia. *A. nordmanniana* (Steven) Spach se extiende por el Cáucaso nororiental y Turquía; *A. bornmuelleriana* Mattf., por el norte de Turquía, en las cercanías del mar Negro; y *A. equi-trojani* (Boiss.) Mattf., en el norte de Turquía, en las cercanías del mar Egeo. Finalmente, *A. cilicica*, se distribuye por el sur de Turquía, Siria y Líbano (Balao et al., 2020; Linares, 2011; Sánchez-Robles et al., 2014).

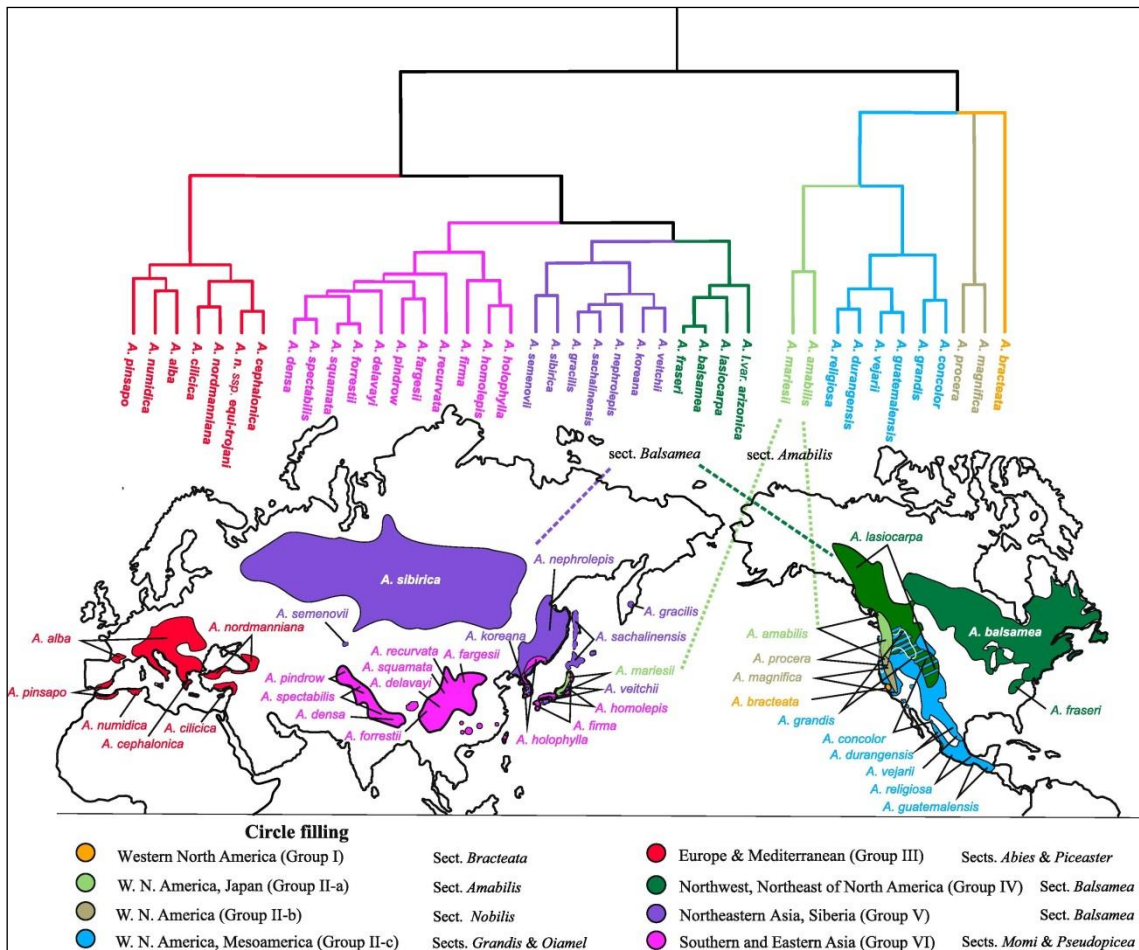


Figura 1.8 Distribución del género *Abies* en el mundo, y relaciones filogenéticas entre los principales grupos, de acuerdo con la clasificación de Farjon & Rushforth (1989). Se identifican las disyunciones de secciones entre continentes con líneas discontinuas y distinto color. Fuente: Semerikova et al. (2018).

Abies sect. *Piceaster* está integrada por cuatro especies. *A. numidica* Carrière, es endémica de los montes Babor y Tababor, en el Atlas Telliano (Argelia). *A. pinsapo* Boiss. se reparte en tres núcleos de la Serranía de Ronda, cordillera Bética, sur de la península ibérica. *A. marocana* y *A. tazaotana* Côtzar ex Villar son endémicas de las montañas del Rif occidental de Marruecos (Figura 1.11). Los últimos estudios moleculares no permiten discriminar las dos especies marroquíes (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014; Terrab et al., 2007).

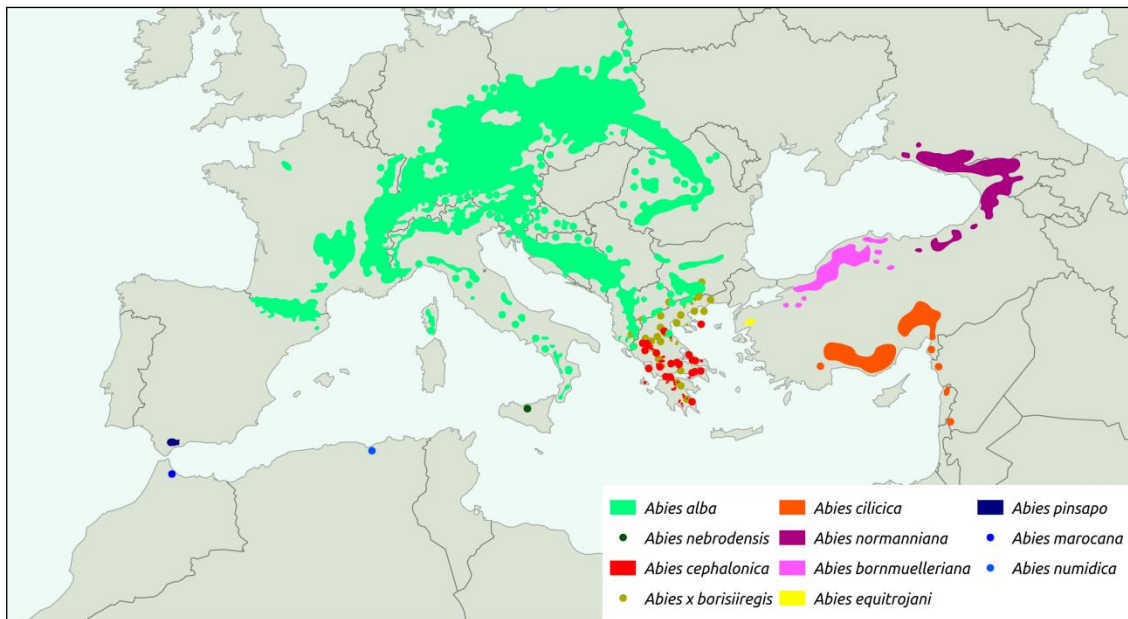


Figura 1.9 Distribución del género *Abies* en el Mediterráneo (Sect. *Abies* y *Piceaster*) de acuerdo con Balao et al. (2020). Fuente: Caudullo et al. (2019).

Abies, junto con *Keteleeria*, forman un clado que se segregó del resto de Abietoideae en el Cretácico inferior (112 Ma) (Ran et al., 2018). Finalmente, *Abies* debió de individualizarse de *Keteleeria* en el Paleoceno (59.6 Ma) (Ran et al., 2018) a partir de un grupo que habitaría una región próxima al Pacífico en Norteamérica, o bien entre Norteamérica y Asia Oriental en las proximidades del Puente de Beringia, en latitudes circumboreales (Xiang et al., 2015). La expansión hacia el sur debió de ocurrir en sucesivas oleadas donde las primeras colonizadoras fueron reemplazadas por las posteriores oleadas migratorias. En estos contactos tuvo lugar una serie de hibridaciones introgresivas en las que las especies invasoras capturaban genes de las poblaciones nativas, que han dificultado el reconocimiento de las relaciones filogenéticas entre los grupos de abetos basadas en marcadores nucleares, mitocondriales o cloroplastidiales. La diversificación en grupos menores ocurre durante el Plioceno-Pleistoceno debido al descenso de las temperaturas (Semerikova et al., 2018; Semerikova & Semerikov, 2016).

Los abetos mediterráneos forman un clado monofilético relacionado con las secciones asiáticas *Momi* y *Pseudopicea*, que debió de colonizar el Mediterráneo desde Asia en un único evento durante el Eoceno superior-Oligoceno (~40 Ma). Durante el enfriamiento climático que tiene lugar en este

período, *Abies* está expuesta a fenómenos de extinción y migración hacia el sur ocupando mayores áreas en el Hemisferio Norte. La segregación entre los linajes Euroasiático y Euromediterráneo tuvo lugar durante el Eoceno superior (~35.9 Ma). Esta edad coincide con la existencia del Estrecho de Turgai, que supuso una barrera biogeográfica entre Europa y Asia durante la migración de *Abies* hacia el sur durante el enfriamiento global. Junto a las bajas temperaturas, tuvo lugar un proceso de aridificación a escala continental que impidió a *Abies* el intercambio de propágulos entre Europa y Asia. La interpretación más plausible para explicar el patrón vicariante entre los linajes de *Abies* euroasiático y euromediterráneo pudo residir en el aislamiento que mantuvieron en los extremos suroeste y sureste, una vez que el mar se retiró y retornaron las condiciones de humedad. (Xiang et al., 2015).

El enfriamiento global que tuvo lugar durante el Eoceno-Oligoceno pudo favorecer la expansión geográfica de los abetos, para alcanzar rápidamente el Mediterráneo Occidental (Balao et al., 2020; Cavagnetto & Anadón, 1996). Los análisis moleculares más recientes apuntan a que la divergencia de los abetos mediterráneos a partir de un antecesor común en los grupos *Piceaster* y *Abies* tuvo lugar durante el Oligoceno superior-Mioceno inferior (34.1-23.1 Ma) mucho antes de la crisis de salinidad del Messiniense (5.96-5.33 Ma) y del establecimiento del clima mediterráneo (~3.2 Ma) (Balao et al., 2020).

Tras el enfriamiento prolongado que se extendió desde el Eoceno hasta el Oligoceno, la subida de temperaturas que alcanza su máximo en el Óptimo Climático del Mioceno (17-15 Ma) probablemente causó la extinción y el aislamiento de los abetos mediterráneos, dando lugar a la diversificación de los mismos. El arcaico *Abies* de la sección *Abies*, seguidamente se segregaría en *A. alba* y el resto de especies del Mediterráneo Oriental. En el Mediterráneo Occidental, la segregación entre *A. numidica* y *A. pinsapo*-*A. marocana*-*A. tazaotana* de la sección *Piceaster* se habría producido hace 27.6-13.3 Ma. Finalmente, la divergencia entre *A. pinsapo* y *A. marocana*-*A. tazaotana* ocurriría entre 21.3-9.4 Ma (Balao et al., 2020).

En los abetos mediterráneos se ha dado la alternancia entre pulsos de aislamiento temprano y contactos secundarios entre las distintas líneas. De hecho, existen signos que parecen indicar un contacto secundario entre *A. alba*

y *A. pinsapo* y *A. numidica*, probablemente durante el Plioceno-Pleistoceno (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014).

1.4.2. Paleobiogeografía de *Abies pinsapo*

La decreciente diversidad que presenta el género *Abies* en el Mediterráneo de este a oeste es atribuida a su procedencia oriental y su posterior diversificación a partir de un antecesor común de distribución circunmediterránea (Linares, 2011). La diversificación de los linajes de la sección *Abies*, en el extremo oriental del Mediterráneo, ha sido abordada tradicionalmente con mayor atención (Liepelt et al., 2010; Parducci et al., 2001; Parducci & Szmidt, 1999; Scaltsoyiannes et al., 1999; Ziegenhagen et al., 2005) que la sección *Piceaster*, en el Mediterráneo Occidental, cuyos estudios más recientes han definido la fragmentación y posterior especiación de las poblaciones que dieron lugar a los linajes actuales (Balao et al., 2020; Linares, 2011; Sánchez-Robles et al., 2014; Scaltsoyiannes et al., 1999).

En la península ibérica, se tiene constancia de la presencia del género *Abies* desde el Oligoceno, junto con muchos otros elementos de la flora arctoterciaria (*Acer*, *Carpinus*, *Celtis*, *Cornus*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Ostrya*, *Picea*, *Populus*, *Sambucus*, *Tsuga* y *Zelkova*) (Alba-Sánchez et al., 2018; Barrón et al., 2010; Cavagnetto & Anadón, 1996; Postigo-Mijarra et al., 2009). La fragmentación del ancestro común pudo tener lugar durante el Oligoceno (33-23 Ma), cuando en la tectónica del Mediterráneo Occidental tuvo lugar la escisión de un cinturón de microplacas continentales de las placas ibéricas y armórica que tras una deriva, rotación y posterior subducción en su contacto con Iberia, África y el Adria, dieron lugar a Córcega, Cerdeña, Calabria, Baleares, la Cabilia y el Arco Bético-Rifeño (Rosenbaum et al., 2002; Rosenbaum & Lister, 2004) (Figura 1.3). La dispersión y aislamiento de los diferentes linajes de abetos mediterráneos pudo estar condicionada por la tectónica (Magri et al., 2017; Rundel et al., 2016; Sánchez-Robles et al., 2014). De este modo, alguno de los linajes más arcaicos podrían proceder de un antecesor continental para dar lugar a los taxos actuales en el Mediterráneo Occidental (*A. numidica*, *A. pinsapo*, *A. marocana* y *A. tazaotana*) ocupando diferentes microplacas desde su escisión hasta su posición en la

actualidad (Cabilia, cordillera Bética y Rif). El Arco-Bético-Rifeño alcanzaría su posición actual en el extremo occidental de la Cuenca de Alborán, hace unos 10 Ma, en el Mioceno. En el sur de la península ibérica, se tienen registros de *Abies* desde el Mioceno, formando bosques puros o junto a *Picea* y *Pinus* por encima de los 1800 m de altitud (Alba-Sánchez et al., 2018; Jiménez-Moreno et al., 2010). Los linajes Bético y Rifeño debieron de segregarse por entonces y sufrir mecanismos de especiación alopátrica (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014; Sękiewicz et al., 2013; Terrab et al., 2006), sin que la crisis salina del Messiniense (5.96–5.33 Ma), que conectó los continentes europeo y africano tras la desecación temporal del Mediterráneo, permitiera el contacto de las especies de alta montaña. La apertura del Estrecho de Gibraltar con el inicio del Plioceno (5.33 Ma) determinó el aislamiento definitivo de las poblaciones de ambas orillas del Mediterráneo entre sí sin que existiera flujo génico entre ellas (Balao et al., 2020; Linares, 2011; Sánchez-Robles et al., 2014).

Los ciclos glaciales del Pleistoceno provocaron las grandes migraciones norte-sur y los fenómenos de dispersión-contracción de las poblaciones en el continente europeo. Sin embargo, en este proceso muchas especies vieron comprometida su viabilidad al encontrarse con barreras geográficas orientadas en dirección este-oeste (cadenas montañosas como los Pirineos o los Alpes, o el propio Mediterráneo) (Hewitt, 2000; Terhürne-Berson et al., 2004). Pese a ello, las penínsulas supusieron un refugio para muchas de las especies que migraron hacia el sur (Hewitt, 2011). En este sentido, existe constancia del papel que jugó la península ibérica como refugio glacial de *A. alba*, donde llegó a alcanzar la cordillera Cantábrica (Alba-Sánchez et al., 2010; González-Sampériz et al., 2006; Pèrez-Obiol & Julià, 1994). Aunque algunos autores dudaban que *Abies* ocupara el sur de la Península (Bennett et al., 1991; Terhürne-Berson et al., 2004), existen evidencias de que este taxon ocupó la baja y media montaña de la cordillera Bética en varios momentos del Pleistoceno (Alba-Sánchez et al., 2010, 2018). De hecho, *Abies* estuvo presente en la base de Sierra Nevada desde el interglacial Eemiense (140 ka) hasta el Dryas reciente (12 ka), momento en que desapareció, probablemente, para migrar en altitud por el aumento de las temperaturas. En el Levante

peninsular, aparecen registros que han llevado a proponer la migración de *Abies* en dirección norte-sur durante el Cuaternario que habrían posibilitado el contacto entre *A. alba* y *A. pinsapo* en estas latitudes (Alba-Sánchez et al., 2010). Los análisis moleculares apuntan a contactos secundarios entre los linajes ibéricos ligados a la expansión y contracción de las poblaciones durante los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014).

El registro fósil deja constancia de la presencia de *Abies* en el sureste ibérico tras el Óptimo Climático del Holoceno (6 ka) (E.-I. Yll et al., 1994; R. Yll et al., 2003), así como del ascenso en altitud en Sierra Nevada con la presencia en Río Seco en los dos últimos milenios (Alba-Sánchez et al., 2010). Recientes hallazgos de macrorrestos (madera carbonizada) permiten datar en unos 6000 años la continuidad entre las poblaciones rondeñas hoy aisladas, probablemente debido a la neolitización regional (Olmedo-Cobo et al., 2017, 2019, 2020; Pardo Martínez et al., 2021). Para el Holoceno reciente, el análisis palinológico llevado a cabo en el entorno del pinsapar revela la dinámica de estas poblaciones durante los últimos 800 años, con una fase de estabilidad durante el período islámico que es interrumpida durante la época cristiana con una importante degradación (1487-1530 cal AD). La Era Moderna (1530-1800 cal AD) se caracteriza por el uso forestal del bosque, con ciclos de deforestación-conservación, en el que juega un papel importante la industria naval. Tras esta fase, el pinsapar se reduce progresivamente hasta la actualidad (Alba-Sánchez, López-Sáez, et al., 2019; Alba-Sánchez, López Sáez, et al., 2021).

En Marruecos, aún no se han llevado a cabo estudios paleoecológicos en el área de distribución actual de *Abies*; y su aparición en los análisis paleopalínológicos de las montañas del Rif es muy esporádica a lo largo de los últimos milenios (Abel-Schaad et al., 2018; Alba-Sánchez et al., 2018; Cheddadi et al., 2017)

1.4.3. Biología de *Abies pinsapo*

El pinsapo es un árbol que no suele pasar de los 20 m en la naturaleza, aunque cultivado llega a alcanzar los 30 m. Su tronco es grueso (1-1.5 m),

derecho y columnar, a veces dividido en dos o más brazos, con corteza pardocenicenta o blanquecina lisa en los individuos jóvenes, y áspera y escamosa en los ejemplares añosos. Las ramas principales se disponen en verticilos, curvadas hacia abajo, mientras que las superiores son ascendentes. Las ramas secundarias se extienden horizontalmente. Las ramillas nacen opuestas o en verticilos de tres, y portan las hojas casi perpendiculares. La copa en los ejemplares jóvenes es cónica, mientras que en los viejos se vuelve aovado-cónica o irregular. Las ramillas nacen opuestas o en verticilos de a tres y llevan las hojas casi perpendiculares, dispuestas radialmente en todas direcciones, en forma espiralada, resultando el conjunto de ramilla y hojas casi cilíndrico, aunque las ramas viejas pueden curvarse las inferiores y resultar planas por debajo. Hojas rígidas, agudas y punzantes dispuestas en espiral, extendiéndose perpendicularmente desde los brotes, aunque en lugares sombreados, las inferiores pueden ser pectinadas. Miden de 7 a 18 mm de largo y de 2-3 mm de ancho, y permanecen en la planta hasta 8 o 10 años. Su sección es subtetragonal o casi plana, con varias filas de estomas arriba, y dos bandas abajo, separadas por una nervadura central y bordeadas por amplios márgenes. Presentan dos canales resiníferos, mediales, pequeños a medianos. Son de color verde grisáceo o verde glauco.

Los estróbilos masculinos se disponen lateralmente apiñados. Son ovoideos, de 5-7 mm con microsporófilos rojos o violetas. Conos femeninos sentados en la cara superior de las ramas, de forma cilíndrica, erguidos, de 2 a 3 cm, verdoso-púrpura, con escamas fructíferas romas y más cortas que las tectrices; están protegidos inferiormente por brácteas estériles (Figura 1.10).

En la madurez, las piñas son de color marrón oscuro, cilíndricas o cilíndrico-ovoideas, de 9 a 14 cm de largo por 3 a 5 cm de grosor, con escamas fructíferas más anchas que largas, redondeadas, ocultando por completo a las escamas tectrices. Las semillas aovado-triangules, angulosas, de color pardo, 2.5-2.8 × 2.2-2.5 mm; prolongadas en ala amplia membranosa 13-20 mm, de color marrón claro. La piña se desarticula en la madurez, con el raquis persistente. Florece en abril o mayo, madurando sus piñas en septiembre u octubre y diseminando a continuación sus semillas (Figura 1.10).



Figura 1.10 Conos femeninos y masculinos de *Abies pinsapo*. F. Alba-Sánchez.

Abies marocana Trabut se diferencia de *A. pinsapo* por sus yemas algo más grandes y menos resinosas. Las hojas son algo más planas y agudas o acuminadas, y su disposición tiende a ser más pectinada. Presentan un surco tenue y menos estomas arriba; y los canales de resina son mayores. Los conos son más grandes (10-18 × 3,5-5 cm).

Abies pinsapo var. *tazaotana* (Cozar ex Hug. del Vill.) Pourtet es una variedad algo dudosa que vive en el monte Tazaot. La única verdadera diferencia con

A. marocana parece residir en sus yemas sin resina (Farjon, 1990; López González, 1982).

1.4.4. Taxonomía

La taxonomía definida entre los taxa de *Abies* del Mediterráneo Occidental ha generado una controversia que se prolonga hasta el presente (Sękiewicz et al., 2013; Terrab et al., 2007). Algunos autores han considerado los taxa como especies diferentes (Arista et al., 1997; Arista & Talavera, 1994): *A. pinsapo* Boiss., *A. maroccana* Trab. y *A. tazaotana* Cozar ex Hug. del Vill. Otros han reconocido dos especies (Maire, 1952): *A. tazaotana* Cozar ex Hug. del Vill. y *A. pinsapo* Boiss. con dos subespecies: subsp. *hispanica* (Chambray) Maire y subsp. *maroccana* (Trab.) Emb. et Maire. En otros casos, la combinación de las dos especies es diferente (Balao et al., 2020): *A. pinsapo* Boiss. y *A. marocana* Trab. Por otra parte, muchos han reconocido sólo una especie con tres variedades (Farjon & Rushforth, 1989): *A. pinsapo* Boiss., var. *pinsapo*, *A. pinsapo* var. *maroccana* (Trab.) Ceballos & Bolaños., var. *tazaotana* (Cozar ex Hug. del Vill.) Pourtet.

1.4.5. Distribución

Abies pinsapo complex habita montañas de Europa y África, en dos conjuntos poblacionales que se hayan separados entre sí por el Estrecho de Gibraltar a una distancia de unos 135 km. En España, *A. pinsapo* presenta tres localidades en la Serranía de Ronda de la cordillera Bética: sierra de **Grazalema**, Sierra de las **Nieves** y sierra **Bermeja**. En Marruecos, *A. marocana* habita en dos localidades en la dorsal calcárea del Rif: una, que de forma continua abarca los montes Sfiha Tell, Tissouka, Lakraa, Talassemthane, Bouslimane, Taloussisse, Fahs y Kharbouchen (en adelante la denominaremos **Talassemtane**, tomando el nombre del parque nacional que comprende el área); y otra, aislada situada en el monte **Tazaot** (Figura 1.11).

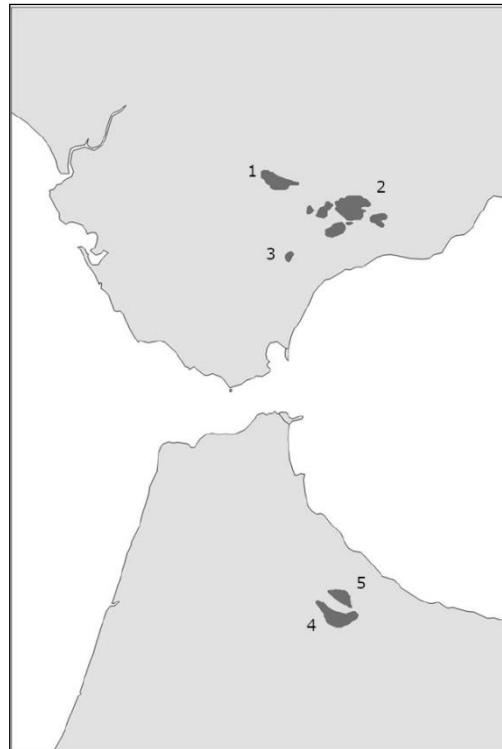


Figura 1.11 Distribución de *Abies pinsapo* y *Abies marocana*: 1. sierra de Grazalema, 2. Sierra de las Nieves, 3. sierra Bermeja, 4. Talasemtane, 5. Tazaot. Fuente: Modificado de Sękiewicz et al. (2013).

1.4.6. Características ambientales de las poblaciones

Abies pinsapo habita suelos dolomíticos en la sierra de Grazalema y sierra de las Nieves, ocupando preferentemente la exposición norte. Los bosques se sitúan entre altitudes comprendidas entre los 600 m, donde aparecen rodales e individuos aislados, y algo más de los 1800 m, cerca de la cumbre del Torrecilla, en Sierra de las Nieves. Las precipitaciones oscilan entre los 900 mm de las cotas más bajas, hasta los 2200 mm de sierra de Grazalema; y el régimen térmico es muy diverso, ya que va desde los pinsapares cercanos a la costa, donde la temperatura mínima del mes más frío está en 4°C, hasta los de la Sierra de las Nieves donde se llega a -15°C. Sobre 1100 m forma densos bosques puros, pero por debajo de esta altitud el pinsapo aparece mezclado formando comunidades mixtas con *Quercus rotundifolia* y *Quercus faginea* y *Pinus pinaster*. El pinsapar en sierra Bermeja se desarrolla sobre serpentinas donde a veces aparece asociado a *Quercus suber* o bien a otras coníferas como *P. pinaster* o *Pinus halepensis*.

Abies marocana se sitúa preferentemente en exposiciones norte de crestas dolomíticas a altitudes comprendidas entre 1400 y 2000 m, donde las precipitaciones anuales alcanzan los 1900 mm. Por debajo de los 1800 m, *A. marocana* se asocia preferentemente con planifolios como *Q. rotundifolia*, *Q. faginea*, *Acer granatense* y también con *Taxus baccata*. Por encima de los 1800 m suele formar bosques de aciculifolios con *Cedrus atlantica*, *P. pinaster* o *Pinus nigra*.



Figura 1.12 Pinsapar en Sierra de las Nieves.

1.4.7. Estado de conservación las poblaciones

Extensión de las poblaciones

Abies pinsapo se extiende en tres localidades: En la **sierra de Grazalema**, el núcleo principal se encuentra en la sierra del Pinar, donde la población ocupa una extensión de 400 ha. En la **Sierra de las Nieves**, la mayor parte de las masas forestales pertenecen a los municipios de Yunquera, Ronda y Tolox, ocupando un área de 2400 ha. La población de Los Reales de **sierra Bermeja** se limita a 70 ha.

Abies marocana se extiende de forma continua en los montes Sfiha Tell, Tissouka, Lakraa, **Talassemtane**, Bouslimane, Taloussisse, Fahs y Kharbouchen; y de forma aislada el monte **Tazaot**. En conjunto, ocupa una superficie de unas 2800 ha.

Amenazas

Los bosques de *A. pinsapo* han sufrido una fuerte presión humana a lo largo de la historia que ha conducido a su declive hasta mediados del s. XX. Su madera ha sido empleada históricamente en la construcción de barcos, como traviesas de líneas ferroviarias, puntualmente en construcción, y como combustible en la minería y en la elaboración de carbón o pulpa de papel. Por otra parte, el cambio de uso de los terrenos ocupados por el pinsapo para la ocupación de agricultura extensiva, y pastos para el ganado, así como ineficientes programas de reforestación con especies productoras de madera condujeron a la degradación de las antiguas masas de pinsapar (Alba-Sánchez, López-Sáez, et al., 2019; García Esteban et al., 2010). El ganado, que en otro tiempo fue una de las causas de regresión de la especie, ya no supone una amenaza con las medidas de protección. En su lugar, la presión de los ungulados silvestres puede suponer un problema para la regeneración de algunas poblaciones (Linares & Carreira, 2006)

Las plagas de insectos y hongos patógenos suponen la amenaza más directa sobre las masas sometidas a mayor estrés hídrico. La polilla *Dioryctria aulloi* ataca a las yemas produciendo la deformación en las ramas, el coleóptero barrenador *Cryphalus numidicus* provoca daños en tronco y ramas llegando a provocar la muerte del árbol, mientras que los homópteros chupadores *Mindarus abietinus*, *Chionaspis barbeyi*, *Cinara pectinatae* y *Cinara confinis* no parecen suponer una amenaza grave. Los hongos patógenos *Armillaria mellea* y *Heterobasidion annosum* atacan a las raíces y suponen la principal causa de mortalidad de *A. pinsapo* (García Esteban et al., 2010; Linares & Carreira, 2006).

La mayor amenaza para el pinsapo es, sin duda, el fuego. *A. pinsapo* es incapaz de regenerarse de cepa, y sus semillas tampoco germinan en exposiciones soleadas tras el paso del fuego. Hasta la fecha, aún no se han recuperado las masas perdidas por el incendio de 1991 en el que se perdieron importantes masas de pinsapar; como tampoco lo ha hecho el pinsapar del Tazaot tras perder 200 ha en 2002 (García Esteban et al., 2010; Linares & Carreira, 2006). A escala local, se ha documentado la afección de lluvia ácida

en la población de sierra Bermeja debido a la contaminación provocada desde el polo químico de Guadarranque-Palmones (Gómez Zotano, 2003).

Otros riesgos a los que se enfrenta el pinsapar es el del aislamiento de sus poblaciones y sus individuos con la consiguiente la pérdida de diversidad genética (García Esteban et al., 2010). La homogeneidad en las clases de edad y pérdida de diversidad estructural de sus poblaciones debido a la regeneración de las mismas cohortes tras la repentina falta de presión, conducen a procesos de decaimiento, agravados por el creciente aumento global de las temperaturas, especialmente en las zonas de menor altitud (Linares et al., 2009). La diversidad estructural no parece ser un problema para las poblaciones de *A. marocana* en las montañas del Rif, probablemente debido a la mayor inaccesibilidad para la población rural (Linares et al., 2011). Sin embargo, es creciente la presión por cambio de uso para el cultivo de cannabis (García Esteban et al., 2010; Moore et al., 1998)

A pesar de las amenazas que aún afectan a los pinsapares de ambos lados del Mediterráneo, la protección de los mismos ha permitido que las poblaciones de pinsapo hayan cuadruplicado su área y han experimentado un proceso de densificación desde la mitad del pasado siglo (Linares & Carreira, 2006).

Categoría de amenaza

Abies pinsapo se encuentra 'En peligro' (EN) según la evaluación de su grado de amenaza atendiendo a la reducida extensión de presencia y área de ocupación de sus poblaciones, al escaso número de localidades, y a la disminución continuada de la presencia, la ocupación, y la calidad del hábitat (Arista, Knees, et al., 2011)

En el caso de *A. marocana*, la evaluación se justifica, además, por la constatación de una disminución importante de su presencia en un porcentaje importante durante los últimos años (Alaoui et al., 2011).

Protección

El área de distribución de la especie se encuentra protegida por completo bajo alguna de las figuras de protección contemplada en las distintas administraciones ambientales.

A nivel internacional, el programa MaB de la UNESCO crea en 2006 la Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo, que abarca por completo la distribución de *A. pinsapo* a ambos lados del Mediterráneo, incluyendo en su ámbito las reservas creadas con anterioridad de la sierra de Grazalema (1977) y de la Sierra de las Nieves (1995). Esta figura de protección compatibiliza la protección de los espacios naturales con el desarrollo de la población que habita en ellos. Así, las reservas se yuxtaponen a distintos espacios pertenecientes a la Red de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía donde habitan las principales poblaciones de *A. pinsapo*: El parque natural de Sierra de Grazalema, el parque natural de Sierra de las Nieves y el paraje natural de Los Reales de Sierra Bermeja. En Marruecos, la R.B. Intercontinental del Mediterráneo se superpone al área protegida por el parque nacional de Talassemtane donde se localizan las poblaciones de *A. marocana* (contempla *A. tazaotana*). Recientemente, la Sierra de las Nieves ha sido declarada como Parque Nacional.

La Unión Europea, a través de la Directiva (92/43/CEE) “Hábitats”, reconoce a los abetales de *A. pinsapo* como hábitats de interés comunitario para cuya conservación es necesario designar zonas de especial conservación (ZEC).

La legislación andaluza incluye a *A. pinsapo* en el Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas con la categoría de “En peligro de Extinción”, que implica la elaboración del Plan de Recuperación del Pinsapo (2011). Las directrices marcadas en dicho plan se concretan en el Programa de Actuación del Pinsapo (2015-2019). En él se detallan las actuaciones destinadas a describir los criterios de catalogación de la especie, a mejorar las condiciones del hábitat y las poblaciones, a mantener un seguimiento del estado de las mismas con objeto de detectar las amenazas así como el efecto de las actuaciones realizadas, y se definen las medidas destinadas a impulsar la investigación, divulgación, educación y participación social, así como la cooperación y coordinación internacional.

1.5. *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière

1.5.1. Filogeografía del género *Cedrus*

El género *Cedrus* Trew incluye cuatro especies con distribución disyunta: tres de ellas circummediterráneas, y una en las zonas basales del oeste de la cordillera del Himalaya (Qiao et al., 2007). *Cedrus deodara* se extiende por las cordilleras del Hindu Kush, en el este de Afganistán; Karakorum, en el noroeste de Pakistán; y al norte de la India, desde Kashmir al oeste de Nepal y suroeste de Xizang en el Tibet; ocupando un área aproximada de 29 400 km², entre los 1300 y 3300 m de altitud (Farjon, 2013). *Cedrus libani* se extiende de forma disyunta, ocupando un área de algo más de 1000 km², entre los 500 y 3000 m de altitud, en los montes Taurus de Turquía, en las montañas litorales de An-Nusayriyah en Siria y en la cordillera del Líbano (Gardner, 2013). *Cedrus brevifolia* (Hook.f.) A.Henry habita en un área menor de 8 km² en los montes Troodos, Chipre, entre los 800 y 1400 m de altitud (Christou & Gardner, 2011) (Figura 1.13).

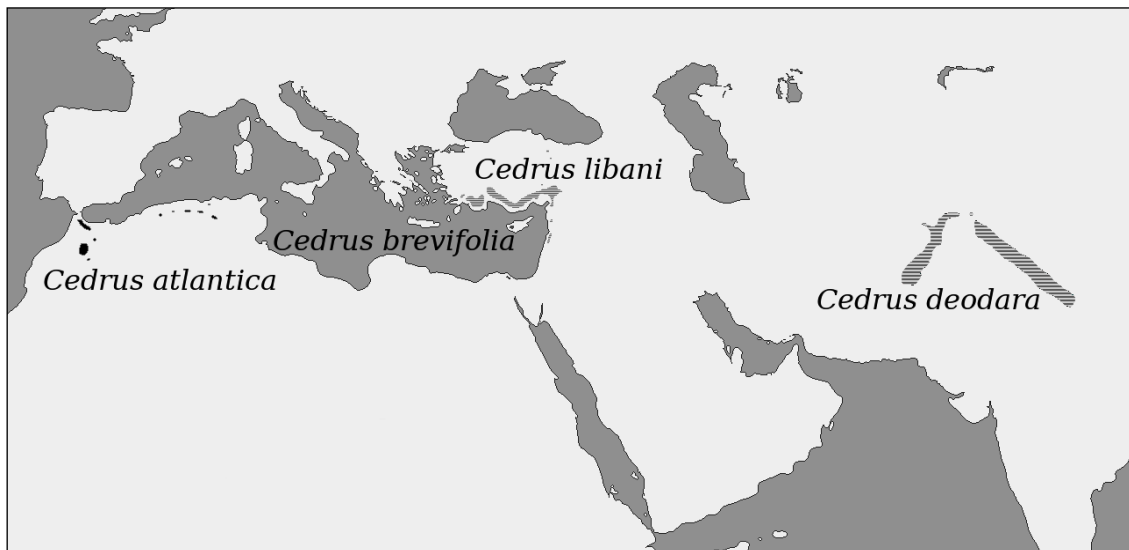


Figura 1.13 Distribución del género *Cedrus*. Fuente: Basado en (Browicz, 1982; Kurt et al., 2008; Terrab et al., 2008).

Finalmente, *Cedrus atlantica* se distribuye por las cordilleras del Rif, Medio Atlas y Alto Atlas Oriental en Marruecos, así como por las montañas del Aurès, y Atlas Telliano (Belezma, Hodna, Djebel Babor, Djurdjura, Blida y Ouarsenis) en el norte de Argelia, ocupando un área total de 1300 km², donde crece entre

1300 y 2600 m de altitud (Thomas, 2013). La mayor parte de su área de distribución (80%) se encuentra en el Medio Atlas (Linares, Taïqui, et al., 2011) (Figura 1.14).

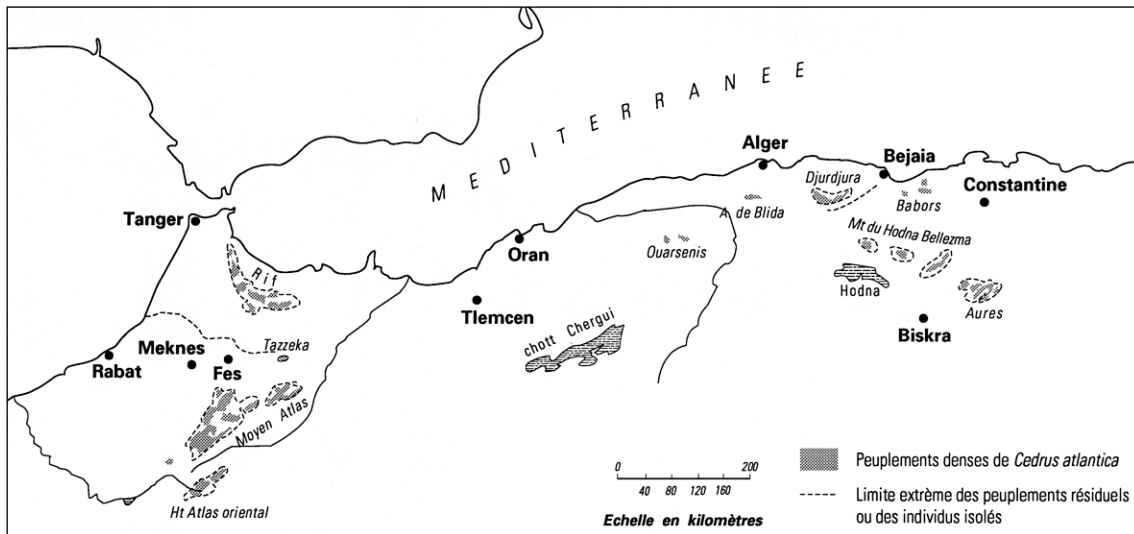


Figura 1.14 Distribución de *Cedrus atlantica*. Fuente: Quézel (1998).

Dentro de la familia Pinaceae, *Cedrus* pertenece al clado *Abies-Keteleeria-Nothotsuga-Tsuga-Pseudolarix-Cedrus* del que debió de individualizarse en el Cretácico inferior como una rama basal del grupo. El Terciario fue testigo de cambios climáticos desde el Paleoceno (~66 Ma) -con un clima global mucho más cálido que el actual y sin hielo en los polos- hasta finales del Plioceno (~2.58 Ma) en el que los continentes estaban cubiertos por grandes capas de hielo estacional y con los polos cubiertos con casquetes congelados; con una tendencia general descendente de la temperatura interrumpida por períodos de calentamiento, como el del Paleoceno-Eoceno inferior o el del Mioceno medio (Figura 1.5). Estas oscilaciones climáticas pudieron determinar la distribución disyunta del género en la actualidad como resultado de fenómenos de vicarianza tras la migración hacia el sur y posterior fragmentación y dispersión de las poblaciones resultantes. La edad decreciente de norte a sur de los fósiles sugiere que el origen de *Cedrus* pudo estar en las latitudes situadas más al norte de Eurasia (el primer fósil de *Cedrus* del que se tiene constancia aparece en la península de Kamchatka, en el extremo oriental de Rusia, asociado al Paleoceno).

Todo indica que la primera división tuvo lugar en el Eoceno (54.8 Ma) y condujo a la formación de dos clados: el del cedro del Himalaya por un lado, y el de los cedros mediterráneos por otro. Aunque no se tiene constancia, se supone que *Cedrus* no alcanzaría el Himalaya antes del Mioceno (el polen fósil de cedro encontrado en la Meseta de Loess en China data del Mioceno superior y Plioceno (8.10–4.07 Ma); y en el Himalaya Central, del Plioceno). La presencia fósil indica que el ancestro de los cedros mediterráneos pudo alcanzar el sur de Europa en el Eoceno medio (Cavagnetto & Anadón, 1996) siguiendo el Cinturón Orogénico del Tetis (existen restos fósiles del Oligoceno en el oeste de Kazajistán). Hace unos 20 Ma tiene lugar la divergencia entre *C. atlantica* y el clado del Mediterráneo Oriental. Durante el Messiniense (7-5 Ma), como consecuencia de la desecación del Mediterráneo, el cedro pudo alcanzar las áreas que ocupa en la actualidad en el extremo oriental del Mediterráneo (existen restos en el sudeste europeo que datan del Plioceno). Las dos especies del Mediterráneo oriental pudieron segregarse hace 6.5 Ma, aunque las diferencias parecen responder a adaptaciones locales más que a una divergencia genética real. *Cedrus* pudo cruzar al norte de África a finales del Terciario y migrar al sur hasta el Sahara central, donde existe evidencia fósil correspondiente al Pleistoceno en el Macizo de Ahaggar, sur de Argelia (Bou Dagher-Kharrat et al., 2007; Qiao et al., 2007; Wang & Ran, 2014)

1.5.2. Paleobiogeografía de *Cedrus atlantica*

Los registros polínicos de las penínsulas ibérica, itálica y balcánica indican que el gen. *Cedrus* estuvo presente en el sur de Europa durante el Pleistoceno inferior y medio formando parte de la flora mediterránea, en pequeñas poblaciones dispersas o bien en formaciones mixtas (Alba-Sánchez et al., 2018; Postigo-Mijarra et al., 2010). No obstante, algunos autores han atribuido la presencia de polen en los registros europeos a su transporte por el viento desde el norte de África, a pesar del alto porcentaje con el que aparece en algunos yacimientos del sur de Europa; y han considerado a *Cedrus* como extinto en el continente europeo durante todo el Cuaternario junto a otros taxa como *Tsuga* o *Cathaya* debido a las oscilaciones de los ciclos glaciares (Magri, 2012; Magri et al., 2017; Magri & Parra, 2002).

En el norte de África, *Cedrus* ha permanecido durante todo el Cuaternario, habiendo estado presente en Túnez, Argelia y Marruecos y en las zonas más bajas del extremo del Atlas Telliano hasta el final de último período glacial (Campbell et al., 2017; Cheddadi et al., 2009, 2017; Muller et al., 2015; Stambouli-Essassi et al., 2007). Los análisis moleculares sugieren que su expansión hacia el Medio Atlas desde el Rif y el Atlas Telliano siguiendo las cadenas montañosas, y de este modo evitando la competencia con las quercíneas, ha sido más reciente (Terrab et al., 2008).

El bajo porcentaje y la discontinuidad de los registros de polen de *Cedrus* durante el Holoceno en la península ibérica, junto con la ausencia de macrorrestos y citas históricas, hace dudar de su presencia durante este período (Magri, 2012; Magri et al., 2017; Magri & Parra, 2002). A pesar de ello, la falta de correlación entre el registro de polen fósil y la incidencia de los vientos procedentes del Sahara sostiene la hipótesis de la persistencia de *Cedrus* en rodales o formando parte de masas mixtas que terminaron por desaparecer por la acción antrópica o por competencia con otras especies (Alba-Sánchez, Abel-Schaad, et al., 2021; Alba-Sánchez et al., 2018; Postigo-Mijarra et al., 2010).

En el norte de África, *C. atlantica* ha persistido durante todo el Holoceno, si bien ha sufrido una regresión desde hace 8000 años, cuando se extendía hasta Túnez y las zonas más bajas del Atlas Telliano en Argelia (Ben Tiba & Reille, 1982; Salamani, 1991; Stambouli-Essassi et al., 2007). El aumento de las temperaturas durante el Óptimo Climático del Holoceno determinó la migración en altitud de las poblaciones de cedro (Cheddadi et al., 2009).

En el Rif, alcanzó su máxima extensión entre 8000 y 6000 cal BP, momento en el que se inició su declive debido a condiciones de mayor aridez, motivando el ascenso en altitud de los bosques de cedro (Cheddadi et al., 2009, 2016). A partir de 2200 cal BP, la mayor estacionalidad y la intensificación de los cultivos forzaron la degradación de los cedrales, que se intensificó durante la época medieval. A pesar de ello, los registros muestran una gran capacidad de recuperación por parte del cedral tras cada episodio de extinción local debido a la presión humana (Abel-Schaad et al., 2018; Cheddadi et al., 2016; Muller et al., 2015; Reille, 1977). El aumento de las temperaturas y la mayor aridez

determinaron la extinción local de *Cedrus* en las montañas por debajo de los 1700 m de altitud (Ajilou et al., 2006; Alba-Sánchez et al., 2018).

En el Medio Atlas, la migración de *Cedrus* a partir de 6500 cal BP favorece la expansión del bosque, que culmina hacia 3700 cal BP (Cheddadi et al., 2009; H. F. Lamb et al., 1991; Henry F. Lamb & van der Kaars, 1995; Nourelbait et al., 2014; Tabel et al., 2016). A partir de 2000 cal BP comienza el declive del cedral, intensificado por la presión humana, que lleva a su progresiva sustitución por el encinar (Cheddadi et al., 2015; Henry F. Lamb & van der Kaars, 1995; Linares et al., 2012; Linares, Taïqui, et al., 2011)

1.5.3. Biología de *Cedrus atlantica*

Árbol de unos 30-35 m de altura, aunque suele ser más bajo en las altitudes más altas. El tronco, de 1.5-2 m de diámetro es monopodial y erguido, si bien puede bifurcarse en la mitad superior. Las ramas superiores son ascendentes u horizontales, y las inferiores horizontales o descendentes. La copa de los ejemplares jóvenes es claramente cónica, tornándose trapezoidal con la edad a medida que las ramas secundarias se extienden horizontalmente formando planos o pisos. La corteza es cenicienta y lisa que con la edad se va agrietando, tomando coloración negruzca o pardo-oscuro volviéndose rugosa y áspera; finalmente, se desprende en placas, tomando un color pardo-rojizo. Las ramas son abiertas con ramillas derechas; al principio ascendentes y luego, casi horizontales. Las yemas vegetativas no son resinosas. Las hojas son estrechamente lineales, rectas o curvas, y se disponen agrupadas sobre cortas ramitas laterales de crecimiento limitado (braquiblastos), formando rosetas estrelladas (20 – 45 acículas en los nuevos brotes), pero también solitarias en espiral a lo largo de las ramillas largas (macroblastos) recién formadas, cayendo al 2º o 3º año. Las hojas miden 1.5-2.5 cm de largo y 1-1.5 mm de ancho. De color verde oscuro o glauco, presentan sección en forma de diamante con estomas en todos los lados, aunque más frecuentes en los adyacentes; y dos canales resiníferos marginales pequeños.

Los conos masculinos nacen solitarios, erguidos en el centro de las rosetas de hojas; de 3 a 4 cm de longitud, al principio de color verde-amarillento o amarillo y luego marrón pálido. Tras desprender el polen a principios de otoño, terminan

por caer. Conos femeninos sobre la misma planta, de preferencia en las ramas superiores. También solitarios en el centro de las rosetas de hojas, erguidos de 5 a 8 cm de longitud por 3 a 5 cm de anchura, subcilíndricos, en forma de tonel, truncadas y a menudo umbilicadas en el ápice, y de color verde-violáceo o verde-azulado madurando a marrón claro (violáceo). En la madurez se desprenden las escamas fructíferas, manteniendo el raquis persistente. Las escamas seminíferas son subplanas, flabeladas, con el margen externo fuertemente engrosado, y las escamas tectrices, diminutas (3-4 mm de largo) y ocultas en la piña. Las semillas con un ala muy larga y ensanchada, de forma subtriangular, de tamaño 18-25 x 12-17, desprendiéndose las escamas fructíferas. Florece desde finales de septiembre a noviembre, y las piñas maduran en el otoño del segundo año (Farjon, 1990; López González, 1982) (Figura 1.15).



Figura 1.15 Conos femeninos de *Cedrus atlantica*.

1.5.4. Distribución

El cedro del Atlas se distribuye en Marruecos por las cordilleras del Rif, Medio Atlas y Alto Atlas Oriental; y en Argelia por el Atlas Telliano y Montes Aurés. En conjunto, el cedral ocupa un área de unos 1850 km² de forma fragmentada en una extensión de más de 20 000 km² (M'Hirit, 2006; Thomas, 2013). El cedral constituye el 2.8% de la superficie forestal de Marruecos y el 1.3% de la de Argelia (Terrab et al., 2008).

1.5.5. Características ambientales de las poblaciones

En la actualidad, el cedro del Atlas ocupa áreas montañosas, en altitudes situadas entre los 1350 m en Aurés-Belezma y los 2500 m en el Alto Atlas Oriental. Habita zonas donde las precipitaciones anuales oscilan entre los 500 mm en el Alto Atlas Oriental y montes Aurés hasta los casi 1800 mm que se alcanzan en el Rif occidental. Soporta temperaturas mínimas en el mes más frío que varían desde los -0.2°C en el Rif occidental hasta los -8.5°C en Djurdjura-Babors. El cedro es indiferente edáfico y prospera sobre sustratos muy variados: basaltos y diabasas, margo-calizas, calizo-dolomías y dolomías, calco-esquistos, esquistos y areniscas (M'Hirit, 2006).

El cedro del Atlas forma, en general, bosques puros o casi puros donde se asocia de forma mayoritariamente con *Quercus rotundifolia* en las formaciones con vocación de planifolios de hoja perenne, y localmente con *Pinus pinaster* o *Pinus nigra* (muy raramente), *Taxus baccata*, *Juniperus oxycedrus* o *Juniperus phoenicea*. En lugares más húmedos es frecuente su asociación con *Quercus canariensis*, *Quercus faginea*, *Acer opalus* y *Acer monspessulanum*. A mayor altitud puede asociarse con *Juniperus thurifera* o *Juniperus oxycedrus*, o mezclado con *Abies marocana* en el Rif o *Abies numidica* en los montes Babor y Tababor (Quézel, 1998).

Extensión de las poblaciones

Según el análisis filogenético de las poblaciones, pueden reconocerse dos grandes grupos: uno en las poblaciones de Marruecos, y otro en las de Argelia (Terrab et al., 2008). Geográficamente, las poblaciones se distribuyen en siete subpoblaciones: cinco en Marruecos, y dos en Argelia.

En Marruecos, los cedrales del **Rif** habitan las montañas por encima de los 1500 m, y ocupan una superficie aproximada de 15 000 ha repartidas entre la dorsal calcárea, donde convive con *A. marocana*, y los sustratos silíceos de las cumbres de Ketama y Tiziréne.

El cedral de **Tazekka** se desarrolla sobre esquistos, ocupando una superficie aproximada de 850 ha.

Los cedrales del **Medio Atlas Central** se extienden en una superficie de unos 120 000 ha sobre sustratos calizos o dolomíticos, y constituyen la masa forestal más importante de cedro del Atlas. Se pueden distinguir los del Atlas tabular y los del Atlas plegado.

Los cedrales del **Medio Atlas Oriental**, que en conjunto abarcan una superficie de 23 000 ha sobre materiales dolomíticos y margocalizos, se distribuyen en masas aisladas en los macizos de Bou Iblane, Taffert y Tamtroucht, al norte; y en el de Bou Naceur al sur.



Figura 1.16 Cedral en las proximidades de Tamtroucht, Medio Atlas Oriental. F. Alba-Sánchez.

Los cedrales del **Alto Atlas Oriental** ocupan una 26 000 ha, y se desarrollan sobre calcoesquistos en la cara norte de Jbel Ayachi y Jbel Masker.

En Argelia, los cedrales del **Atlas Telliano** se distribuyen sobre margocalizas, calcoesquistos y esquistos, en cuatro zonas aisladas: el macizo del Djurdjura (200 ha), de los Babors (1300 ha), del Ouarsenis (1000 ha) y del monte Blida (1000 ha).

Los cedrales del **Atlas Sahariano** albergan el conjunto más extenso en Argelia, y se extienden en una superficie de 17 000 ha en los montes Aurés y de Belezma, y 8000 ha en los montes del Hodna, sobre calizas, calizodolomías y dolomías (M'Hirit, 2006).

Amenazas

La madera del cedro del Atlas ha sido siempre muy apreciada, por lo que sus bosques han sido objeto de aprovechamiento durante siglos (Benabid, 1985). Sin embargo, la sobreexplotación ha conducido a la reducción de su extensión en las últimas décadas, constatándose una disminución cercana al 75% en el plazo de 40 años en el pasado siglo (Ajbilou et al., 2006; Barbero et al., 1990; Terrab et al., 2006). A ello han contribuido la transformación para el cultivo de cannabis (Moore et al., 1998; Muller et al., 2015), la recurrencia de los fuegos y el sobrepastoreo indiscriminado, desorganizado y de escaso rendimiento económico (M'Hirit & Benzyane, 2006).

Las plagas de fitófagos, tales como polillas (*Epinotia cedricida* y *Acleris undulana*) y procesionarias (*Thaumetopoea pytiocampa* y *T. bonjeani*); chupadores como los pulgones (*Cinara cedri* y *Cedrobium laportei*); y xilófagos (*Scolytus numidicus*, *Phloeosinus cedri* y *Cryphalus piceae*) merman la productividad de los cedrales. Los daños por decorticación provocados por el macaco de berbería (*Macaca sylvanus*) pueden llegar a producir la muerte de los cedros, además de dejar paso a la colonización de hongos patógenos como *Phellinus chysoloma* o *Fomes annosus* (M'Hirit & Benzyane, 2006).

Se ha verificado que el decaimiento de las masas forestales de *C. atlantica* se acentúa como efecto de la severidad, duración y frecuencia de eventos de sequía durante el invierno y primavera, y aumentos de temperatura durante el verano; que se prevén más frecuentes en el futuro (Linares, Taiqui, et al., 2011).

Categoría de amenaza

La evaluación del grado de amenaza de la especie es de 'En peligro' (EN) debido a la reducción constatada del área de distribución de hasta el 75% en los últimos 50 años y con tendencia al decrecimiento (Thomas, 2013).

Protección

La mayor parte del área de distribución de *C. atlantica* está protegida bajo alguna de las figuras de protección a nivel internacional o nacional en Marruecos y Argelia (Thomas, 2013).

En Marruecos, la mayor parte de las poblaciones que habitan Jbel Bouhachem y la dorsal calcárea del Rif se encuentran protegidas a nivel internacional por la Reserva de la Biosfera Internacional del Mediterráneo, del programa MaB de la Unesco, que cubre íntegramente el área protegida por el Parque Nacional de Talassemtane. Los cedrales del Alto Atlas y Medio Atlas quedan protegidos por la Reserva de la Biosfera del Cedral, creada en 2016, que engloba de forma íntegra los parques nacionales de Ifrane y de Khénifra (en el Medio Atlas) y de forma parcial el parque nacional del Alto Atlas Oriental. Por último, las poblaciones de cedro del Medio Atlas Oriental, fuera del ámbito de la reserva de la biosfera, se encuentran bajo la protección del Parque Nacional de Tazekka. Quedan fuera de los espacios naturales protegidos, por tanto, los cedrales de la comarca de Ketama en el Rif.

En Argelia, las poblaciones de los Montes Aurés están protegidas a nivel internacional por la Reserva de la Biosfera de Belezma (engloba al Parque Nacional de Belezma). En el Atlas Telliano, se han reconocido dos reservas de la biosfera (de Chréa y Djurdjura) que incluyen sendos parques nacionales con la misma denominación. A nivel nacional, importantes masas de *C. atlantica* del Atlas Telliano están protegidas en el Parque Nacional de Theniet El-Had y la Reserva Natural de los Babors.

Referencias

- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, 28(6), 1023-1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>
- Ajbilou, R., Marañón, T., & Arroyo, J. (2006). Ecological and biogeographical analyses of Mediterranean forests of northern Morocco. *Acta Oecologica*, 29(1), 104-113. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.08.006>
- Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo* var. *marocana*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T34126A9841418. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T34126A9841418.en>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., & González-Hernández, A. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Revista Ecosistemas*, 27(1), 26-37. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1441>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego-Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., Luelmo-Lautenschlaeger, R., & Garrido-García, J. A. (2021). Early anthropogenic change in western Mediterranean mountains (Sierra Nevada, SE Spain). *Anthropocene*, 33, 100278. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100278>
- Alba-Sánchez, F., González-Hernández, A., & López-Sáez, J. A. (2019). Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada. En J. Peñas & J. Lorite (Eds.), *Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Editorial Universidad de Granada.

- Alba-Sánchez, F., López Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A., Luelmo-Lautenschlaeger, R., & Linares, J. C. (2021). Dinámica de las formaciones boscosas de pinsapo en la Sierra de las Nieves durante el Holoceno final. En J. Gómez Zotano & J. A. Olmedo-Cobo (Eds.), *Los bosques de la Serranía de Ronda. Una perspectiva espacio-temporal* (pp. 163-181). La Serranía.
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A., & Linares, J. C. (2019). The impact of climate and land-use changes on the most southerly fir forests (*Abies pinsapo*) in Europe. *The Holocene*, 29(7), 1176-1188. <https://doi.org/10.1177/0959683619838043>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Nieto-Lugilde, D., & Svenning, J.-C. (2015). Long-term climate forcings to assess vulnerability in North Africa dry argan woodlands. *Applied Vegetation Science*, 18(2), 283-296. <https://doi.org/10.1111/avsc.12133>
- Anderson, R. S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J. S., & Pérez-Martínez, C. (2011). Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 30(13–14), 1615-1629. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.005>
- Arista, M., Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T42295A10679577. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T42295A10679577.en>
- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.

- Arista, A., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo* var. *pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T30309A9531803. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T30309A9531803.en>
- Arista, M., & Talavera, S. (1994). Phenology and anatomy of the reproductive phase of *Abies pinsapo* Boiss. (Pinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 116(3), 223-234. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1061>
- Arroyo, J., Carrión, J. S., Hampe, A., & Jordano, P. (2004). La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 27-67). Ministerio de Medio Ambiente.
- Balao, F., Lorenzo, M. T., Sánchez-Robles, J. M., Paun, O., García-Castaño, J. L., & Terrab, A. (2020). Early diversification and permeable species boundaries in the Mediterranean firs. *Annals of Botany*, 125(3), 495-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz186>
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., & Quézel, P. (1990). Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, 87(2), 151-173. <https://doi.org/10.1007/BF00042952>
- Barrón, E. (2003). Evolución de las floras terciarias en la Península Ibérica. *Monografías del Real Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 63-74.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J. M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., & Valle-Hernández, M. (2010). The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 382-402. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.11.007>
- Ben Tiba, B., & Reille, M. (1982). Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale): Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 8(4), 75-96.
- Benabid, A. (1985). Les écosystèmes forestiers, préforestiers et présteppiques du Maroc: Diversité, répartition biogéographique et problèmes posés par leur aménagement. *Forêt méditerranéenne*, 7, 53-64.

- Benedetto, J. L. (2019). *El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica* (3ª edición). Academia Nacional de Ciencias. <http://www.librogondwana.com.ar/>
- Bennett, K. D., Tzedakis, P. C., & Willis, K. J. (1991). Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 103-115.
- Blois, J. L. (2012). Recent advances in using species distributional models to understand past distributions. *Frontiers of biogeography*, 3.4, 123-124.
- Bou Dagher-Kharrat, M., Mariette, S., Lefèvre, F., Fady, B., Grenier-de March, G., Plomion, C., & Savouré, A. (2007). Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics & Genomes*, 3(3), 275-285. <https://doi.org/10.1007/s11295-006-0065-x>
- Brewer, S., Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2012). Paleoecoinformatics: Applying geohistorical data to ecological questions. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(2), 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.009>
- Browicz, K. (1982). *Chorology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions* (Vol. 1). Polish Scientific Publishers.
- Campbell, J. F. E., Fletcher, W. J., Joannin, S., Hughes, P. D., Rhanem, M., & Zielhofer, C. (2017). Environmental drivers of Holocene forest development in the Middle Atlas, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00113>
- Carminati, E., Lustrino, M., & Doglioni, C. (2012). Geodynamic evolution of the central and western Mediterranean: Tectonics vs. igneous petrology constraints. *Tectonophysics*, 579, 173-192. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2012.01.026>
- Carrión, J. S. (Ed.). (2012). *Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Universidad de Murcia, Secretariado PU.
- Carrión, J. S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J. F., Yll, R., & Chaín, C. (2003). Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*, 13(6), 839-849. <https://doi.org/10.1191/0959683603hl662rp>

- Caudullo, G., Welk, E., & San-Miguel-Ayanz, J. (2019). *Chorological data for the main European woody species*. Mendeley. <https://data.mendeley.com/datasets/hr5h2hcgg4/9>
- Cavagnetto, C., & Anadón, P. (1996). Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(3), 281-305. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00096-8](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00096-8)
- Cheddadi, R., Bouaissa, O., Rhoujjati, A., & Dezileau, L. (2016). Environmental changes in the Moroccan western Rif mountains over the last 9,000 years. *Quaternaire*, 27(1), 15-25. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.7517>
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Cheddadi, R., Nourelbait, M., Bouaissa, O., Tabel, J., Rhoujjati, A., López-Sáez, J. A., Alba-Sánchez, F., Khater, C., Ballouche, A., Dezileau, L., & Lamb, H. (2015). A History of Human Impact on Moroccan Mountain Landscapes. *African Archaeological Review*, 32(2), 233-248. <https://doi.org/10.1007/s10437-015-9186-7>
- Christou, A., & Gardner, M. (2011). *Cedrus libani* var. *Brevifolia*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T34148A9844497. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T34148A9844497.en>

- Farjon, A. (1990). *Pinaceae. Drawing and Descriptions of the Genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*. Koeltz Scientific Books.
- Farjon, A. (2013). *Cedrus deodara*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42304A2970751. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42304A2970751.en>
- Farjon, A., & Rushforth, K. D. (1989). A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, 46(1), 59-79.
- García Esteban, L., Palacios, P. de, & Rodríguez-Losada Aguado, L. (2010). *Abies pinsapo* forests in Spain and Morocco: Threats and conservation. *Oryx*, 44(02), 276-284. <https://doi.org/10.1017/S0030605310000190>
- García-Antón, M., Gil-Romera, G., & Carrión, J. S. (2007). Historia de la Vegetación. En G. Blanca & F. Valle-Tendero, *Proyecto Andalucía: Vol. XXIV* (pp. 344-379). Publicaciones Comunitarias. Grupo Hércules.
- Gardner, M. (2013). *Cedrus libani*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T46191675A46192926. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T46191675A46192926.en>
- Gómez Zotano, J. (2003). Lluvia ácida en la Costa del Sol. Análisis de sus causas y consecuencias. *Jábega*, 93, 3-9.
- González-Sampériz, P., Leroy, S. A. G., Carrión, J. S., Fernández, S., García-Antón, M., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Valero-Garcés, B., & Figueiral, I. (2010). Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 427-457. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.03.009>
- González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B. L., Moreno, A., Jalut, G., García-Ruiz, J. M., Martí-Bono, C., Delgado-Huertas, A., Navas, A., Otto, T., & Dedoubat, J. J. (2006). Climate variability in the Spanish Pyrenees during the last 30,000 yr revealed by the El Portalet sequence. *Quaternary Research*, 66(1), 38-52.

- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907-913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hewitt, G. M. (2011). Mediterranean Peninsulas: The Evolution of Hotspots. En F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (pp. 123-147). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_7
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Leo Meyer, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.). IPCC. <https://epic.awi.de/37530/>
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., & Suc, J.-P. (2010). Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 403-415. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.001>
- Kurt, Y., Kaya, N., & Işik, K. (2008). Isozyme variation in four natural populations of *Cedrus libani* A. Rich. in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 32(2), 137-145.
- Lamb, H. F., Damblon, F., & Maxted, R. W. (1991). Human impact on the vegetation of the Middle Atlas, Morocco, during the last 5000 years. *Journal of Biogeography*, 18(5), 519-532. <https://doi.org/10.2307/2845688>
- Lamb, Henry F., & van der Kaars, S. (1995). Vegetational response to Holocene climatic change: Pollen and palaeolimnological data from the Middle Atlas, Morocco. *The Holocene*, 5(4), 400-408. <https://doi.org/10.1177/095968369500500402>
- Leslie, A. B., Beaulieu, J., Holman, G., Campbell, C. S., Mei, W., Raubeson, L. R., & Mathews, S. (2018). An overview of extant conifer evolution from the perspective of the fossil record. *American Journal of Botany*, 105(9), 1531-1544. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1143>

- Li, H.-T., Yi, T.-S., Gao, L.-M., Ma, P.-F., Zhang, T., Yang, J.-B., Gitzendanner, M. A., Fritsch, P. W., Cai, J., Luo, Y., Wang, H., van der Bank, M., Zhang, S.-D., Wang, Q.-F., Wang, J., Zhang, Z.-R., Fu, C.-N., Yang, J., Hollingsworth, P. M., ... Li, D.-Z. (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5(5), 461-470. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Liepelt, S., Mayland-Quellhorst, E., Lahme, M., & Ziegenhagen, B. (2010). Contrasting geographical patterns of ancient and modern genetic lineages in Mediterranean *Abies* species. *Plant Systematics and Evolution*, 284(3-4), 141-151. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0247-8>
- 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(4), 619-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x>
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2009). Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 485-497.
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- Linares, J. C., Carreira, J. A., & 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(4), 533-542. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0441-9>
- Linares, J. C., Pazo, R., Taïqui, L., Camarero, J. J., Esteban, V., Lechuga, V., Seco, J. I., Viñegla, B., Sangüesa, G., Gilarte, P., Merino, J. Á., & Carreira, J. A. (2012). Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas*, 21(3), 7-14.

- Linares, J. C., Taïqui, L., & Camarero, J. J. (2011). Increasing drought sensitivity and decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas Forests. *Forests*, 2(4), 777-796. <https://doi.org/10.3390/f2030777>
- López González, G. (1982). *La guía de INCAFO de los árboles y arbustos de la Península Ibérica*. INCAFO.
- Magri, D. (2012). Quaternary History of *Cedrus* in Southern Europe. *Annali Di Botanica*, 2(0), 57-66. <https://doi.org/10.4462/annbotrm-10022>
- Magri, D., Di Rita, F., Aranbarri, J., Fletcher, W., & González-Sampériz, P. (2017). Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews*, 163, 23-55. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.02.014>
- Magri, D., & Parra, I. (2002). Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters*, 200(3), 401-408. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(02\)00619-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(02)00619-2)
- Maire, R. (1952). *Flore de l'Afrique du Nord: Vol. I*. Paul Lechevalier.
- Masclé, G., & Masclé, J. (2019). The Messinian salinity legacy: 50 years later. *Mediterranean Geoscience Reviews*, 1(1), 5-15. <https://doi.org/10.1007/s42990-019-0002-5>
- Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1333-1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Meulenkamp, J. E., & Sissingh, W. (2003). Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African–Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196(1), 209-228. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00319-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00319-5)
- M'Hirit, O. (2006). Le cèdre de l'Atlas à travers le réseau Silva mediterranea «Cèdre». Bilan et perspectives. *Forêt méditerranéenne*, 20, 91-100.

- M'Hirit, O., & Benzyane, M. (Eds.). (2006). *Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps*. Mardaga.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. En F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (pp. 3-22). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1
- Moore, H. M., Fox, H. R., Harrouni, M. C., & Alami, A. E. (1998). Environmental challenges in the Rif mountains, northern Morocco. *Environmental Conservation*, 25(4), 354-365.
- Morla Juaristi, C. (2003). El paisaje vegetal ibérico durante el Cuaternario. *Monografías del Real Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 75-93.
- Muller, S. D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.-R., Rifai, N., & Daoud-Bouattour, A. (2015). Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0504-9>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Nieto Feliner, G. (2014). Patterns and processes in plant phylogeography in the Mediterranean Basin. A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(5), 265-278. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.07.002>
- Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Eynaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K., Goslar, T., Khater, C., Tabel, J., & Cheddadi, R. (2014). An 18 000-year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 29(5), 423-432. <https://doi.org/10.1002/jqs.2708>

- Olmedo-Cobo, J. A., Cunill Artigas, R., Gómez Zotano, J., & Pardo Martínez, R. (2019). Aportaciones del análisis pedoantracológico al conocimiento paleoecológico de *Pinus pinaster* en el sur de España: El caso de Sierra Bermeja. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 0(80), 1-34. <https://doi.org/10.21138/bage.2667>
- Olmedo-Cobo, J. A., Cunill-Artigas, R., Martínez-Ibarra, E., & Gómez-Zotano, J. (2017). Paleoecología de *Abies* sp. en Sierra Bermeja (sur de la Península Ibérica) durante el Holoceno medio a partir del análisis pedoantracológico. *Bosque*, 38(2), 259-270. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200004>
- Olmedo-Cobo, J. A., Pardo Martínez, R., & Gómez Zotano, J. (2020). Nuevos datos sobre la composición de los bosques del Parque Natural Sierra de las Nieves (Serranía de Ronda, España) durante el Holoceno, a partir del análisis pedoantracológico. En V. Carracedo, J. C. García-Codron, C. Garmendia, & V. Rivas (Eds.), *Conservación, Gestión y Restauración de la Biodiversidad* (pp. 601-611). Asociación de Geógrafos Españoles.
- Pardo Martínez, R., Olmedo-Cobo, J. A., & Gómez-Zotano, J. (2021). Distribución de *Abies pinsapo* Clemente ex Boiss.: Nuevas aportaciones desde la Paleobiogeografía para la conservación de un abeto mediterráneo relicto en peligro de extinción. En J. Gómez-Zotano & J. A. Olmedo-Cobo (Eds.), *Los bosques de la Serranía de Ronda* (pp. 183-210). La Serranía.
- Parducci, L., & Szmidt, A. E. (1999). PCR-RFLP analysis of cpDNA in the genus *Abies*. *Theoretical and Applied Genetics*, 98(5), 802-808. <https://doi.org/10.1007/s001220051137>
- Parducci, L., Szmidt, A. E., Madaghiele, A., Anzidei, M., & Vendramin, G. G. (2001). Genetic variation at chloroplast microsatellites (cpSSRs) in *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei and three neighboring *Abies* species. *Theoretical and Applied Genetics*, 102(5), 733-740. <https://doi.org/10.1007/s001220051704>

- Pèrez-Obiol, R., & Julià, R. (1994). Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000-yr pollen record from Lake Banyoles. *Quaternary Research*, 41(1), 91-98. <https://doi.org/10.1006/qres.1994.1010>
- Piqué, A., Tricart, P., Guiraud, R., Laville, E., Bouaziz, S., Amrhar, M., & Aït Ouali, R. (2002). The Mesozoic–Cenozoic Atlas belt (North Africa): An overview. *Geodinamica Acta*, 15, 185-208. <https://doi.org/10.1080/09853111.2002.10510752>
- Postigo-Mijarra, J. M., Barrón, E., Gómez Manzaneque, F., & Morla, C. (2009). Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2025-2043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02142.x>
- Postigo-Mijarra, J. M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., & García, S. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 416-426. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.015>
- Qiao, C.-Y., Ran, J.-H., Li, Y., & Wang, X.-Q. (2007). Phylogeny and Biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany*, 100(3), 573-580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm134>
- Quézel, P. (1985). Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. En C. Gómez-Campo (Ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area* (pp. 9-24). Dr. W. Junck.
- Quézel, P. (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: Signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19(3), 243-260.
- Ran, J.-H., Shen, T.-T., Wu, H., Gong, X., & Wang, X.-Q. (2018). Phylogeny and evolutionary history of Pinaceae updated by transcriptomic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 129, 106-116. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.08.011>

- Reille, M. (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). En X INQUA Congress (Ed.), *Recherches Françaises sur le Quaternaire hors de France: Vol. Supplément au Bulletin de l'AFEQ*, 50 (pp. 53-76). CNRS.
- Rosenbaum, G., Lister, G., & Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the Western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8, 107-130. <https://doi.org/10.3809/jvirtex.2002.00053>
- Rosenbaum, G., & Lister, G. S. (2004). Formation of arcuate orogenic belts in the western Mediterranean region. *Geological Society of America Special Papers*, 383, 41-56. [https://doi.org/10.1130/0-8137-2383-3\(2004\)383\[41:FOAOBI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0-8137-2383-3(2004)383[41:FOAOBI]2.0.CO;2)
- Roveri, M., Flecker, R., Krijgsman, W., Lofi, J., Lugli, S., Manzi, V., Sierro, F. J., Bertini, A., Camerlenghi, A., De Lange, G., Govers, R., Hilgen, F. J., Hübscher, C., Meijer, P. Th., & Stoica, M. (2014). The Messinian Salinity Crisis: Past and future of a great challenge for marine sciences. *Marine Geology*, 352, 25-58. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.002>
- Rundel, P. W. (2019). A Neogene Heritage: Conifer Distributions and Endemism in Mediterranean-Climate Ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 364. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00364>
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., & Vargas, P. (2016). Mediterranean biomes: Evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 383-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032330>
- Salamani, M. (1991). Premières données palynologiques sur l'histoire Holocène du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie, Algérie). *Ecologia Mediterranea*, 17, 145-159.

- Sánchez-Robles, J. M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J. L., Ortiz, M. A., Vela, E., & Talavera, S. (2014). Phylogeography of SW Mediterranean firs: Different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.005>
- Scaltsoyiannes, A., Tsaktsira, M., & Drouzas, A. D. (1999). Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, Pinaceae). A first comparative study with phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution*, 216(3), 289-307. <https://doi.org/10.1007/BF01084404>
- Schmid, S. M., Fügenschuh, B., Kissling, E., & Schuster, R. (2004). Tectonic map and overall architecture of the Alpine orogen. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 97(1), 93-117. <https://doi.org/10.1007/s00015-004-1113-x>
- Sękiewicz, K., Sękiewicz, M., Jasińska, A. K., Boratyńska, K., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2013). Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 147, 125-134. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>
- Semerikova, S. A., Khrunyk, Y. Y., Lascoux, M., & Semerikov, V. L. (2018). From America to Eurasia: A multigenomes history of the genus *Abies*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 125, 14-28. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.009>
- Semerikova, S. A., & Semerikov, V. L. (2016). Phylogeny of firs (genus *Abies*, Pinaceae) based on multilocus nuclear markers (AFLP). *Russian Journal of Genetics*, 52(11), 1164-1175. <https://doi.org/10.1134/S1022795416110132>
- Stambouli-Essassi, S., Roche, E., & Bouzid, S. (2007). Evolution de la végétation et du climat dans le Nord-ouest de la Tunisie au cours des 40 derniers millénaires. *Geo-Eco_Trop*, 31, 171-214.
- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C., Marske, K. A., Nógues-Bravo, D., & Normand, S. (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 30(21-22), 2930-2947. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.06.012>

- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., Vidal, L., Benkaddour, A., Nourelbait, M., & Cheddadi, R. (2016). Environmental changes over the past 25 000 years in the southern Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 31(2), 93-102. <https://doi.org/10.1002/jqs.2841>
- Terhürne-Berson, R., Litt, T., & Cheddadi, R. (2004). The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: Combined macrofossil and pollen data. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(4), 257-268. <https://doi.org/10.1007/s00334-004-0049-4>
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., & Stuessy, T. F. (2008). Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany*, 95(10), 1262-1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
- Terrab, A., Paun, O., Talavera, S., Tremetsberger, K., Arista, M., & Stuessy, T. F. (2006). Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *American journal of botany*, 93(9), 1274-1280.
- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T. F., & Tremetsberger, K. (2007). Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon*, 56(2), 409-416. <https://doi.org/10.1002/tax.562012>
- Thomas, P. (2013). *Cedrus atlantica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- Uriarte Cantolla, A. (2009). *Historia del clima de la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. http://www.herbogeminis.com/IMG/pdf/historia_del_clima_de_la_tierra_anton_uriarte.pdf

- Varela, S., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2011). Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3), 451-463. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.07.021>
- Wang, X.-Q., & Ran, J.-H. (2014). Evolution and biogeography of gymnosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 24-40. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.005>
- Willis, K. J., & McElwain, J. C. (2014). *The evolution of plants* (2nd edition). Oxford University Press.
- Xiang, Q.-P., Wei, R., Shao, Y.-Z., Yang, Z.-Y., Wang, X.-Q., & Zhang, X.-C. (2015). Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.10.008>
- Yll, E.-I., Roure, J. M., Pantaleón-Cano, J., & Pérez-Obiol, R. (1994). Análisis polínico de una secuencia holocénica en Roquetas de Mar (Almería). En I. Mateu Andrés, M. Dupré Ollivier, J. Güemes Heras, & M. E. Burgaz Moreno (Eds.), *Trabajos de Palinología Básica y Aplicada* (pp. 189-198). Universitat de València.
- Yll, R., Carrión, J. S., Pantaleón, J., Dupré Ollivier, M., Roca, N. la, Roure, J. M., & Pérez-Obiol, R. (2003). Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante, España). *Anales de Biología*, 25, 65-72.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292(5517), 686-693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>
- Ziegenhagen, B., Fady, B., Kuhlenkamp, V., & Liepelt, S. (2005). Differentiating groups of *Abies* species with a simple molecular marker. *Silvae Genetica*, 54(1-6), 123-126. <https://doi.org/10.1515/sg-2005-0019>

Capítulo 2. Justificación, hipótesis y objetivos

La presente tesis aborda el estudio sobre la distribución geográfica del hábitat de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière en el Mediterráneo Occidental. Se propone la posible distribución que ambas especies ocuparon durante el último período glacial (Würm) y el máximo térmico del Holoceno, y se discuten las causas del patrón biogeográfico que ha dado lugar a la distribución actual. Además, se pronostica la viabilidad de las poblaciones actuales ante las previsibles condiciones de cambio climático.

En el estudio se han empleado herramientas ecoinformáticas de modelización y análisis de superposición de nicho como complemento a las paleobiológicas tradicionales con cuyos resultados se han contrastado.

2.1. Justificación

La cuenca mediterránea consta de 40 especies de coníferas, de las cuales 32 son endémicas. Junto con el género *Pinus*, ampliamente representado, *Abies* y *Cedrus* son los dos únicos géneros de Pinaceae que cuentan con especies cuya distribución se extiende por completo en el ámbito del Mediterráneo Occidental. *A. pinsapo* y *C. atlantica* son dos especies incluidas en la lista roja de la IUCN, cuyo grado de amenaza está evaluado como 'En peligro' (EN). La superficie forestal se ha visto disminuida en los últimos 50 años; si bien, desde que las áreas de distribución de las especies han sido declaradas bajo figuras de protección, esta tendencia se ha atenuado. No obstante, las poblaciones aún se ven amenazadas por los incendios, el pastoreo, las plagas y la

transformación del uso. El conocimiento de la distribución del hábitat idóneo aportado por el trabajo contribuye a evaluar el grado de amenaza de las especies.

En el Mediterráneo Occidental, *A. pinsapo* se distribuye por las cordilleras Béticas y el Rif; *C. atlantica* tan sólo en las montañas africanas del Rif, Medio y Alto Atlas, Atlas Telliano y montes Aurées. Los datos polínicos en el sur de la península Ibérica y norte de África son escasos en general, y tan sólo permiten reconstruir la historia paleobiogeográfica de la región de manera parcial. Sí se sabe que ambas especies habitaron la región durante el Pleistoceno, aunque su extensión es poco conocida. Durante el Holoceno, con el aumento de la temperatura, sus distribuciones sufrieron una regresión y llevó, en el caso de *Cedrus*, a su desaparición en la península ibérica. Las aportaciones a la Paleobiogeografía de los métodos tradicionales empleados en Paleontología y Arqueología como la paleopalínología y la antracología presentan determinados sesgos geográficos, temporales y taxonómicos que dificultan dotar de continuidad espacial y temporal a la historia biogeográfica del Mediterráneo Occidental. El empleo de las herramientas ecoinformáticas y, concretamente, de los Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*) supone un complemento que puede contribuir a identificar las lagunas del conocimiento disponible acerca de la distribución de los organismos en el pasado; solventar, en parte, algunas de ellas; y formular hipótesis acerca de los procesos biogeográficos experimentados por los organismos en el pasado.

Ante el progresivo cambio del clima, es necesario conocer la dinámica poblacional en el ámbito geográfico, con objeto de identificar las tendencias en la extensión de las poblaciones de *A. pinsapo* y *C. atlantica* y las áreas sensibles a la pérdida de idoneidad y a la fragmentación del hábitat en el futuro, así como los patrones de migración y persistencia de las poblaciones.

Este trabajo contribuye a cumplir los objetivos de los siguientes proyectos de investigación:

- Sostenibilidad y conservación de los servicios ecosistémicos en bosques mediterráneos de *Abies pinsapo*: una perspectiva paleoecológica (RELIC-FLORA 2). B-RNM-404-UGR18. Universidad de Granada; Convocatoria de proyectos de I+D+i en el marco del Programa operativo FEDER Andalucía 2014-2020. Proyectos de investigación orientados a los retos de la sociedad andaluza.
- Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas (MED-REFUGIA)". RTI2018-101714-B-I00. Agencia Estatal de Investigación Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades. Proyectos de I+D+i 'Retos Investigación'. Convocatoria 2018.
- Long-term drivers of adaptive capacity in Mediterranean conifers under global change: Interglacial mountain refugia matter (OROMED-REFUGIA). Referencia: P18-RT-4963. Junta de Andalucía; Consejería de Conocimiento, Investigación y Universidades. Programa de ayudas a la I+D+i, 2018.
- Paleobiogeografía y conservación de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière: dos especies de la flora relictas del Mediterráneo Occidental (RELIC-FLORA) Referencia: P11RNM-7033. Proyectos de Investigación de Excelencia de Consejería de Economía, Innovación y Ciencia. Junta de Andalucía, Convocatoria 2011.

2.2. Marco del estudio

Este trabajo se centra en los aspectos biogeográficos de dos especies de coníferas, abordados mediante el estudio del nicho ecológico por métodos ecoinformáticos.

Los trabajos desarrollados se refieren a *Abies pinsapo* Boiss. en sentido amplio; es decir, incluye los taxa africanos (*Abies marocana* Trab. y *Abies tazaotana* Villar); y a *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière.

El ámbito de los estudios se enmarca en el Mediterráneo Occidental, máxima extensión alcanzada por *Cedrus atlántica* durante el Último Máximo Glacial, (21 ka).

Las momentos temporales de las distribuciones proyectadas se limitan al presente, a dos momentos del pasado: Último Máximo Glacial (LGM, *Last Glacial Maximum*, 21 ka) y al Óptimo Climático del Holoceno (HCO, *Holocene Climatic Optimum*, 6 ka); y a dos momentos del futuro (2050 y 2070).

2.3. Importancia del estudio

Las proyecciones geográficas de los SDM permitirán aportar una propuesta sobre los patrones en la dinámica de la distribución cuaternaria de *Cedrus* y *Abies* en el norte de África y sur de la península ibérica. Con ello podrán definirse los rangos ecológicos y geográficos de distribución de las especies, identificarse posibles rutas de migración y conexión entre poblaciones en el LGM; detectarse los ámbitos de fragmentación del hábitat y localización de refugios en el HCO, y apuntar los fenómenos de extinción local de las poblaciones durante el HCO y en el futuro.

El estudio considera la interacción biológica (interespecífica) como una de las posibles causas desencadenantes de la extinción de *C. atlantica* en la península ibérica, y examina la confluencia del nicho de dos especies en el espacio geográfico y ecológico.

Desde el punto de vista evolutivo, el estudio contribuye a identificar el grado de inercia en la conservación o divergencia del nicho entre dos linajes de *A. pinsapo*, segregados geográficamente desde el Mioceno medio, y a aventurar la existencia o no de un patrón compatible con la vicarianza.

Las diferencias de nicho asociadas a clases de edad distintas contribuyen a identificar patrones en la dinámica poblacional en el ámbito geográfico. Ésta, a su vez, aporta una información valiosa para evaluar la capacidad de supervivencia de las poblaciones en el futuro.

2.4. Hipótesis

La hipótesis de partida es que *A. pinsapo* y *C. atlantica* han compartido gran parte de su historia biogeográfica en el Mediterráneo Occidental: Durante el Cuaternario, ambas se expandieron y alcanzaron su mayor distribución durante los períodos glaciales y sufrieron regresiones durante los períodos interglaciares. Durante el Óptimo Climático del Holoceno (HCO), ambas especies ascendieron en altitud hacia las cumbres montañosas, que actuaron como refugio. *Cedrus* pudo desaparecer de la península ibérica a lo largo del Holoceno, aunque no por causas climáticas. La viabilidad de las poblaciones de ambas especies puede verse comprometida en el futuro ante el cambio climático.

Las hipótesis se explicitan en los siguientes puntos:

1. El hábitat de *Abies pinsapo* ocupa, en el presente, las áreas montañosas de la cordillera Bética, Rif y Atlas Telliano, con precipitaciones anuales que superan los 1500 mm y balance hídrico anual positivo.
2. El hábitat de *Cedrus atlantica* ocupa, en el presente, las áreas montañosas de la cordillera Bética, Rif, Medio y Alto Atlas, Atlas Telliano, donde las temperaturas mínimas del invierno son inferiores a -1 °C.
3. El hábitat de *A. pinsapo* y *C. atlantica* durante el Último Máximo Glacial (LGM) se extendía hacia la base de los sistemas montañosos idóneos en el presente, logrando la conectividad entre los mismos, y alcanzando una mayor extensión con respecto a la actualidad.
4. Durante el HCO, el hábitat de *A. pinsapo* y *C. atlantica* se vio relegado a las altas cumbres de los sistemas montañosos, que supondrían un refugio ante las condiciones climáticas generales, adversas, de mayor temperatura y aridez; determinando el aislamiento de las poblaciones.
5. El hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual, peligrando la supervivencia de algunas o todas las poblaciones actuales.

6. El hábitat de *C. atlantica* se extendía durante el pasado reciente (HCO) por la cordillera Bética, compartiendo el espacio con el de otras especies mejor implantadas en la región.
7. Los linajes europeos y africanos de *A. pinsapo* han conservado un nicho común a pesar de estar aislados geográficamente desde mediados del Mioceno (15 Ma). En caso contrario, cada linaje ha ocupado nichos diferentes a ambos lados del Mediterráneo.
8. El nicho realizado de *A. pinsapo* difiere del nicho reproductivo. Ambos están desplazados entre sí, expresando un área de persistencia y otra de migración, con un frente de avance y otro de retracción.

2.5. Objetivos

El objetivo general de la tesis es proponer la distribución cuaternaria de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental, identificar los factores que la han determinado, y pronosticar la viabilidad de sus poblaciones en el futuro.

Se persiguen los siguientes objetivos específicos:

1. Identificar la distribución del hábitat potencial de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental a partir de las proyecciones de los Modelos de Distribución de Especies (SDM), en los siguientes momentos temporales:
 - 1.1. Presente
 - 1.2. Pasado: Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka) y Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka).
 - 1.3. Futuro: 2050 AD y 2070 AD.
2. Analizar la superposición del hábitat de *C. atlantica* y *Pinus nigra* en el Mediterráneo Occidental.
 - 2.1. Identificar las áreas de superposición geográfica de los hábitats de ambas especies en el presente, y en dos momentos del pasado (LGM y HCO), a partir de las proyecciones de los SDM.

- 2.2. Analizar la superposición del nicho de ambas especies en el espacio ecológico bidimensional.
3. Evaluar el grado de semejanza del nicho de los linajes europeo y africano de *A. pinsapo* complex mediante el análisis de la superposición del nicho en el Arco Bético-Rifeño.
 - 3.1. Identificar las áreas de superposición geográfica de los hábitats de ambos *A. pinsapo* y *Abies marocana*, a partir de las proyecciones de los SDM.
 - 3.2. Analizar la superposición del nicho de ambas taxa en el espacio ecológico bidimensional.
4. Revelar las diferencias en la distribución del hábitat potencial entre los nichos realizado y reproductivo de *A. pinsapo* en la Serranía de Ronda, a partir de los SDM de dos clases de edad en las poblaciones actuales. Identificar posibles frentes de avance y retracción.

2.6. Organización de la memoria de tesis

La memoria de la tesis se ha organizado en los siguientes capítulos:

Capítulo 1. Introducción. El trabajo se enmarca en la historia geológica, climática y paleobiogeográfica del Mediterráneo y sus repercusiones sobre la biodiversidad que alberga en la actualidad. Además, se revisan desde el punto de vista filogenético y paleobiogeográfico las especies estudiadas, su distribución y el estado de las poblaciones actuales que justifican el grado de amenaza.

Capítulo 2. Objetivos. En este capítulo se expone la justificación y el alcance de los trabajos, se emiten las hipótesis y se plantean los objetivos perseguidos.

Capítulo 3. Metodología general. En este capítulo se describen los procedimientos seguidos para alcanzar los diferentes objetivos planteados. Se señalan los límites de las áreas estudiadas, las muestras y variables implicadas, métodos de análisis y algoritmos empleados; así como los test y diferentes métodos de evaluación utilizados.

Capítulo 4 Distribución de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el pasado.

Gracias a los algoritmos empleados, se calcula la distribución del hábitat de las especies en el presente, y se conjetura la que pudieron tener en el LGM y en el HCO. Éstas se contrastan con la distribución de las evidencias del registro fósil.

Capítulo 5 Distribución de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el futuro.

Los modelos de distribución de especies permiten inferir la tendencia del hábitat de las especies mediante el empleo de las proyecciones climáticas futuras.

Capítulo 6 Interacción biológica de *Cedrus atlantica* en el pasado. En este capítulo se evalúa la superposición del nicho de *C. atlantica* con el de *Pinus nigra*, especie con la que pudo competir por el espacio en el sur de la península ibérica durante el Cuaternario.

Capítulo 7 Divergencia ecológica entre los linajes de *Abies pinsapo*. Se comparan los nichos de las poblaciones europeas y africanas de *A. pinsapo*, y la implicación en la evolución de los mismos tras el período de segregación geográfica de sus poblaciones.

Capítulo 8 Desplazamiento altitudinal de *Abies pinsapo* en la Bética. En este capítulo se analizan las diferencias entre el nicho realizado y el nicho reproductivo de *A. pinsapo*, su posible desplazamiento altitudinal y se identifican los posibles frentes de avance y retracción de las poblaciones.

Capítulo 9 Discusión general. Se analizan los resultados obtenidos en los distintos capítulos, y sus implicaciones biogeográficas y metodológicas y, a la luz del estado de las poblaciones, se proponen recomendaciones en materia de conservación.

Capítulo 10 Conclusiones. Se expone la veracidad de las diferentes hipótesis planteadas.

Capítulo 3. Metodología

3.1. Diseño metodológico

En este capítulo se expone una recopilación del material y métodos expuestos con mayor detalle en cada uno de los capítulos temáticos. En primer lugar, se reseña la metodología seguida en cada capítulo para cumplir con los objetivos específicos, y los antecedentes de trabajos previos sobre la temática. Seguidamente, se justifican los distintos contextos geográficos considerados. Posteriormente, se exponen las variables empleadas, diferenciadas por contexto geográfico y objetivo a cumplir. De igual modo, se enumeran los conjuntos de observaciones de presencia de las especies objeto de estudio y los criterios con que se han ordenado en los distintos análisis. Después se detallan los análisis empleados: Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*) y Análisis de Superposición de Nicho, y su aplicación en la consecución de los objetivos. El capítulo finaliza con una tabla sintética orientativa del contenido metodológico de los capítulos temáticos (Figura 3.19).

Distribución de Abies pinsapo y Cedrus atlantica en el pasado

Gracias a los SDM se puede proyectar el nicho de las especies a diferentes escenarios geográficos o temporales a partir del conocimiento de las condiciones ecológicas que condicionan su distribución actual. En este capítulo se proyecta la distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo Occidental en el presente y a dos momentos del pasado: Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka) y Óptimo Climático del Holoceno

(HCO, 6 ka). Los modelos se llevan a cabo con MAXENT a partir de variables climáticas como predictores (tres en el caso de *Abies* y cuatro en el de *Cedrus*), y observaciones personales verificadas en campo (península ibérica y Marruecos) o por fotointerpretación (Argelia), para su calibración. En la validación de los modelos se emplean los registros de polen fósil de ambas especies.

Distribución de Abies pinsapo y Cedrus atlantica en el futuro

Con objeto de comprobar la viabilidad de las poblaciones de *A. pinsapo* y *C. atlantica* ante el previsible cambio del clima, se proyecta el hábitat potencial en dos momentos futuros (2050 y 2070) en el Mediterráneo Occidental. En este capítulo se emplean los modelos calibrados con MAXENT del capítulo anterior, mientras que en las proyecciones al futuro se emplean estimaciones futuras de las mismas variables predictoras.

Interacción biológica de Cedrus atlantica en el pasado

Para evaluar la posible interacción en el pasado de *C. atlantica* con una especie considerada afín como *Pinus nigra*, se examina la superposición geográfica de sus hábitats así como la superposición de sus nichos en el espacio ecológico bidimensional. En la superposición geográfica empleamos los SDM generados por MAXENT para las proyecciones en el Mediterráneo Occidental durante el pasado (LGM y HCO) a partir de las cuatro variables seleccionadas para *Cedrus* en los capítulos previos y el conjunto de observaciones propias (*Cedrus*) o de bases de datos (*Pinus*). Los modelos se validan mediante un contraste frente a una distribución nula de modelos. La superposición de nichos en el espacio ecológico bidimensional, determinado por un Análisis de Componentes Principales (PCA), permite evaluar la equivalencia y similitud de las especies.

Divergencia ecológica entre los linajes de Abies pinsapo

En este capítulo se analiza la divergencia de nicho de los linajes europeos y africanos de *A. pinsapo* a partir de la superposición geográfica de sus hábitats en el Arco de Gibraltar, y de la superposición de los nichos en el espacio ecológico bidimensional determinado por un PCA. Los resultados de los

análisis inter-continentales (entre linajes europeo y africano) se comparan con los análisis intra-continentales en Europa (Grazalema-Sierra de las Nieves). Los SDM se llevan a cabo con MAXENT y BIOCLIM empleando como predictores tres variables climáticas y dos topográficas; y como observaciones de presencia, las verificadas en campo. A partir de la superposición de nicho en el espacio ecológico bidimensional se determina la equivalencia y similitud de los nichos entre linajes (inter- e intra-continental).

Desplazamiento altitudinal de Abies pinsapo en la Bética

La dinámica interna de las poblaciones de *A. pinsapo* en la Serranía de Ronda es evaluada mediante la comparación en el espacio de los SDM de dos clases de edad (maduros y brinzales). Las proyecciones se llevaron a cabo con los modelos generados por MAXENT y BIOCLIM a partir de las observaciones de presencia verificadas en campo, tomando como predictores tres variables climáticas. En el capítulo se asume que la distribución de la clase de edad 'maduros' responde a condiciones climáticas óptimas para la implantación de la especie en el pasado (nicho realizado), y que la distribución de la clase de edad 'brinzales' responde a las condiciones climáticas óptimas para su implantación en el presente (nicho reproductivo). La distribución altitudinal de ambas clases de edad permite observar el desplazamiento relativo en altitud y cuantificarlo tanto en el límite inferior (límite de retracción) como en el límite superior (frente de avance). En este proceso se identifican áreas donde domina la persistencia frente a aquellas donde domina la migración.

3.2. Modelos de distribución de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*: Antecedentes.

Los modelos de distribución de especies (SDM) han sido utilizados previamente en la predicción de *A. pinsapo* y *C. atlantica* con diversos objetivos. La primera aproximación para determinar el hábitat potencial de *A. pinsapo* por medios numéricos se lleva a cabo con el programa MARS (*Multivariate Adaptive Regression Splines*) (Navarro Cerrillo et al., 2006). En él se consideran la altitud, pendiente, insolación potencial y el CTI (*Compound Topographic Index*, índice de humedad topográfica) como variables

predictoras, para proyectar la idoneidad en tres ámbitos geográficos envolventes a cada una de las poblaciones actuales. Con posterioridad, y con idéntico objetivo, se modeliza el área potencial a partir de variables climáticas y topográficas mediante un análisis multicriterio en el que las decisiones de naturaleza booleana son matizadas probabilísticamente mediante lógica difusa (Bonis Martín, 2011). Más tarde se empleó un análisis de regresión logística binaria para obtener los mapas de distribución potencial para el conjunto de la cordillera Bética a resolución (250 m) a partir de nueve variables predictoras (López-Tirado & Hidalgo, 2014). A una resolución mayor (100 m) se propuso una predicción para la Serranía Rondeña a partir del ensamblaje de tres combinaciones de entre 10 modelos (presencia, presencia/ausencia, presencia/*background*) elaborados con tres variables predictoras relacionadas con temperatura, precipitaciones e insolación (Gutiérrez Hernández et al., 2017).

Los SDM se han empleado en proyecciones a distintos escenarios temporales bajo condiciones climáticas diferentes a las actuales. Así, se ha proyectado la distribución potencial de *A. alba* y *A. pinsapo* hacia el Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka) y el Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka) con objeto de relacionar las localidades de hallazgos de polen fósil en la península ibérica con su posible procedencia (Alba-Sánchez et al., 2010). En este trabajo se empleó MAXENT con nueve variables predictoras (según dos modelos de circulación global, GCM). También se ha realizado la predicción hacia el futuro 2050, 2075 y 2100) a partir del ensamblaje de dos modelos (MAXENT y RANDOM FOREST) elaborados a partir de cinco variables predictoras a resolución 100 m de la Serranía de Ronda (Gutiérrez Hernández, 2018); o el de alta resolución elaborado a partir de seis variables con RANDOM FOREST para tres períodos temporales de la Sierra de las Nieves a resolución de 20 m (Navarro Cerrillo et al., 2020).

Las primeras predicciones de la distribución potencial de *C. atlantica* fueron realizadas con CARAIB, que simula la asimilación de carbono en la biosfera y genera una salida de producción primaria. Las proyecciones, para todo el norte de África a una resolución de 10' x 10', se realizaron para el presente y para 2100 con objeto de evaluar la viabilidad de permanencia de la especie en la

actualidad y para identificar posibles localizaciones en caso de una eventual translocación en el futuro. (Cheddadi et al., 2009). Recientemente, con la misma técnica se identifican posibles microrefugios en el Rif occidental con mayor resolución (30 arcsec) (Cheddadi et al., 2017). También de ámbito regional, pero referidos al Atlas Telliano, se han elaborado modelos de predicción hacia dos momentos del futuro (2050 y 2070) con MAXENT a resolución de 1 km x 1 km a partir de 32 variables (topográficas, climática y edáficas) (Arar et al., 2020, 2019) Nuevos modelos se han proyectado cubriendo el área de Marruecos con una resolución de 30 arcsec con MAXENT para el presente, pasado (HCO, 6 ka) y futuro (2050 y 2070) (Moukrim et al., 2020). Hasta el momento, sólo un trabajo recoge todo el área de distribución *C. atlantica*, en el norte de África, y consiste en un modelo de consenso ponderando los resultados de siete algoritmos, calibrado a partir de 24 variables predictoras a 30 arsec de resolución y un trabajo previo de reconocimiento de la presencia de la especie por fotointerpretación. En él se proyecta la distribución potencial presente, dos momentos del pasado (LGM, 21 ka y HCO, 6 ka) y dos momentos de futuro (2050 y 2070) (Bouahmed et al., 2019).

Ninguna de las predicciones anteriores se encuentra disponible para la comunidad en formato digital tipo raster a la escala de trabajo.

3.3. Área de estudio

El ámbito general del estudio se encuadra en el Mediterráneo Occidental, si bien la temática de los distintos capítulos exigió tratarlos con distinta extensión y resolución. Los tres ámbitos de trabajo son los siguientes:

Mediterráneo Occidental

El Mediterráneo Occidental es el ámbito de trabajo cuando los objetivos planteados se han referido a la dinámica biogeográfica de las especies objeto de estudio (*A. pinsapo* y *C. atlantica*) y, de forma específica, a su distribución potencial desde la última glaciación (Würm, 21 ka) hasta la actualidad. La viabilidad de las poblaciones en el futuro también se ha analizado en la misma

área. El Mediterráneo Occidental también es el ámbito en el que se ha estudiado la interacción biológica de *C. atlantica* con *P. nigra*.

Abarca, por tanto, las penínsulas ibérica e itálica, Alpes Occidentales y Dináricos, en Europa; la cordillera del Atlas y Rif, en África; y las islas Baleares, Córcega, Cerdeña y Sicilia. A efectos de los diferentes análisis, el área de estudio viene definida por las coordenadas geográficas lat.: 29°N-46° N; lon.: 12°W-19° E (Figura 3.1).

Arco de Gibraltar

Los vínculos ecológicos entre los distintos linajes de *A. pinsapo* han sido abordados a partir de las poblaciones actuales en el ámbito del Arco de Gibraltar, que comprende los sistemas montañosos a ambos lados del Mediterráneo: cordillera Bética, en el sur de península ibérica, y el Rif, en el norte de Marruecos (Figura 3.2). Los análisis geográficos se limitaron a una región entre las coordenadas 37.9° N-34.2° N de latitud, y 3.0° W-6.0° W de longitud.

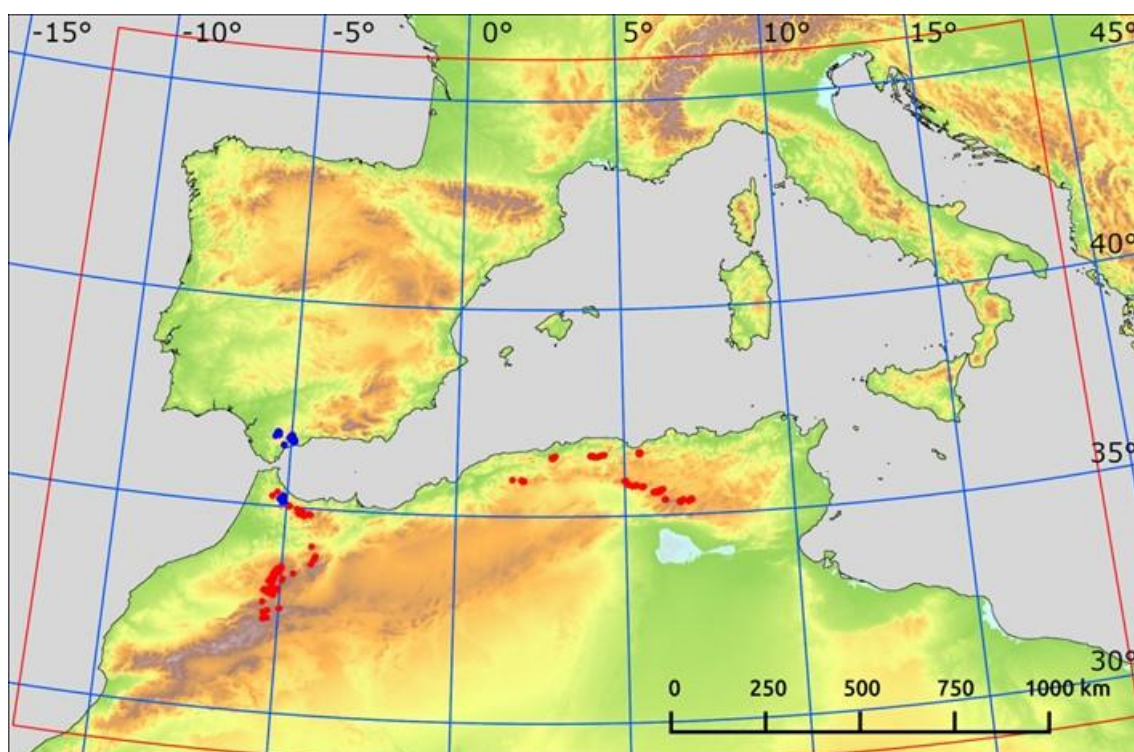


Figura 3.1 Área de estudio en el Mediterráneo Occidental (enmarcada en rojo) en el que se muestra la distribución de las observaciones (*n*) de *Abies pinsapo* (azul, *n* = 108) y *Cedrus atlantica* (rojo, *n* = 211).

Aunque la literatura reconoce tres localidades principales para *A. pinsapo* en la península ibérica, todas ellas localizadas en la cordillera Bética (Grazalema, Sierra de las Nieves, y sierra Bermeja), en los análisis incluimos la última en Sierra de las Nieves por su reducido tamaño a la resolución de trabajo (Sierra de las Nieves y Bermeja mantienen una relativa continuidad entre ellas, y ambas separadas de Grazalema por el río Guadiaro). Del mismo modo, fusionamos las dos poblaciones habitualmente referidas al Rif (Talassemtane y Tassaot) en una, debido a que el escaso tamaño de la última impide ser incluida en los análisis a la resolución de trabajo.

En los análisis de superposición de nicho, consideramos el marco ambiental de cada población de *Abies*. Éste fue limitado al mínimo rectángulo envolvente de cada una de las tres poblaciones (Grazalema, Sierra de las Nieves y Rif, Figura 3.2).

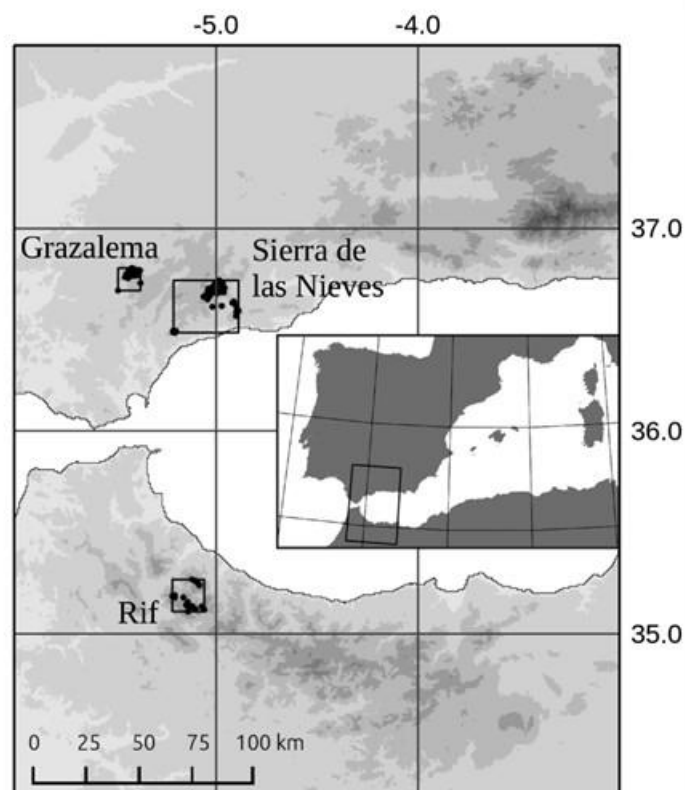


Figura 3.2 Área de estudio que abarca el Arco de Gibraltar, Mediterráneo Occidental. *Abies pinsapo* habita la Bética en la península ibérica (las observaciones de presencia se han agrupado en dos grupos: Grazalema, $n = 28$, y Sierra de las Nieves, $n = 62$), y el Rif en Marruecos, $n = 18$ (observaciones agrupadas en un único conjunto). Los marcos que rodean cada uno de los conjuntos de observaciones fueron empleados para definir el espacio ambiental bidimensional en los análisis de superposición de nicho.

Serranía de Ronda

Las relaciones entre clases de edad de *A. pinsapo* se centraron en las poblaciones europeas y, por tanto, en su área de distribución actual en la Serranía de Ronda, sur de la península ibérica (Figura 3.3). Con la revisión de las referencias sobre la distribución de *A. pinsapo* se constató que el ámbito de trabajo del 'Plan de Recuperación de *Abies pinsapo*' (Junta de Andalucía/CMA, 2011) es una síntesis que permite enmarcar nuestro estudio, aproximadamente entre las coordenadas geográficas: latitud: 35°40' N - 37°30' N y longitud: 4°10' W - 6°25' W. A efectos de los análisis y proyección de resultados, el área de trabajo se ha realizado con coordenadas UTM referidas al huso 30, datum ETRS89; y cuyos límites son X: 195000 - 395000, e Y: 3950000 - 4150000 (Figura 3.3).

En la actualidad se distribuye de forma disyunta en tres poblaciones principales (Sierra de las Nieves, sierra de Grazalema y sierra Bermeja). El carácter endémico de la especie permite estudiar en su conjunto la dinámica biogeográfica de sus poblaciones y las tendencias relativas entre sus diferentes clases de edad.

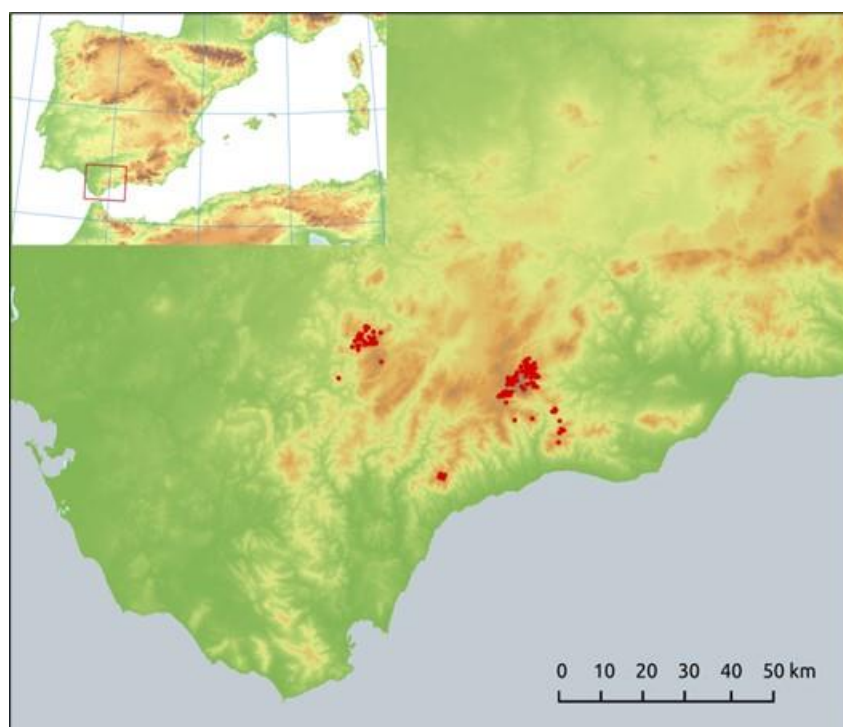


Figura 3.3 Área de estudio: Serranía de Ronda, cordillera Bética. La presencia de *Abies pinsapo* ($n = 141$), verificada en campo, se representa mediante puntos con los que se calibran los modelos de distribución de la especie.

3.4. Variables ambientales predictoras del nicho

Con carácter general hemos identificado el nicho con su acepción de 'nicho fundamental', empleado únicamente variables ambientales abióticas con objeto de evitar sobreajustes, así como de no incluir en los análisis posibles fuentes de error de difícil control como limitaciones impuestas por diferentes factores bióticos, entre los que se incluiría la actividad humana (Merow et al., 2014).

Como ya se ha referido, el objetivo a nivel regional (Mediterráneo Occidental) persigue comparar las variaciones espaciales de la distribución del hábitat en diferentes escenarios temporales, basadas en la evolución del clima. Por esta razón, para generar los SDM en este ámbito se han empleado exclusivamente predictores climáticos, que siempre han incluido variables relacionadas con temperatura y precipitaciones.

Los análisis llevados a cabo en el Arco de Gibraltar (Bética y Rif) requerían cierto grado de exactitud que las capas climáticas disponibles no son capaces de aportar por sí solas a la resolución de trabajo. En este caso, los SDM fueron calibrados, además de con las variables climáticas, con variables topográficas derivadas de un modelo digital de elevaciones (DEM, *Digital Elevation Model*).

La disponibilidad de capas climáticas de alta resolución a escala local en el ámbito de la Serranía de Ronda permitió la selección de tres variables climáticas, relacionadas con temperatura y precipitación.

Todas las variables ambientales empleadas han sido representadas como gráficos que constan en el apéndice de los diferentes capítulos.

Mediterráneo Occidental

Las variables climáticas empleadas en la modelización de distribución de especies en el ámbito del Mediterráneo Occidental han sido obtenidas del portal WorldClim - *Global Climate Data* (www.worldclim.com). La versión 1.4 de WorldClim ofrece datos climáticos promediados del período 1960-1990. Empleamos esta versión del portal, debido a que en la fecha de los análisis (2017) era la única que proporcionaba datos climáticos del pasado y del futuro. Se trata de valores mensuales de temperatura y precipitación, así como una serie de variables bioclimáticas (bio1 a bio19) derivadas de las anteriores.

Los datos de pasado que ofrece WorldClim son el resultado de *downscaling* (regionalización) y posterior calibrado (Hijmans et al., 2005), a partir de los Modelos de Circulación General (*General Circulation Model*, GCM) del CMIP5 (Proyecto de Intercomparación de Modelos Acoplados, Fase 5) (IPCC, 2014), tomando como *baseline* (datos de partida) los de presente de WorldClim 1.4 (promedio del período 1960-1990). Los GCM son un tipo de modelo matemático de la circulación general del océano o de la atmósfera para simular el clima a escala global. Se utilizan en predicción meteorológica y pronóstico del cambio climático.

El portal WorldClim dispone de datos para el Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka) y para el Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka). Aunque también ofrece los datos reescalados del Último Interglacial (120-140 ka), decidimos descartarlo de los análisis: la ausencia de registro de polen fósil suficiente de las especies estudiadas nos impide contrastar las proyecciones de los SDM a dicho período. Entre las capas disponibles, se opta por las capas de resolución 30 arcosegundos para los escenarios temporales de presente y del HCO, y de resolución 2.5 minutos de arco para el LGM.

Optamos por el empleo de dos de los GCM disponibles, CCSM4 y MIROC-ESM, por ser los dos únicos que abarcan los períodos considerados (LGM y HCO) (Tabla 3.1), asumiendo las discrepancias que mantienen en sus predicciones y sus posibles limitaciones predictivas (Varela et al., 2015).

Tabla 3.1 Proyecciones climáticas de presente y pasado empleadas en el calibrado de los modelos.

Proyecciones temporales	GCM
Serie histórica (1960-1990)	Hijmans et al. (2005)
HCO (6 ka BP)	CCSM4
	MIROC-ESM
LGM (21 ka BP)	CCSM4
	MIROC-ESM

Los datos de futuro que ofrece WorldClim son proyecciones para las cuatro trayectorias representativas de la concentración de gases de efecto invernadero (*Representative Concentration Pathways*, RCP) dependiendo de la

emisión generada en los próximos años, y que determinarán cuatro situaciones climáticas diferentes. Son denominadas RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 y RCP 8.5, en función de los valores del “forzamiento radiativo” (en $W \cdot m^{-2}$) del año 2100 con respecto a los valores preindustriales (1750) (Figura 3.4). Están obtenidas a partir de los GCM del CMIP5 (IPCC, 2014), y tratadas mediante *downscaling* y posterior calibrado (Hijmans et al., 2005). Se toman como *baseline* los datos de presente de WorldClim 1.4 (promedio del período 1960-1990).

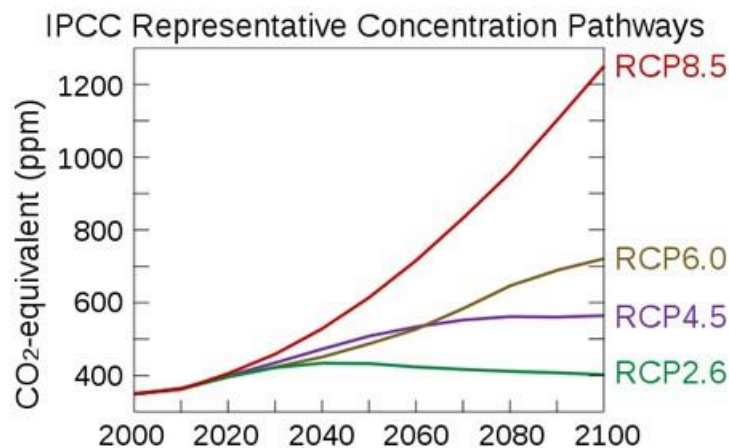


Figura 3.4 Trayectorias representativas de la concentración de gases con efecto invernadero, del 5 Informe de Evaluación del Panel Internacional sobre Cambio Climático. Fuente: Efbrazil, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons.

Para mantener la coherencia en la dinámica entre los distintos períodos temporales, los GCM seleccionados fueron CCSM4 y MIROC-ESM, al igual que en las proyecciones del pasado. Decidimos excluir la proyección RCP 4.5 por su similitud a RCP 6.0 en los años 2050 y 2070 (Figura 3.4, Tabla 3.2). Entre las capas digitales disponibles, optamos por aquellas con resolución de 30 arcosegundos.

Con carácter preliminar, se llevó a cabo la prospección de las variables que mejor ajuste proporcionaban en los modelos predictivos entre las 19 variables bioclimáticas de WorldClim 1.4. Se identificaron los pares de variables correlacionadas con valores superiores a 0.7 (Pearson) con objeto de evitar su concurrencia como predictores. Una vez calibrado el modelo con las 19 variables bioclimáticas para el presente (serie 1960-1990), se seleccionaron (alternativamente) aquellas variables que mayor porcentaje de contribución e

importancia de permutación presentaron al ajuste del modelo (Phillips, 2010), descartando en cada elección, el resto de las variables altamente correlacionadas.

Tabla 3.2 Proyecciones climáticas de futuro empleadas como predictores en el calibrado de los modelos.

Especies	Proyección	GCM	RCP
<i>Abies pinsapo/Cedrus atlantica</i>	2050	CCSM4	RCP26
			RCP60
			RCP85
		MIROC-ESM	RCP26
			RCP60
			RCP85
	2070	CCSM4	RCP26
			RCP60
			RCP85
		MIROC-ESM	RCP26
			RCP60
			RCP85

Con estos criterios, se seleccionaron tres variables para elaborar los modelos de distribución en *Abies*, y cuatro para el caso de *Cedrus*. En el capítulo de interacción biológica de *C. atlantica* con *Pinus nigra*, se modeliza la distribución del hábitat de esta última especie, y el espacio ambiental bidimensional común, con las mismas variables que para *Cedrus*:

- *Abies pinsapo*:
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8)
 - Precipitación del trimestre más seco (bio17)
 - Precipitación del trimestre más frío (bio19)
- *Cedrus atlantica* (y *Pinus nigra*):
 - Temperatura mínima del mes más frío (bio6)
 - Amplitud térmica anual (bio7)
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8)
 - Precipitación del mes más seco (bio14)

Arco de Gibraltar

En esta área, que engloba la cordillera Bética y el Rif, definimos el nicho de *A. pinsapo* a partir de cinco variables predictoras, tres climáticas y dos topográficas, a una resolución de trabajo de 30 arcosegundos, seleccionadas a partir del conocimiento previo de los requerimientos ambientales de la especie (Arista et al., 1997, 2011; Linares & Carreira, 2006; Quézel, 1985; Valladares, 2009). Las capas de las variables climáticas fueron obtenidas o derivadas de la base de datos de WorldClim 1.4 (<http://www.worldclim.org>), mientras que las variables topográficas se calcularon a partir del modelo digital de elevaciones (DEM) de FAO (<http://www.fao.org/soils-portal/>):

- Suma térmica durante el período de actividad vegetal (*Growing Degree-Days, GDD*)
- Precipitación anual (*Annual Precipitation, AP*)
- Precipitación del trimestre más cálido (*Warmest Quarter Precipitation, WQP*)
- Pendiente (*Slope, SLP*)
- Orientación norte (*North-facingness, NOR*)

La suma térmica durante el período de actividad vegetal (*GDD*, °C·día) es un indicador de la entrada de energía en el sistema y, de forma indirecta, de la producción primaria. La precipitación anual (*AP*, mm) está relacionada con la disponibilidad hídrica. La precipitación del trimestre más cálido (*WQP*, mm) es un factor limitante en el árido verano mediterráneo. La pendiente (*SLP*, %) tiene un efecto directo sobre la escorrentía y la capacidad de retención de agua del suelo. La orientación norte (*NOR*, -100 - 100) modifica el efecto de la evapotranspiración en exposiciones umbrías. Las variables mostraron baja correlación entre sí, a excepción de *GDD* y *WQP* (Pearson = -0.799); sin embargo, optamos por no excluir ninguna de ellas en los análisis, debido al sentido biológico que muestran ambas como predictores para especies de alta montaña en un entorno regional de clima mediterráneo. En un ensayo preliminar incluimos el *pH* de la capa superficial del suelo entre las variables abióticas, pero finalmente decidimos su exclusión debido a su débil poder de predicción para *A. pinsapo*.

Serranía de Ronda

Como predictores se han seleccionado las tres variables climáticas empleadas en el Arco de Gibraltar, y que definen el hábitat de *A. pinsapo*. En este caso, las variables se han calculado a partir de los valores mensuales disponibles en la Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM, 2012) a una resolución de 100 m.

- Suma térmica durante el período de actividad vegetal (*Growing Degree-Days, GDD*)
- Precipitación anual (*Annual Precipitation, AP*)
- Precipitación del trimestre más cálido (*Warmest Quarter Precipitation, WQP*)

La correlación para cada par de variables, con esta fuente de datos y resolución, siempre ha sido inferior a 0.7.

3.5. Observaciones de presencia

La calibración de los SDM y su posterior evaluación requiere un conjunto de registros de presencia de cada una de las especies implicadas. El número y la calidad de las observaciones pueden determinar la calidad de los modelos (Elith & Franklin, 2013; Guisan & Zimmermann, 2000; Merow et al., 2013; van Proosdij et al., 2016). La información sobre la distribución de las especies fue recabada principalmente de las siguientes fuentes sintéticas: (André et al., 1957; GBIF.org, 2012; Junta de Andalucía/CMA, 2010, 2011; M'Hirit & Benzyane, 2006; Navarro Cerrillo et al., 2006; Quézel, 1998; Terrab et al., 2006, 2007, 2008; Valladares, 2009). Tras la interpretación, refinado y corrección de los registros de presencia, las observaciones fueron verificadas en campañas de campo durante los años 2012 a 2014. En estas se tomaron muestras de las principales masas, con recorridos a diferente altitud, orientación y pendiente, así como de los rodales y ejemplares aislados separados geográficamente de los principales núcleos con objeto de que aportaran valor bioclimático a la caracterización del nicho de las especies. Durante la toma de muestras en campo se recabaron datos generales sobre la estructura en clases de edad de la población muestreada y la composición de

la comunidad. Los datos se implementaron en una base de datos de observaciones actuales. La base datos de campo sumó un total de 290 registros a partir de los cuales se generaron diversas consultas en forma de tablas de presencia aptas para su empleo en los diferentes análisis, de los que se excluyeron todas aquellas de origen artificial (Figura 3.5).

Las poblaciones de *C. atlantica* de Argelia fueron reconocidas mediante fotointerpretación a partir de las citas previas, verificando exclusivamente la presencia de individuos adultos. En el capítulo de interacción biológica entre *C. atlantica* y *P. nigra*, los datos de presencia de esta especie fueron obtenidos de la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, www.gbif.net). El sesgo geográfico en el número los registros requirió un filtrado de los duplicados, tras lo cual se llevó a cabo una selección al azar de 250 localidades.

En cada análisis se eliminaron los registros duplicados a la resolución de trabajo. Los datos empleados para cada análisis constan en los apéndices respectivos de cada capítulo.

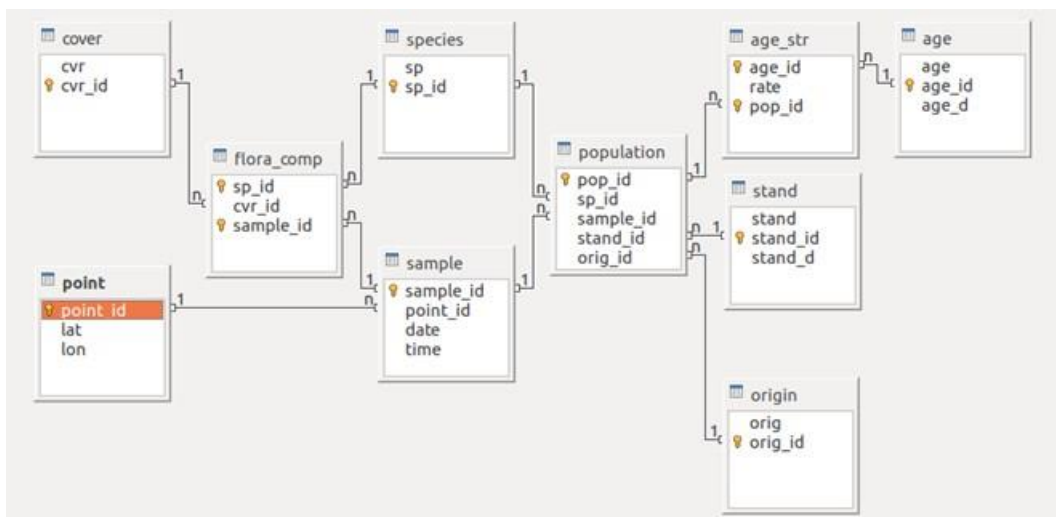


Figura 3.5 Esquema entidad-relación de la base de datos de observaciones de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*. Las muestras están definidas por su localización y momento de la toma. La población se caracteriza según su naturalidad, tamaño y estructura en clases de edad; y la comunidad, mediante la composición en especies y cobertura.

Mediterráneo Occidental

Tras la eliminación de los registros duplicados a la resolución de trabajo (30 arcos segundos), se emplearon para *A. pinsapo* un total de $n = 108$ presencias, y en el caso de *C. atlantica*, $n = 211$, que fueron empleadas en la calibración y evaluación de los modelos. Las observaciones de *P. nigra* empleadas en los análisis fueron $n = 231$.

Arco de Gibraltar

En este ámbito, los análisis tenían por objetivo revelar las posibles diferencias de nicho entre los linajes a ambos lados del Mediterráneo (análisis intercontinentales) y compararlas con las diferencias de nicho de linajes, también aislados entre sí, pero del mismo continente (análisis intracontinentales). Con este motivo, tras la eliminación de los registros duplicados a la resolución de trabajo, las 108 observaciones de *A. pinsapo* se organizaron en dos grupos continentales: Bética ($n = 90$) y Rif ($n = 18$). Para realizar los análisis intracontinentales, se dividió el conjunto 'Bética' en dos subconjuntos europeos: Grazalema ($n = 28$) y Sierra de las Nieves ($n = 62$). Debido al limitado tamaño de la muestra, no fue posible subdividir el linaje africano en conjuntos intracontinentales.

Serranía de Ronda

Los análisis llevados en este ámbito tuvieron como objetivo detectar posibles diferencias entre el nicho realizado y el nicho reproductivo de *A. pinsapo* en la Serranía de Ronda. Durante la campaña de campo, se verificaron un total de 141 puntos de muestreo de origen natural en cada uno de los cuales se registraron las clases de edad presentes (Brinzal, Juvenil y Maduro). En los análisis se establecieron tres conjuntos de clase de edad de los ejemplares de *A. pinsapo*, atendiendo a su tamaño:

- 'Brinzal' (*sapling*): aquellos registros con presencia de individuos cuya altura no supera los 40 cm; $n = 41$.
- 'Maduro' (*mature*): aquellos registros con presencia de individuos cuyo diámetro a 130 cm del suelo (dbh) supera los 20 cm; $n = 134$.

- ‘Total’ (*whole*): incluye todos los registros muestreados de origen natural, con independencia de las clases de edad incluidas; $n = 141$.

La clase de edad ‘Juvenil’ (con altura superior a 40 cm y dbh < 20 cm) no fue incluida en los análisis de forma independiente, aunque formó parte de la clase ‘Total’ (*whole*) junto con el resto de clases de edad.

3.6. Modelos de Distribución de Especies

Los modelos son representaciones simplificadas de la realidad con objeto de reducir su complejidad y facilitar su comprensión. De forma general, los Modelos de Distribución de Especies (SDM) son una representación del modo en que los organismos vivos se relacionan con el medio que habitan, mediante la expresión geográfica de la idoneidad para la existencia de las especies. Conceptualmente, la técnica combina la tradición del estudio de los patrones de distribución biológica en gradientes ambientales mediante análisis numéricos, con el desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica (GIS) y las bases de datos de variables ambientales georreferenciadas (Guisan & Zimmermann, 2000; Mateo et al., 2011).

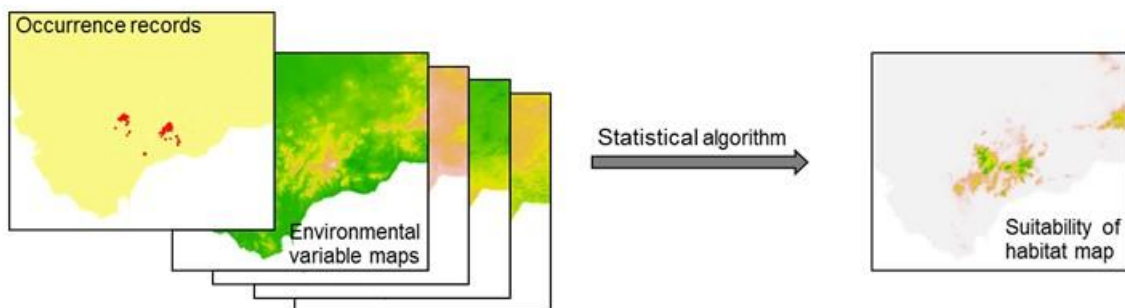


Figura 3.6 Los Modelos de Distribución de Especies relacionan las variables ambientales (predictores) asociadas a las presencias de una especie con la idoneidad del hábitat (variable continua entre 0 y 1) en un espacio geográfico.

Formalmente, los SDM relacionan un conjunto de variables ambientales que conforman el nicho de una especie (variables independientes) con la idoneidad de un espacio geográfico (variable dependiente, continua, comprendida entre 0 y 1). Operativamente, el calibrado del modelo se lleva a cabo a partir de la información ambiental asociada a la posición espacial de la presencia de la especie. Son necesarias, por tanto, un conjunto de observaciones donde la especie está presente y una serie de capas geográficas de carácter digital con

la información de las variables que definen el nicho y que actuarán, por tanto, como predictores del mismo (Elith & Franklin, 2013; Elith & Leathwick, 2009; Guisan & Zimmermann, 2000; Mateo et al., 2011).

Los SDM constituyen una herramienta muy eficaz para identificar las condiciones ambientales en las que habita una especie, para proyectar la distribución de dichas condiciones en una superficie geográfica, así como para emitir hipótesis acerca de la distribución del hábitat de la especie en otros contextos geográficos o temporales (Elith & Franklin, 2013; Elith & Leathwick, 2009). Esta utilidad nos permite el empleo de los SDM para la proyección del nicho de las especies hacia dos escenarios pasados (LGM y HCO) y otros dos futuros (2050 y 2070).

3.6.1. Calibrado, validación y proyección de los modelos.

Calibrado de los modelos

Para modelar la distribución de cada población, se emplearon dos algoritmos diferentes y ampliamente usados: BIOCLIM (Nix, 1986) and MAXENT (Phillips et al., 2006), implementados en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014).

BIOCLIM es un algoritmo llamado 'de envueltas' que define el nicho de la especie por el espacio entre los límites ambientales de cada una de las variables entre los que la especie habita. Opera solamente con observaciones de presencia y, para evitar el efecto de los valores atípicos extremos, descarta un porcentaje determinado (Booth et al., 2014; Nix, 1986).

MAXENT es un algoritmo llamado 'de máxima entropía' dentro del grupo de aprendizaje automático (*machine-learning*). Frecuentemente ha sido encuadrado entre los modelos que únicamente requieren datos de presencia, aunque en realidad precisa datos como fondo ambiental (*background*), para el calibrado de los modelos. Este *background* consiste en un conjunto de localidades seleccionadas al azar en el conjunto del área de estudio, y su elección puede ser determinante en la respuesta de MaxEnt (Booth et al., 2014; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013). La idoneidad de la especie es calculada teniendo en cuenta las curvas de densidad de las variables en el

background y la ratio de las presencias en el rango de la variable (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013).

El calibrado de los modelos se llevó a cabo con la configuración por defecto de los parámetros.

Validación del modelo

Los modelos fueron evaluados tomando el Área Bajo la Curva de la característica operativa del receptor (*Area Under the receiver operator characteristic Curve*, AUC). Este valor varía de 0 a 1, y se obtiene a partir de contrastar la proyección del modelo con un conjunto de n presencias destinadas a la evaluación e, idealmente un conjunto de ausencias que, suelen ser solventados con un *background* de referencia (Jiménez-Valverde, 2012).

La validez del modelo se determinó en el contraste del valor del AUC observado frente al AUC de un modelo nulo. Este modelo nulo se construye con 100 iteraciones de un modelo aleatorio, creado en cada ocasión con un conjunto de n presencias tomadas al azar entre las que conforman el *background*. El tamaño, n , es similar al número de presencias de la población evaluada. Consideramos el modelo como válido, con $P < 0.05$, si el AUC observado fue mayor que el cuantil 0.95 en la distribución de AUC del modelo nulo (Raes & ter Steege, 2007) (Ver Figura 3.7).

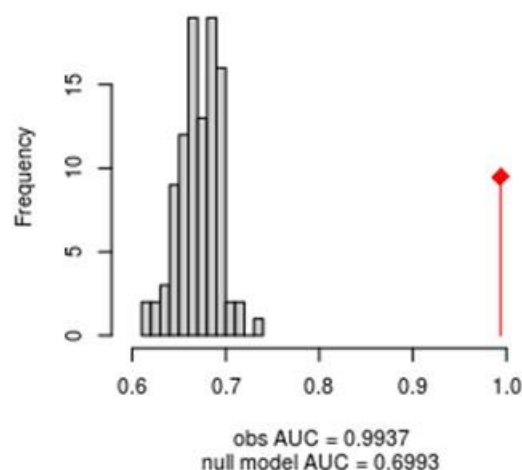


Figura 3.7 AUC observado y del modelo nulo del SDM de *Abies pinsapo* en el Arco Bético-Rifeño generado con MAXENT. El AUC del modelo nulo es el cuantil 0.95 en una distribución aleatoria. Los valores observados (punto rojo) son significativamente mayores ($P < 0.05$) que los AUC del modelo nulo.

Para contrastar el SDM al pasado, se utilizaron las evidencias disponibles del registro de polen fósil en el Mediterráneo Occidental. En la revisión se han considerado los yacimientos de la *European Pollen Database*, (EPD, 2007) dentro del área de trabajo, así como recopilaciones de trabajos en la península ibérica (Carrión, 2012) y en el norte de África (Campbell et al., 2017; Cheddadi et al., 2009, 2017; Muller et al., 2015; Reille, 1976, 1977; Stambouli-Essassi et al., 2007).

El *background* para la construcción de cada modelo nulo incluye aquellos yacimientos que contemplan total o parcialmente en su registro fósil el intervalo temporal considerado en cada caso (LGM y HCO). Los conjuntos de presencias destinados a la evaluación se han obtenido a partir de la evidencia fósil de *Abies* y *Cedrus* en algún momento de los intervalos temporales contemplados (LGM y HCO). Se excluyeron los registros de *Abies* de yacimientos localizados al norte de 37°30'00" para evitar posibles inclusiones erróneas de polen de *A. alba*, indiferenciables de *A. pinsapo*.

Proyección del modelo

Las proyecciones de los modelos se representaron en el área de estudio, y transformadas en mapas de distribución del nicho de tipo binario (hábitat *idóneo/ no idóneo*), estableciendo como umbral de discriminación el máximo de la suma (sensibilidad + especificidad) (Figura 3.8).

Las proyecciones hacia el futuro se representaron mediante el consenso a partir de la agregación de las proyecciones binarias de las tres RCP (trayectorias representativas de la concentración de gases con efecto invernadero) consideradas en la modelización (Figura 3.9).

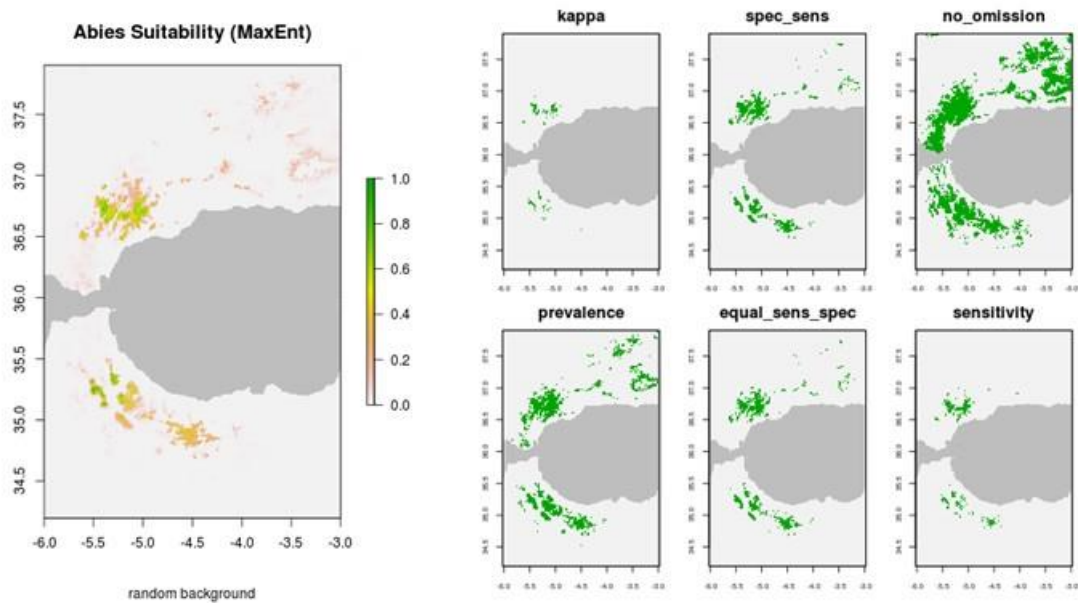


Figura 3.8 Mapa de idoneidad del hábitat de *Abies pinsapo* en el Arco Bético-Rifeño (izq.), y mapas de distribución de tipo binario (hábitat *idóneo/ no idóneo*) con distintos umbrales de segregación (der.). En este trabajo siempre se ha optado por emplear el de máximo valor de sensibilidad + especificidad (arriba-centro).

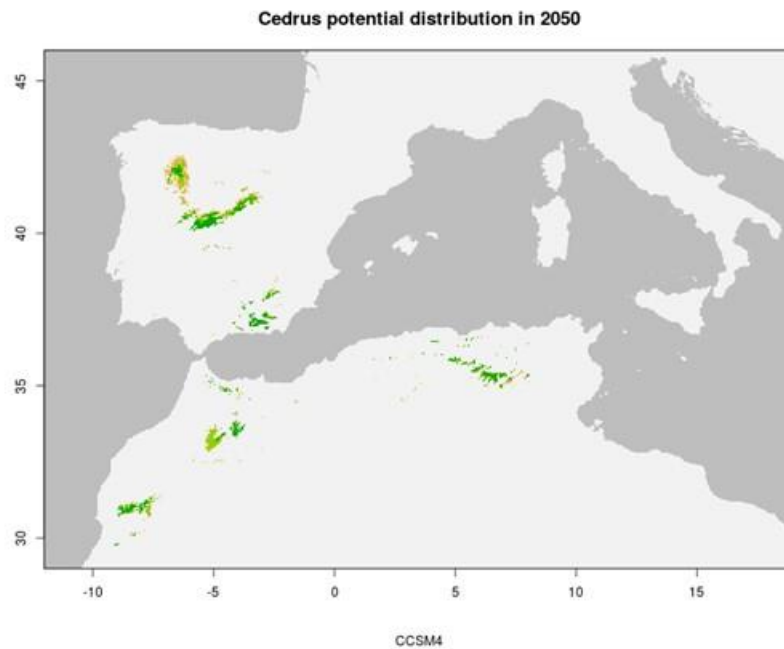


Figura 3.9 Proyección del SDM de *Cedrus atlantica* a 2050. Se representa el grado de consenso entre las tres RCP (trayectorias representativas de concentración de gases con efecto invernadero) consideradas.

3.6.2. Superposición geográfica del hábitat

Las proyecciones de tipo binario se superpusieron en el mismo mapa con distintos objetivos.

Entre especies

La superposición del hábitat potencial de *C. atlantica* y *P. nigra* en el espacio geográfico indica las áreas idóneas para ambas especies y, por tanto, donde es posible, atendiendo únicamente a restricciones climáticas, la interacción entre las mismas. Esta superposición se proyectó en el ámbito del Mediterráneo Occidental, para los escenarios temporales del presente, HCO y LGM.

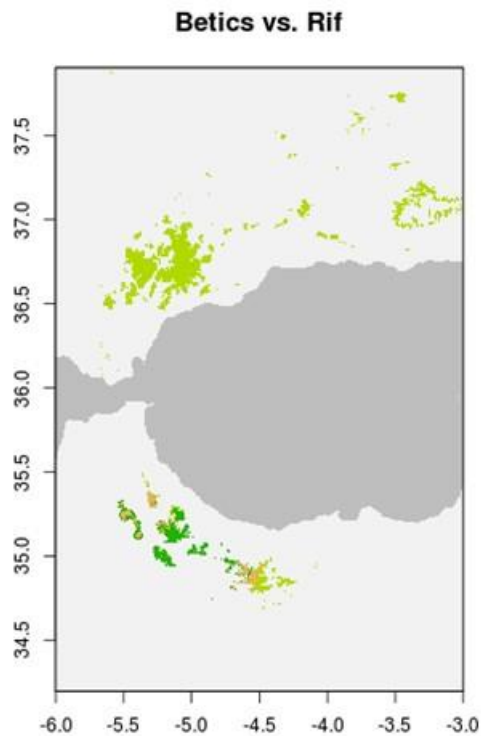


Figura 3.10 Superposición geográfica (naranja) del hábitat potencial de los linajes europeo (verde claro) y africano (verde oscuro) de *A. pinsapo*.

Entre linajes

De igual modo, para identificar posibles divergencias en la distribución del hábitat entre pares de linajes de *A. pinsapo complex* (i.e. si coinciden, se superponen o se encuentran separadas, si están fragmentadas o mantienen la continuidad entre las poblaciones), proyectamos sus nichos en el espacio geográfico por medio de SDM. Las relaciones geográficas entre nichos de linajes aislados pueden aportar información sobre patrones de conservación o divergencia de nicho (Pyron et al., 2015; Wiens & Graham, 2005). Los mapas binarios fueron confrontados por pares en diagramas inter-continetales (Bética – Rif) e intra-continetales (Grazalema – Sierra de las Nieves) (Figura 3.10).

3.6.3. Desplazamiento altitudinal

Se elaboraron SDM con BIOCLIM y MAXENT en el ámbito de la serranía de Ronda para los tres grupos de edad establecidos para los análisis (Brinzal, Maduros, Total). Para el calibrado de los modelos se seleccionaron al azar 70 puntos de muestreo entre los 141 que se tomaron durante la campaña de campo. En esta selección de puntos, las presencias de cada clase de edad se destinaron para calibrar sus respectivos modelos de idoneidad del hábitat. De los restantes puntos de muestreo, se seleccionaron otros 70 destinadas a la evaluación de los modelos generados para las respectivas clases de edad. El procedimiento se iteró 10 veces por algoritmo. La evaluación del proceso se llevó a cabo promediando los AUC de las 10 iteraciones generadas por clase de edad y algoritmo.

Los modelos de idoneidad del hábitat de las clases de edad ‘Brinzal’ y ‘Maduro’ fueron transformados en mapas de distribución potencial de tipo binario (hábitat *idóneo/no idóneo*).

Curvas de distribución altitudinal

Se seleccionaron 10 000 puntos al azar dentro del área idónea de cada mapa proyectado, y con sus ubicaciones se extrajo la altitud de un modelo digital de elevaciones (DEM). Los 100 000 valores de altitud obtenidos por clase de edad (10 iteraciones × 10 000 puntos por proyección) definen la distribución de

densidad de la altitud en el área ocupada por dicha clase de edad (Figura 3.11). En la distribución altitudinal, se emplea el cuantil 0.05 como indicador del límite inferior de la distribución altitudinal, eliminando los valores extremos; y el cuantil 0.95, del límite superior. Las diferencias entre los límites inferiores de las clases de edad ‘maduros’ y ‘brinzal’ señalan el desplazamiento en altitud en el límite inferior. De modo análogo, las diferencias entre los límites superiores de las clases ‘maduros’ y ‘brinzal’ indican el desplazamiento en altitud en el límite superior. Este análisis se hizo tanto para los modelos generados con MAXENT como con los generados con BIOCLIM.

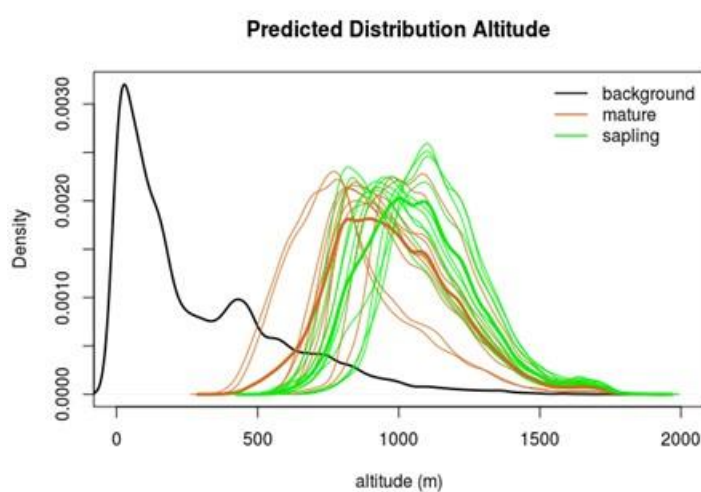


Figura 3.11 Distribución altitudinal de los SDM de las clases de edad de *Abies pinsapo* en la Serranía de Ronda. Se representan 10 iteraciones de cada modelo y la distribución de densidad del conjunto total de 100 000 puntos, con línea gruesa.

Mapa de migración/persistencia

Los 10 modelos obtenidos de cada clase de edad fueron promediados para obtener tres modelos de idoneidad por algoritmo. El mapa de idoneidad promediado de la clase ‘Total’ fue transformado en un mapa de distribución binario (hábitat *idóneo/no idóneo* para la especie). A partir de los mapas de idoneidad de las clases ‘Brinzal’ y ‘Maduro’ se construyó un mapa de ‘Migración/Persistencia’ para cada algoritmo, MAXENT y BIOCLIM, en el que se identifican las tendencias predominantes de la dinámica poblacional ‘Migración’ (Figura 3.12) . En los análisis se definen las áreas de persistencia como aquellas donde la idoneidad del hábitat es mayor para la clase de edad ‘Maduro’ que para la de ‘Brinzal’; y las áreas de migración, como aquellas

donde la idoneidad es mayor para la clase 'Brinzal' que para la de 'Maduro'. La distribución está delimitada por la cobertura del mapa binario de la clase de edad 'Total', correspondiente al hábitat potencial de *A. pinsapo*.

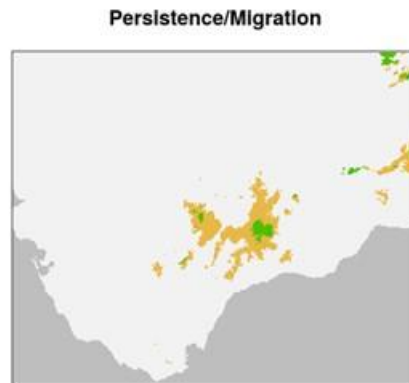


Figura 3.12 Persistencia versus Migración. Distribución proyectada por MAXENT en la cordillera Bética. La Persistencia (marrón) se presenta en aquellas áreas donde la idoneidad del hábitat para la clase de edad 'maduros' es mayor que para la de 'brinzal'; las áreas de Migración (verde claro) son aquellas donde la idoneidad del hábitat es mayor para la clase de edad 'brinzal' que para la de 'maduros'.

3.7. Superposición de nicho en el espacio ambiental

La superposición de nicho en el espacio ambiental bidimensional –así como la evaluación de equivalencia y similitud de dos especies o linajes- se han empleado con objetivos muy diferentes.

En uno de los capítulos se aplicó esta técnica para revelar el grado de superposición de los nichos de *C. atlantica* y *P. nigra*, y valorar la verosimilitud de la posible interacción biológica entre ambas especies.

En otro de los capítulos se usó para evaluar la equivalencia y similitud de los nichos de dos linajes de *A. pinsapo* complex, aislados geográficamente en distintos continentes desde el Mioceno medio. Este análisis inter-continental se comparó con el análisis de superposición intra-continental de dos linajes europeos de *A. pinsapo*. Los resultados revelarían la conservación o la divergencia de nicho en condiciones de aislamiento geográfico.

Definición del espacio ambiental bidimensional

El espacio ambiental bidimensional está definido por los ejes principales de un PCA construido a partir de los valores de las cuatro (o cinco) variables predictoras en el marco ambiental de las especies *C. atlantica* y *P. nigra*, o de los linajes de *A. pinsapo* complex (Grazalema, S. de las Nieves y Rif) (Figura 3.13). El marco ambiental de cada especie o linaje es el espacio geográfico delimitado por las coordenadas extremas de cada conjunto de observaciones (el mínimo rectángulo envolvente de cada especie o linaje) (ver ejemplo en Figura 3.2).

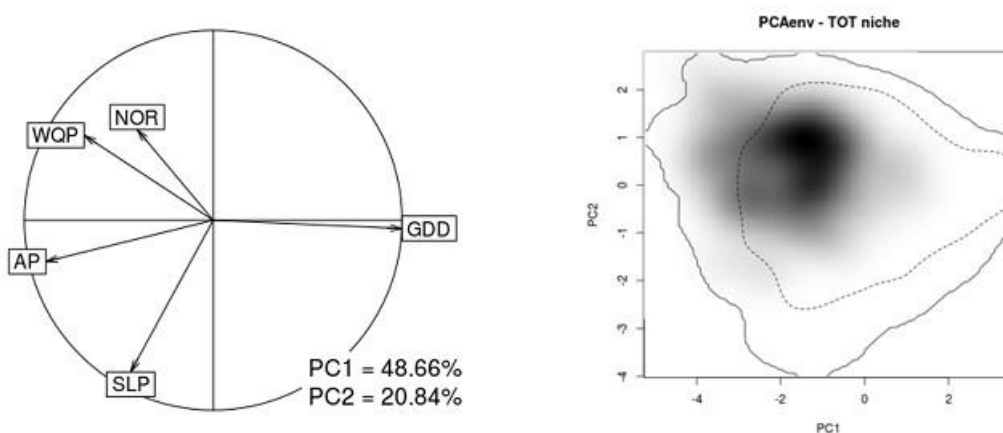


Figura 3.13 PCA generado a partir de los valores de cinco variables descriptoras en el marco ambiental de las poblaciones de *Abies pinsapo* (izq.). Espacio ambiental bidimensional determinado por los dos ejes principales del PCA en el que se ha proyectado la malla de densidad de las observaciones de *Abies pinsapo* en el Arco Bético-Rifeño; la línea continua delimita el marco ambiental de las poblaciones (der.).

El nicho se representa mediante una malla de densidad de las observaciones, proyectadas sobre este espacio bidimensional de 100 × 100 celdillas (Figura 3.13). Esta malla de densidad se construyó a partir de los valores ambientales de las presencias de cada grupo a las que se les aplicó un filtro *kernel* gaussiano para generar una superficie continua (Broennimann et al., 2012).

Superposición de nicho en el espacio ambiental

La superposición del nicho se calculó aplicando el índice D de Schoener (que varía de 0, sin superposición; a 1, superposición total) a cada par de mallas de densidad (Aguirre-Gutiérrez et al., 2015; Broennimann et al., 2012; Hu et al., 2016) (Figura 3.14).

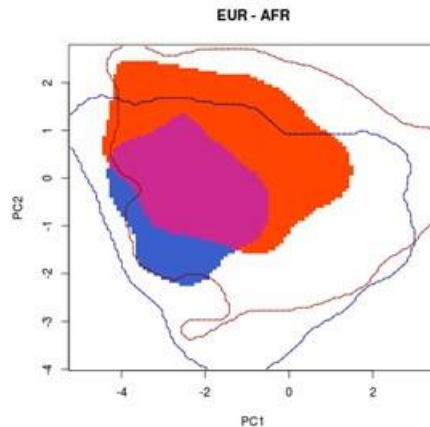


Figura 3.14 Representación gráfica de la superposición del nicho (púrpura) de los linajes africano (azul) y europeo (rojo) de *Abies pinsapo* en el espacio ambiental bidimensional.

La superposición de nicho fue contrastada mediante los test de equivalencia y similitud (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). En cada uno de ellos se compara el valor de D observado frente al de una distribución nula de valores D , resultado de la iteración de 100 operaciones de superposición entre pares de conjuntos de observaciones aleatorias.

Todos los análisis se llevaron a cabo con el paquete 'ecospat' (Broennimann et al., 2014) implementado en R (www.r-project.org).

Test de equivalencia

El test de equivalencia está orientado a identificar nichos idénticos, tanto en el valor de sus variables ambientales como en su amplitud ecológica, por lo que es muy estricto en la evaluación. En este test, los dos conjuntos de observaciones de la distribución nula se construyen mediante la selección al azar entre el total de observaciones de las dos especies. Se admite que los nichos de las dos especies son equivalentes si el valor de superposición observado es significativamente mayor que el cuantil 0.05 de la distribución nula. Esto es, los nichos independientes son indiferenciables de la mezcla de nichos (Figura 3.15).

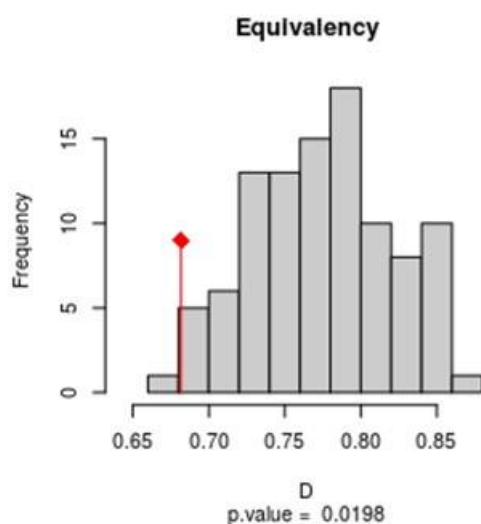


Figura 3.15 Test de equivalencia de los nichos de los linajes de Grazaleta y Sierra de las Nieves de *Abies pinsapo*. Ambos linajes son no-equivalentes con $P < 0.05$.

Test de similitud

El test de similitud evalúa la semejanza de un nicho con otro en relación al marco ambiental (delimitado por las coordenadas extremas de las observaciones) en el que se encuentra. En este test, el total de observaciones del que se extraen al azar los pares, para la distribución nula, se construye con las observaciones de una especie y un extracto del marco ambiental de la especie opuesta (en número igual al de sus observaciones). Así, en este test se llevan a cabo dos análisis asimétricos en los que se comparan las observaciones de cada especie con el entorno ambiental de la especie confrontada. De este modo, dos especies con afinidades ambientales tendrán

un valor de superposición superior a los esperables de comparar el nicho de una especie con el entorno ambiental de la opuesta. El nicho de las dos especies son significativamente similares si el valor D supera el cuantil 0.95 de la distribución nula (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008).

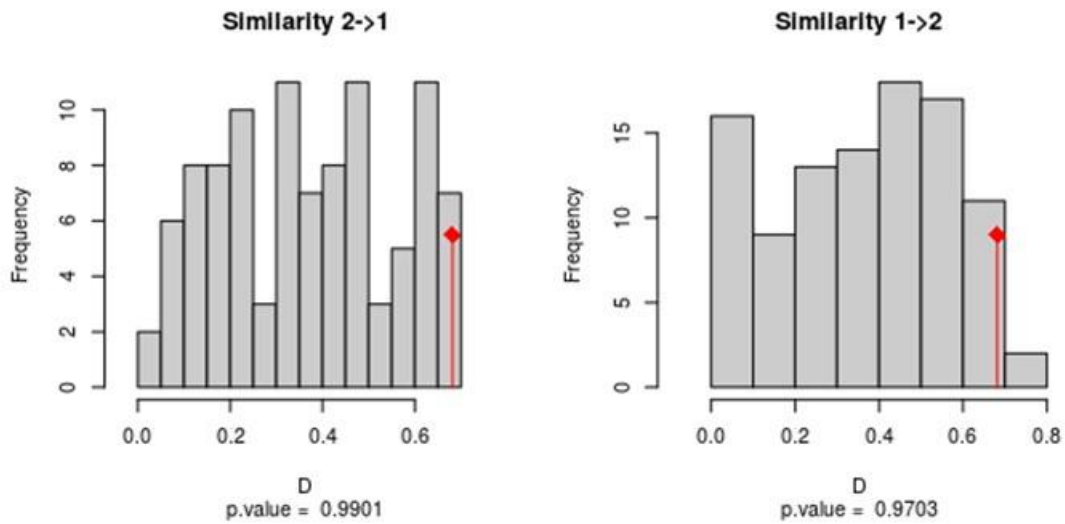


Figura 3.16 Test de similitud entre los nichos de los linajes de Grazalema y Sierra de las Nieves de *Abies pinsapo*. El carácter asimétrico del test queda de manifiesto con la distinta significación de la similitud de los nichos ($P < 0.01$ y $P < 0.05$).

3.8. Factores ambientales determinantes en la divergencia de nicho

La importancia que las distintas variables ambientales juegan en las posibles diferencias entre nichos de los linajes de *A. pinsapo* son reveladas a partir de dos aproximaciones: diferencias en las curvas respuesta de los SDM, y la contribución de las variables en el espacio ambiental bidimensional.

Curva respuesta de los SDM

Las curvas respuesta de las variables de los SDM de cada linaje considerado pueden mostrar patrones diferentes de comportamiento a lo largo del gradiente ambiental, que podrían ser reflejo de posibles divergencias en las predicciones del hábitat entre los modelos de las poblaciones (Elith & Leathwick, 2009; Merow et al., 2014; Syphard & Franklin, 2009). La detección de tales patrones podría contribuir en la identificación de las variables que han condicionado tal divergencia de nicho.

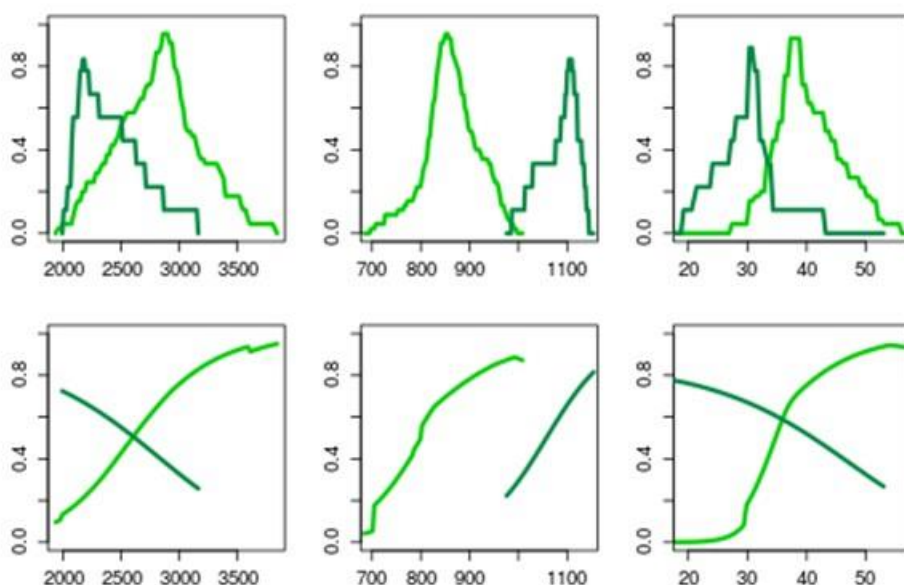


Figura 3.17 Curvas de respuesta de tres variables ambientales mostrando patrones diferentes en los SDM de dos linajes de *Abies pinsapo*. Arriba, con BIOCLIM, abajo con MAXENT.

Contribución de las vectores en el PCA

Complementariamente, en el espacio ecológico, la contribución de las cinco variables ambientales seleccionadas a los dos ejes principales del PCA fue representada por medio de sus respectivos vectores (Figura 3.13). Los gráficos que muestran la superposición de nicho de cada par de linajes (Figura 3.18) señalan el grado en los que los centroides de sus mallas de densidad se desplazan entre sí, así como la dirección de este desplazamiento que puede estar relacionado con los factores ambientales asociados a la divergencia.

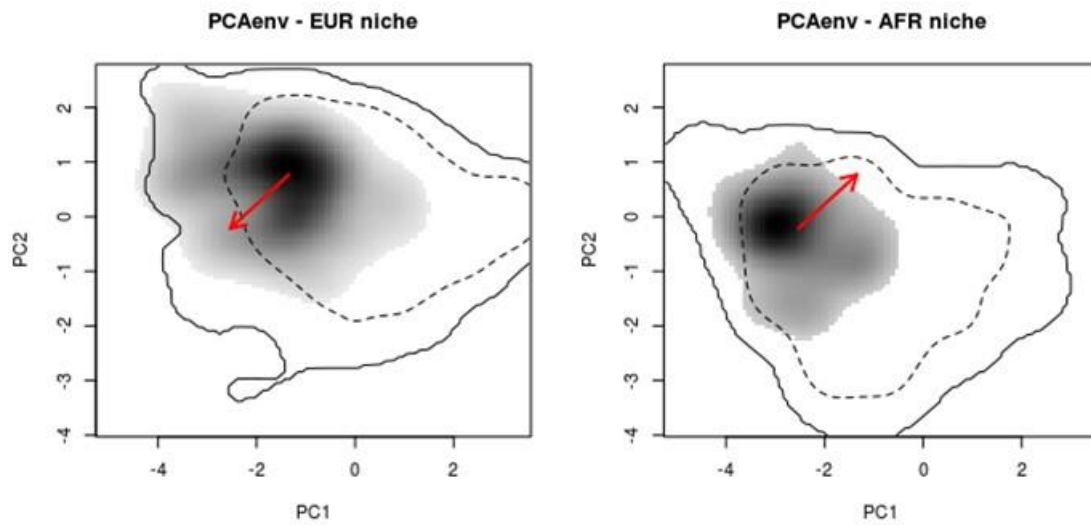


Figura 3.18 Nichos de los linajes europeo y africano de *Abies pinsapo* proyectados en el espacio ambiental bidimensional. Las flechas indican el desplazamiento relativo entre sus centroides.

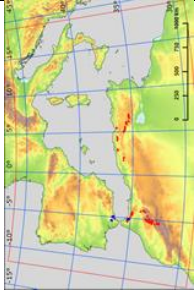


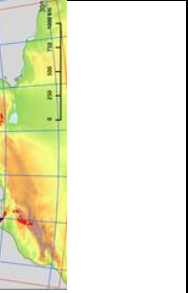

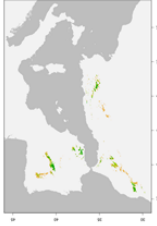
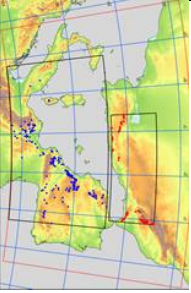

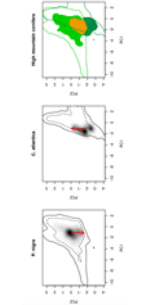
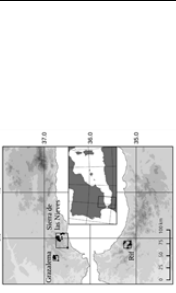

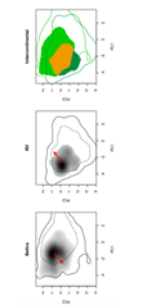


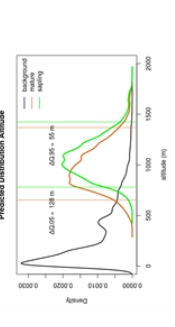
<p>Cap. 4 Distribución de <i>A. pinsapo</i> y <i>C. atlantica</i> en el pasado</p>			<p>SDM: MAXENT</p>	
<p>Cap. 5 Distribución de <i>A. pinsapo</i> y <i>C. atlantica</i> en el futuro</p>			<p>SDM: MAXENT</p>	
<p>Cap. 6 Interacción biológica de <i>C. atlantica</i> en el pasado</p>			<p>SDM: MAXENT Superposición de nicho</p>	
<p>Cap. 7 Divergencia ecológica entre los linajes de <i>A. pinsapo</i></p>			<p>SDM: MAXENT y BIOCLIM Superposición de nicho</p>	
<p>Cap. 8 Desplazamiento altitudinal de <i>A. pinsapo</i> en la Bética</p>			<p>SDM: MAXENT y BIOCLIM Distribución altitudinal</p>	

Figura 3.19 Esquema metodológico de los capítulos de la memoria: Ámbito, especies, tratamiento y gráficos representativos.

Referencias

- Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H. M., Villalobos-Arambula, A. R., Pérez de la Rosa, J. A., & Raes, N. (2015). Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*, 21(3), 245-257. <https://doi.org/10.1111/ddi.12268>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>
- André, A., Joly, F., & Métro, A. (1957). *Forêts: Feuille NE* [Map]. Comité de Géographie du Maroc.
- Arar, A., Nouidjem, Y., Bounar, R., Tabet, S., & Kouba, Y. (2020). Modeling of the current and future potential distribution of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) forests revealed shifts in the latitudinal, longitudinal and altitudinal range towards more humid conditions. *Ecological Questions*, 31(3), 49-62. <https://doi.org/10.12775/EQ.2020.022>
- Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2019). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). En H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the Nexus of Geoecology, Geography, Geoarcheology and Geotourism: Advances and Applications for Sustainable Development in Environmental Sciences and Agroforestry Research* (pp. 15-19). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4
- Arista, M., Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T42295A10679577. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T42295A10679577.en>

- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Bonis Martín, V. (2011). *Decisión multicriterio booleana, probabilística y posibilística borrosa de la distribución de Abies pinsapo Boiss* [Master's thesis, Universidad Complutense de Madrid]. E-Prints Complutense. <https://eprints.ucm.es/13982/>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Bouahmed, A., Vessella, F., Schirone, B., Krouchi, F., & Derridj, A. (2019). Modeling *Cedrus atlantica* potential distribution in North Africa across time: New putative glacial refugia and future range shifts under climate change. *Regional Environmental Change*, 19(6), 1667-1682. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01503-w>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann, O., Petitpierre, B., Randin, C., Engler, R., Breiner, F., D'Amen, M., Pellissier, L., Pottier, J., Pio, D., Mateo, R. G., Cola, V. D., Hordijk, W., Dubuis, A., Scherrer, D., Salamin, N., & Guisan, A. (2014). *Package «ecospat»: Spatial ecology miscellaneous methods. R package version 1.0 (1.0) [Computer software]*. <http://cran.r-project.org/web/packages/ecospat/ecospat.pdf>
- Campbell, J. F. E., Fletcher, W. J., Joannin, S., Hughes, P. D., Rhanem, M., & Zielhofer, C. (2017). Environmental drivers of Holocene forest development in the Middle Atlas, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00113>

- Carrión, J. S. (Ed.). (2012). *Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Universidad de Murcia, Secretariado PU.
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Elith, J., & Franklin, J. (2013). Species Distribution Modeling. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2.^a ed., Vol. 6, pp. 692-705). Academic Press. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012384719500318X>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- EPD. (2007). *European Pollen Database*. <http://www.europeanpollendatabase.net/data/>
- GBIF.org. (2012). *GBIF Home Page*. <http://www.gbif.net>
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.

- 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. <https://doi.org/10.21138/bage.2532>
- Gutiérrez Hernández, O., Cámara Artigas, R., & García, L. V. (2017). Nicho ecológico y distribución geográfica del pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.). *Takurunna: Anuario de Estudios sobre Ronda y La Serranía*, 6-7, 59-88.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5)*. [Computer software].
- Hu, J., Broennimann, O., Guisan, A., Wang, B., Huang, Y., & Jiang, J. (2016). Niche conservatism in *Gynandropaa* frogs on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep32624>
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Leo Meyer, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.). IPCC. <https://epic.awi.de/37530/>
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x>
- Junta de Andalucía/CMA. (2010). *Base de Datos de Localización y Seguimiento de la Flora Amenazada y de Interés en Andalucía (FAME)*. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam/informacionambiental>

- Junta de Andalucía/CMA. (2011). *Plan de Recuperación del Pinsapo* (BOJA N.º 25; pp. 29-33). Author. <http://www.juntadeandalucia.es/boja/2011/25/boletin.25.pdf>
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- López-Tirado, J., & Hidalgo, P. J. (2014). A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84, 217-240.
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- M'Hirit, O., & Benzyane, M. (Eds.). (2006). *Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps*. Mardaga.
- Moukrim, S., Lahssini, S., Rifai, N., Menzou, K., Mharzi-Alaoui, H., Labbaci, A., Rhazi, M., Wahby, I., El Madihi, M., & Rhazi, L. (2020). Modélisation de la distribution potentielle de *Cedrus atlantica* Manetti au Maroc et impacts du changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 344, 3-16. <https://doi.org/10.19182/bft2020.344.a31888>

- Muller, S. D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.-R., Rifai, N., & Daoud-Bouattour, A. (2015). Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0504-9>
- Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J., & Palacios-Rodríguez, G. (2020). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. in Southern Spain? *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09784-4>
- Navarro Cerrillo, R. M., Lara Fernández, A., Blanco Oyonarte, P., Calzado Martínez, C., López Quintanilla, J., Fernández Cancio, A., Guzmán Álvarez, J. R., & Sánchez Salguero, R. (2006). Physiography potentiality of Spanish fir forests (*Abies pinsapo* Boiss.) in Andalucía. *Forest System*, 15(S1), S137-S152. <https://doi.org/10.5424/srf/200615S1-00988>.
- Nix, H. A. (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En R. Longmore (Ed.), *Atlas of elapid snakes of Australia: Australian flora and fauna* (pp. 4-15). Bureau of Flora and Fauna.
- Phillips, S. J. (2010). A Brief Tutorial on Maxent. *Lesson in Conservation*. *CBC, American Museum of Natural History*, 3, 108-135.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Quézel, P. (1985). Les sapins du pourtour méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, VII(1), 27-34.
- Quézel, P. (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: Signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19(3), 243-260.

- Raes, N., & ter Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30(5), 727-736. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05041.x>
- REDIAM. (2012). *Red de Información Ambiental de Andalucía*. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>
- Reille, M. (1976). Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains: Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2, 153-170. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1976.925>
- Reille, M. (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). En X INQUA Congress (Ed.), *Recherches Françaises sur le Quaternaire hors de France: Vol. Supplément au Bulletin de l'AFEQ*, 50 (pp. 53-76). CNRS.
- Stambouli-Essassi, S., Roche, E., & Bouzid, S. (2007). Evolution de la végétation et du climat dans le Nord-ouest de la Tunisie au cours des 40 derniers millénaires. *Geo-Eco_Trop*, 31, 171-214.
- Syphard, A. D., & Franklin, J. (2009). Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography*, 32(6), 907-918. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05883.x>
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., & Stuessy, T. F. (2008). Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany*, 95(10), 1262-1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
- Terrab, A., Paun, O., Talavera, S., Tremetsberger, K., Arista, M., & Stuessy, T. F. (2006). Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *American journal of botany*, 93(9), 1274-1280.

- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T. F., & Tremetsberger, K. (2007). Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon*, 56(2), 409-416. <https://doi.org/10.1002/tax.562012>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- van Proosdij, A. S. J., Sosef, M. S. M., Wieringa, J. J., & Raes, N. (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 39(6), 542-552. <https://doi.org/10.1111/ecog.01509>
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S., & Terribile, L. C. (2015). A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. *PLoS ONE*, 10(6), e0129037. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129037>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Capítulo 4. Distribución de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el pasado

Resumen

La historia paleobiogeográfica de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière es conocida de forma parcial en el sur de la península ibérica y norte de África. Los estudios polínicos sugieren la presencia de *Abies* en el Arco Bético-Rifeño durante el Cuaternario, aunque no se conocen de manera exacta los refugios durante los glaciales. La presencia de *Cedrus* es constante en el sur de la península ibérica durante el Cuaternario, si bien los registros correspondientes al Holoceno tienen un origen que aún sigue siendo discutido. En el norte de África, ocupó la base de los sistemas montañosos durante el Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka), llegando a alcanzar las estribaciones del Atlas Telliano en Túnez. El aumento de las temperaturas, a inicios del Holoceno, ocasionó la migración de *Cedrus* hacia mayores altitudes, desapareciendo en las cotas más bajas durante el Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka).

Con objeto de definir la distribución de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental durante el Cuaternario, se generaron sus modelos de distribución con MAXENT, extrapolando el hábitat actual de las especies a dos momentos del pasado: LGM (21 ka) y HCO (6 ka). En la definición del nicho se emplearon tres variables climáticas en el caso de *A. pinsapo*, y cuatro en el caso de *C. atlantica*, obtenidas de WorldClim-Global Climate Data.

Los modelos reflejan que ambas especies tuvieron su mayor extensión durante el período más frío, LGM (21 ka), cuando habitaban las zonas bajas de los sistemas montañosos: del Arco Bético-Rifeño, en el caso de *A. pinsapo*; y todo el norte de África, mitad oriental de la península ibérica y entorno del Tirreno, el caso de *C. atlantica*. Durante el HCO, *C. atlantica* ocuparía las cumbres de parte de los sistemas montañosos, a partir de las cuales se extendería nuevamente en su descenso altitudinal con la progresiva disminución de las temperaturas hasta el presente. En el caso de *A. pinsapo*, las precipitaciones estivales del HCO, mayores que en la actualidad, aún posibilitarían la permanencia de su hábitat en zonas más amplias a las actuales.

La dinámica biogeográfica de *A. pinsapo* y *C. atlantica* durante el final del Cuaternario en el Mediterráneo Occidental se ha manifestado como una serie de migraciones altitudinales determinadas por la variación de la temperatura. Estos desplazamientos en el gradiente altitudinal se han reflejado geográficamente en fenómenos de expansión, conexión, contracción, aislamiento, refugio y extinción local.

Palabras clave: HCO, LGM, Migraciones, Nicho ecológico, Paleoecología.

4.1. Introducción

La historia paleobiogeográfica de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière es conocida de forma parcial debido a la escasez de datos polínicos en el sur de la península ibérica y norte de África. Se sabe que ambas especies habitaron la región durante el Pleistoceno, aunque su extensión es poco conocida (Alba-Sánchez et al., 2018). En el caso de *Abies*, los estudios polínicos sugieren su presencia en el Arco Bético-Rifeño durante el Cuaternario aunque no se conocen de manera exacta los refugios glaciales. La distribución histórica de *Abies* en el norte de África está aún por definir (Alba-Sánchez et al., 2018; Barrón et al., 2010; Jiménez-Moreno et al., 2010; Linares, 2011; Postigo-Mijarra et al., 2010). Los registros de polen de *Cedrus* son constantes hasta el Pleistoceno superior en el conjunto de la península ibérica; y en el sur, *Cedrus* aún aparece en los registros del Holoceno, con un significado que es discutido. El momento y las circunstancias que llevaron a la desaparición definitiva de *Cedrus* en la península ibérica están, por tanto, aún por determinar

(Alba-Sánchez et al., 2018; Anderson et al., 2011; Carrión, 2012; Magri, 2012; Magri et al., 2017; Magri & Parra, 2002; Postigo-Mijarra et al., 2009, 2010). En el norte de África, existen evidencias de su presencia durante el Último Máximo Glacial (21 ka), llegando a alcanzar las zonas más bajas de las estribaciones del Atlas Telliano en Túnez y extremo oriental del norte de Argelia (Stambouli-Essassi et al., 2007). Con el inicio del Holoceno, el aumento de las temperaturas favoreció la migración de *Cedrus* hacia mayores altitudes, desapareciendo por debajo de los 1300 m en el Óptimo del Holoceno (~8 ka) (Alba-Sánchez et al., 2018; Cheddadi et al., 2009).

El empleo de los Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*) constituye un complemento a las técnicas tradicionales empleadas en Paleobiogeografía que puede contribuir a identificar lagunas del conocimiento derivadas de sesgos geográficos, temporales y taxonómicos inherentes a las mismas (Alba-Sánchez et al., 2010; Blois, 2012; Brewer et al., 2012; Svenning et al., 2011; Varela et al., 2011). De hecho, los SDM se han aplicado con anterioridad a *A. pinsapo* en diferentes ámbitos geográficos (Alba-Sánchez et al., 2010; Bonis Martín, 2011; Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014; Navarro Cerrillo et al., 2006). En el caso de *C. atlantica*, también existen antecedentes de SDM referidos a diferentes contextos geográficos (Arar et al., 2020, 2019; Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2009, 2017; Demarteau et al., 2007; Moukrim et al., 2020). Sólo algunos extrapolan sus predicciones al pasado (Alba-Sánchez et al., 2010; Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2017; Demarteau et al., 2007; Moukrim et al., 2020), y tan sólo uno extrapola sus predicciones a los dos continentes del Mediterráneo Occidental (Demarteau et al., 2007).

Nuestra hipótesis es que el hábitat potencial de ambas especies excede el área de distribución actual, extendiéndose por áreas montañosas de ambos continentes. El hábitat de *A. pinsapo* ocuparía aquellas áreas montañosas de la cordillera Bética, Rif y Atlas Telliano donde las precipitaciones anuales superan los 1500 mm. El hábitat de *C. atlantica* se repartiría por aquellas áreas montañosas de la cordillera Bética, Rif, Medio y Alto Atlas, Atlas Telliano donde las temperaturas mínimas del invierno son inferiores a -1 °C.

El hábitat de *A. pinsapo* y *C. atlantica* durante el Último Máximo Glacial (LGM) se ampliaría hacia la base de los sistemas montañosos con hábitat idóneo en el presente, alcanzando una mayor extensión con respecto al actual, y lográndose la conectividad entre los mismos. Durante el Óptimo Climático del Holoceno (HCO), el hábitat de *A. pinsapo* y *C. atlantica* se vería relegado a las altas cumbres de los sistemas montañosos, que supondrían un refugio ante las condiciones climáticas generales, adversas, de mayor temperatura; determinando el aislamiento de las poblaciones.

Este capítulo aborda la dinámica biogeográfica de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el conjunto del Mediterráneo Occidental durante el último ciclo glacial del Cuaternario: desde el último período glacial (Würm) hasta el presente. Por medio de los SDM, se obtiene la distribución del hábitat en dos momentos del pasado: Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka) y Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka).

4.2. Material y Métodos

Con objeto de definir la distribución en el Mediterráneo Occidental de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el pasado, se emplearon los Modelos de Distribución de Especies (SDM) extrapolando el hábitat de las especies conocido en la actualidad a dos momentos del pasado (LGM, 21 ka; y HCO, 6 ka).

4.2.1. Área de estudio

El área de estudio se centra en el Mediterráneo Occidental, donde *C. atlantica* podría haber alcanzado su máxima extensión durante la última glaciación (Würm, 21 ka). Abarca las penínsulas ibérica e itálica, los Alpes occidentales y Dinárides, en Europa; la cordillera del Atlas y Rif, en África; y las islas Baleares, Córcega, Cerdeña y Sicilia.

A efectos de los diferentes análisis, el área de estudio viene definida por las coordenadas geográficas lat: 29°N -- 46° N; lon: 12°W -- 19° E (Figura 4.1).

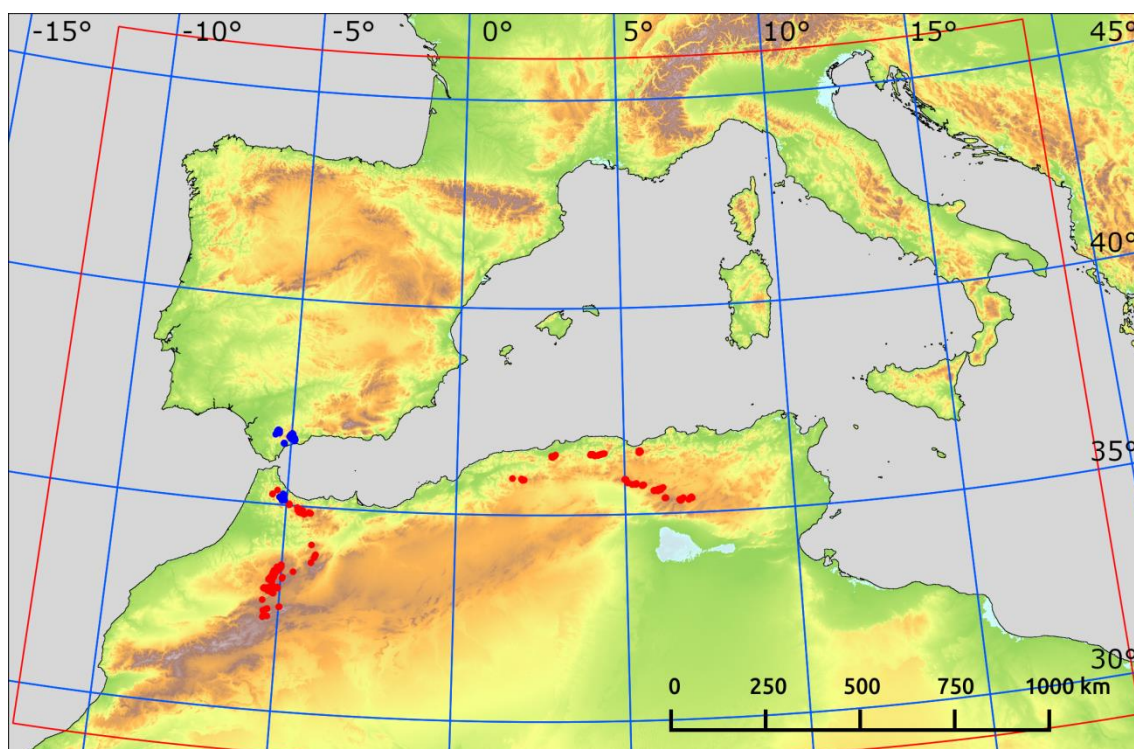


Figura 4.1 Área de estudio en el Mediterráneo Occidental (enmarcada en rojo) en la que se muestra la distribución de las observaciones (n) de *Abies pinsapo* (azul, $n = 108$) y *Cedrus atlantica* (rojo, $n = 211$). (Fuente: Elaboración propia).

4.2.2. Especies

Abies pinsapo reparte su área de distribución entre la península ibérica y el norte de África. En la península ibérica cuenta con tres poblaciones en la Serranía de Ronda (cordillera Bética): sierras de las Nieves, Grazalema y Bermeja. En el norte de África, se reconocen dos localidades restringidas a la dorsal calcárea del Rif. Habita montañas calcáreas y serpentínicas desde los 700 m hasta los 2000 m de altitud, preferentemente en exposición norte, en localidades donde las precipitaciones abarcan un rango comprendido entre los 700 y 2200 mm anuales, y soportando temperaturas mínimas extremas de $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$. La taxonomía de *A. pinsapo* se encuentra en continua controversia: aunque se reconocen diferencias entre los linajes europeos y africanos, no existe acuerdo sobre la jerarquía taxonómica que los implica (Arista et al., 1997; Balao et al., 2020; Farjon & Rushforth, 1989; Sánchez-Robles et al., 2014; Sękiewicz et al., 2013; Terrab et al., 2007).

Cedrus atlantica se distribuye en la actualidad por las áreas montañosas del Rif y Medio Atlas en Marruecos, y del Atlas Telliano y Montes Aurés en Argelia

(Terrab et al., 2008), entre 1300 y 2600 m de altitud, donde las precipitaciones anuales abarcan desde 500 hasta 2000 mm y las temperaturas mínimas del mes más frío oscilan entre -1 y -8 °C (M'Hirit & Benzyane, 2006; Thomas, 2013).

4.2.3. Observaciones de presencia

La información sobre la distribución de las especies fue recabada principalmente de la literatura científica, bases de datos y cartografía temática previas (André et al., 1957; GBIF.org, 2012; Junta de Andalucía/CMA, 2010, 2011; M'Hirit & Benzyane, 2006; Navarro Cerrillo et al., 2006; Quézel, 1998; Terrab et al., 2006, 2007, 2008; Valladares, 2009).

Para los análisis de este trabajo, se emplearon las observaciones verificadas en campo en campañas de campo durante 2012 a 2014, y los datos se implementaron en una base de datos de observaciones actuales. En Argelia, el reconocimiento de las poblaciones se llevó a cabo por fotointerpretación a partir de las citas previas (Tabla Supl. A.3). Se eliminaron los registros duplicados a la resolución de trabajo (30 arcosegundos), obteniendo para *A. pinsapo* un total de $n = 108$ presencias, y en el caso de *C. atlantica*, $n = 211$ presencias (Figura 4.1).

4.2.4. Variables ambientales predictoras del nicho

Como predictores del hábitat, se emplearon únicamente variables climáticas con objeto de no incluir en los análisis del pasado posibles fuentes de error, de difícil control (Merow et al., 2014). Las variables climáticas empleadas en la modelización de distribución de especies han sido obtenidas del portal WorldClim - *Global Climate Data* (www.worldclim.com). La versión 1.4 de WorldClim ofrece datos climáticos promediados del período 1960-1990. Los datos consisten en capas en formato *raster* de valores mensuales de temperatura y precipitación, así como una serie de variables bioclimáticas (bio1 a bio19) derivadas de las anteriores. Los datos de pasado que ofrece WorldClim son el resultado de *downscaling* (regionalización) y posterior calibrado (Hijmans et al., 2005), a partir de los Modelos de Circulación General (GCM) del CMIP5 (Proyecto de Intercomparación de Modelos Acoplados, Fase

5) (IPCC, 2014), tomando como *baseline* (datos de partida) los de presente de WorldClim 1.4 (promedio del período 1960-1990). Existen datos disponibles para el Holoceno Medio (~6 ka) y para el Último Máximo Glacial (~21 ka). Se rehusó incluir en los análisis de pasado los datos reescalados del Último Interglacial (~120-140 ka), disponibles en el portal, ante la insuficiencia de registros fósiles para su contraste.

Se optó por el uso de dos de los GCM disponibles, CCSM4 y MIROC-ESM, por ser los únicos que abarcan los períodos considerados (LGM y HCO) (Tabla 4.1), asumiendo las discrepancias que mantienen en sus predicciones y sus posibles limitaciones predictivas (Varela et al., 2015).

Tabla 4.1 Proyecciones climáticas de presente y pasado empleadas en el calibrado de los modelos.

Proyecciones temporales	GCM
Serie histórica (1960-1990)	Hijmans et al. (2005)
HCO (6 ka BP)	CCSM4
	MIROC-ESM
LGM (21 ka BP)	CCSM4
	MIROC-ESM

Con carácter preliminar, se seleccionaron las variables con mayor poder predictivo entre las 19 variables bioclimáticas de WorldClim 1.4. Para ello, se identificaron los pares de variables correlacionadas con valores superiores a 0.7 (Pearson) con objeto de evitar su concurrencia como predictores (Tabla Supl. A.1, Tabla Supl. A.2). Una vez calibrado el modelo con las 19 variables bioclimáticas para el presente (serie 1960-1990), se seleccionaron (alternativamente) aquellas variables que mayor porcentaje de contribución e importancia de permutación presentaron al ajuste del modelo (Phillips, 2017), descartando en cada elección el resto de las variables altamente correlacionadas.

Con estos criterios, se seleccionaron tres variables para elaborar los modelos de distribución en *Abies* (Figura Supl. A.1, Figura Supl. A.3) y cuatro para el caso de *Cedrus* (Figura Supl. A.2, Figura Supl. A.4):

- *Abies pinsapo*:
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8),
 - Precipitación del trimestre más seco (bio17) y
 - Precipitación del trimestre más frío (bio19)
- *Cedrus atlantica*:
 - Temperatura mínima del mes más frío (bio6),
 - Amplitud térmica anual (bio7),
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8) y
 - Precipitación del mes más seco (bio14)

4.2.5. Modelos de Distribución de Especies

Para modelar la distribución potencial de cada población, se empleó MAXENT (Phillips et al., 2006), implementado en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014). Se trata de un algoritmo ampliamente usado que requiere observaciones de presencia y un conjunto de datos como fondo ambiental (*background*) para el calibrado de los modelos. Este *background* consiste en un conjunto amplio de localidades seleccionadas al azar en el conjunto del área de estudio, y su elección puede ser determinante en la respuesta de MAXENT (Booth et al., 2014; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013).

Las predicciones de los modelos se proyectaron en el área de estudio y, posteriormente, se transformaron en mapas de distribución del nicho de tipo binario (hábitat idóneo / hábitat no idóneo), estableciendo como umbral el valor de idoneidad que maximiza la suma de sensibilidad y especificidad.

4.2.6. Evaluación de los modelos con presencias del pasado

Los modelos se evaluaron tomando el Área Bajo la Curva de la característica operativa del receptor (*Area Under the receiver operator characteristic Curve*,

AUC). Este valor varía de 0 a 1, y se obtiene a partir de contrastar la proyección del modelo con un conjunto de n presencias destinadas a la evaluación e, idealmente, un conjunto de ausencias que suelen ser solventados con un *background* de referencia (Jiménez-Valverde, 2012).

Para validar el modelo, el valor del AUC observado se contrastó con el del AUC de un modelo nulo (Raes & ter Steege, 2007). Los valores del AUC nulo se generaron a partir de 100 iteraciones de un modelo aleatorio, creado en cada ocasión con un conjunto presencias, igualmente de tamaño n , tomadas al azar entre las que conforman el *background*. El modelo se considera válido, con $P < 0.05$, si el AUC observado es mayor que el cuantil 0.95 en la distribución de AUC del modelo nulo.

Debido al alto valor de AUC obtenido para los modelos de presente para *Abies* y *Cedrus* (0.999 y 0.995, respectivamente) no fue necesario su contraste frente a un modelo nulo para admitir su validez. Por tanto, solo se contrastaron los valores de AUC observado frente al del modelo nulo en el caso de las proyecciones referidas al pasado.

Presencias observadas y marco de referencia (background) en el pasado

Para contrastar las proyecciones del SDM al pasado se utilizaron las evidencias disponibles del registro de polen fósil en el Mediterráneo Occidental. En esta revisión se han considerado los yacimientos de la *European Pollen Database*, (EPD, 2007) dentro del área de trabajo (lat: 29°N -- 46°N; lon: 12°W -- 19°E), así como recopilaciones de trabajos en la península ibérica (Carrión, 2012) y en el norte de África (Campbell et al., 2017; Cheddadi et al., 2009, 2017; Muller et al., 2015; Reille, 1976, 1977; Stambouli-Essassi et al., 2007) (ver Tabla Supl. A.1).

Esta recopilación incluye aquellos yacimientos que contemplan total o parcialmente en su registro fósil cada uno los intervalos temporales considerados (Último Máximo Glacial, LGM: 14 - 26 ka; y el Óptimo Climático del Holoceno, HCO: 5 - 9 ka). Se consideran, por tanto, dos conjuntos de yacimientos (uno por período temporal) que conforman los respectivos *backgrounds* necesarios para llevar a cabo la evaluación en MAXENT.

Los conjuntos de presencias destinados a la evaluación se han obtenido a partir de la evidencia fósil de *Abies* y *Cedrus* en algún momento de los intervalos temporales contemplados (Último Máximo Glaciar, LGM: 14 - 26 ka; y el Óptimo Climático del Holoceno, HCO: 5 - 9 ka), (ver Figura 4.2, Figura 4.3).

Existe un sesgo geográfico importante en la distribución de los yacimientos, con mayor densidad en Europa que en África, que penaliza la evaluación de los modelos calibrados a partir de la distribución actual de *A. pinsapo* (en África y sur de Europa). Por esta razón, y teniendo en cuenta que un número importante de registros fósiles atribuidos a *Abies* spp. correspondería a *Abies alba*, indiferenciables de *A. pinsapo* en su reconocimiento, se optó por excluir en la evaluación de los SDM de *A. pinsapo* aquellos yacimientos localizados al norte de 37°30'00" (ver Figura 4.2).

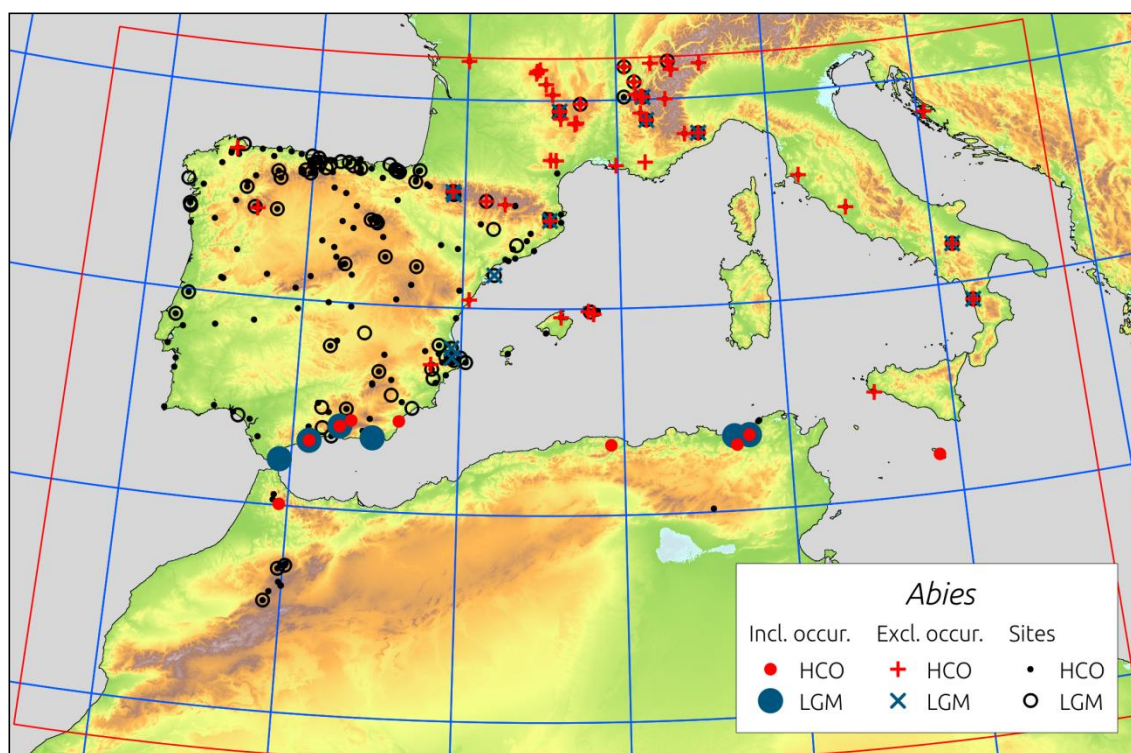


Figura 4.2 Distribución de la presencia de polen de *Abies* spp. en los yacimientos de referencia (en negro) del Mediterráneo Occidental durante el Último Máximo Glaciar (LGM) y el Óptimo Holoceno (HCO). Se diferencian las presencias consideradas en la evaluación (círculos) de las excluidas en la misma (cruces).

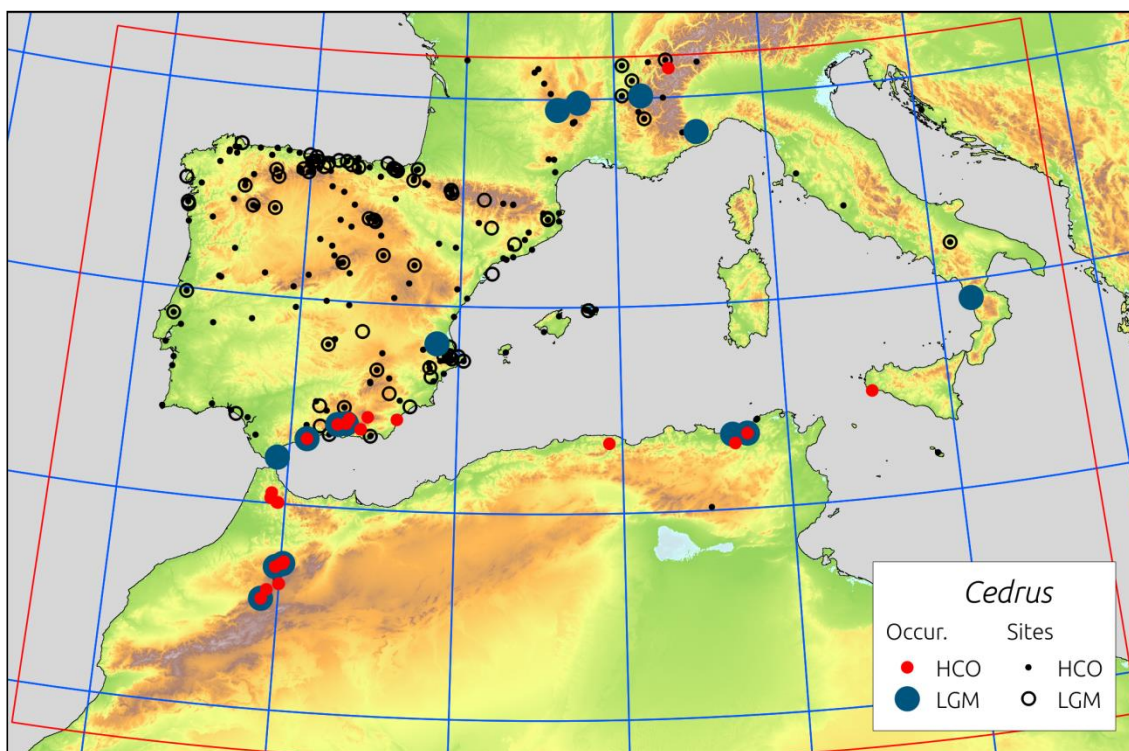


Figura 4.3 Distribución de la presencia de polen de *Cedrus* spp. en los yacimientos de referencia (en negro) del Mediterráneo Occidental durante el Último Máximo Glacial (LGM) y el Óptimo Holoceno (HCO).

4.3. Resultados

4.3.1. Distribución del hábitat proyectado para *Abies pinsapo*

Las variables relacionadas con las precipitaciones aportaron mayor contribución que las temperaturas al modelo de *A. pinsapo* generado con MaxEnt. La precipitación del trimestre más frío (bio19) contribuyó con más de la mitad del peso en el poder predictivo (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Contribución relativa de las variables ambientales seleccionadas al modelo de *Abies pinsapo* realizado con MAXENT.

Variable	Contribución (%)
Precipitación del trimestre más frío (bio19)	59.8
Precipitación del trimestre más seco (bio17)	23.1
Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8)	17.1

La evaluación del modelo generado por MAXENT a partir de las 108 observaciones de presencia y las tres variables climáticas seleccionadas (una de temperatura y dos de precipitaciones referidas a períodos trimestrales) dio lugar a un valor de AUC de 0.999 que no fue necesario contrastar con un modelo nulo para aceptar su validez.

Las proyecciones obtenidas hacia el pasado tuvieron resultados muy diferentes en su evaluación. En el caso de las proyecciones hacia el HCO (6 ka), se aceptó la validez predictiva del modelo con las variables de ambos modelos de circulación general (Tabla 4.3, Figura Supl. A.5). Sin embargo, las proyecciones hacia el LGM (21 ka) no fueron validados por el contraste frente al modelo nulo con ninguno de los GCM, incluso tras haber excluido del contraste aquellos registros fósiles no atribuibles a *A. pinsapo* por la latitud del yacimiento (Tabla 4.3, Figura Supl. A.5).

Tabla 4.3 Evaluación de las proyecciones de los SDM de *Abies pinsapo* hacia el pasado: AUC observados frente al valor de la distribución nula. Los valores de AUC únicamente son significativamente mayores ($P < 0.05$) que el valor AUC de la distribución nula (percentil 0.95 de la distribución nula) en el caso de los modelos proyectados al HCO.

	HCO		LGM	
	CCSM4	MIROC-ESM	CCSM4	MIROC-ESM
Obs. AUC	0.8178	0.8562	0.7356	0.6705
Null AUC	0.7257	0.7490	0.7788	0.7939

Presente

El modelo de distribución del hábitat de *A. pinsapo* proyectado para el presente a la resolución de trabajo abarca la totalidad del área ocupada en la actualidad en la Serranía de Ronda, en el sur de la península ibérica, y la mitad occidental de la cordillera del Rif (Figura 4.4). También se reconocen como áreas idóneas para la especie una gran área disyunta en el Atlas Telliano (norte de Argelia y Túnez).

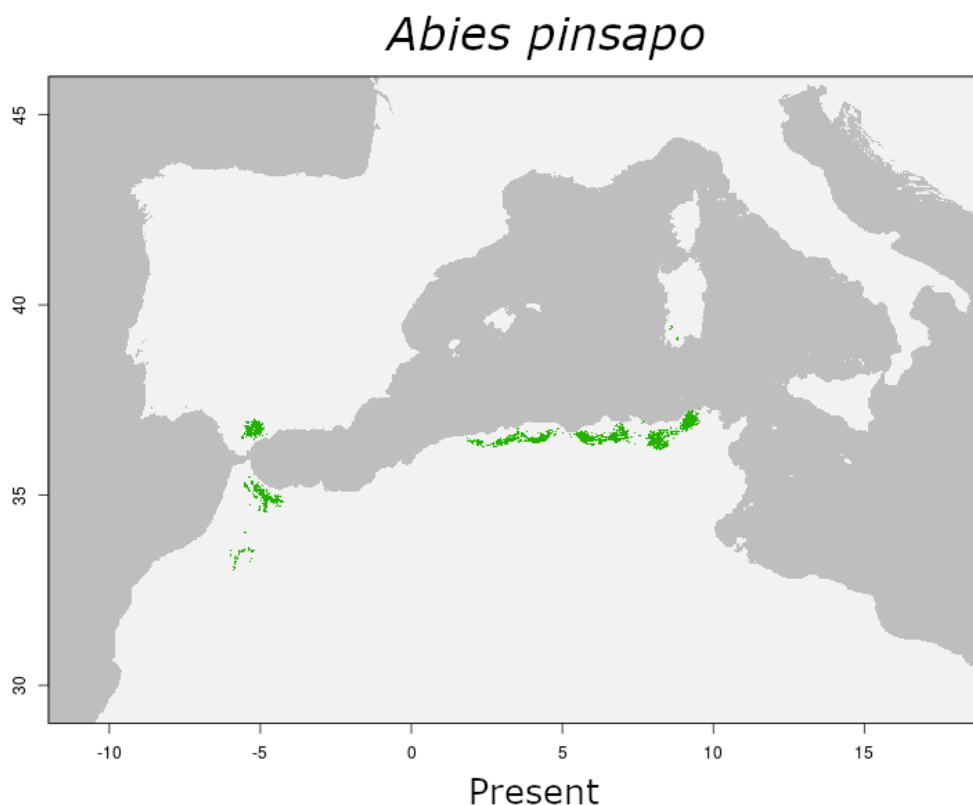


Figura 4.4 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* en el presente realizada con MAXENT en el Mediterráneo Occidental.

Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka)

Las proyecciones del hábitat potencial realizadas hacia el Óptimo Climático del Holoceno generaron distribuciones con algunas variaciones respecto a las del presente. La idoneidad del hábitat es más reducida en todo el Atlas Telliano; y sin embargo, encuentra mayor extensión en el Medio Atlas y, en general en las zonas más occidentales de la distribución óptima para la especie. En el caso de la proyección con MIROC-ESM, la idoneidad del hábitat se extiende a lo largo del Alto Atlas. Como contrapartida, el modelo binario no reconoce zonas idóneas donde el registro fósil contiene presencias de la especie durante el HCO como el sureste ibérico (Figura 4.5).

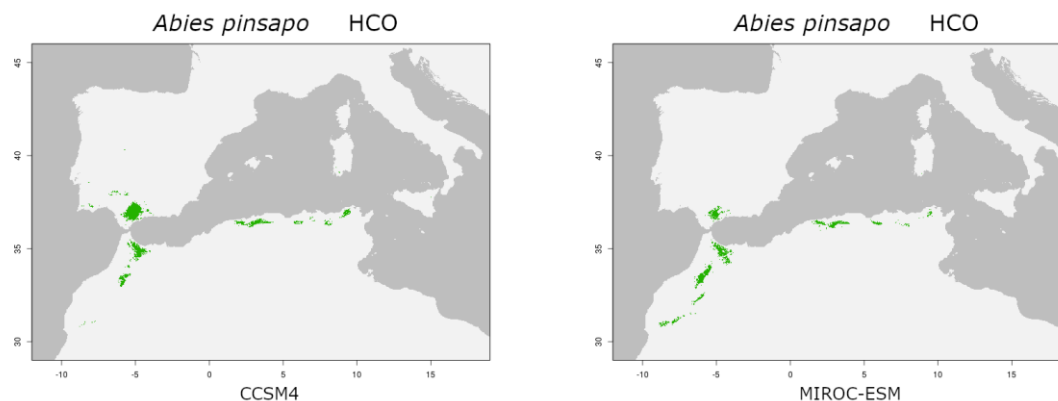


Figura 4.5 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* en el Óptimo Climático del Holoceno (6 ka) realizada con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka)

Las proyecciones hacia el pasado reconocen una mayor extensión del hábitat idóneo para *A. pinsapo*, con diferencias considerables entre las proyecciones derivadas de los GCM. En el caso de CCSM4, el área idónea es mucho mayor, mostrando continuidad entre los sistemas montañosos de Marruecos por un lado (Alto y Medio Atlas y Rif), y los de Argelia y Túnez por otro (Atlas Telliano). En la península ibérica ocuparía todo el sur y se extendería hacia el norte a lo largo de los sistemas montañosos enfrentados al Atlántico. La proyección de MIROC-ESM sigue el mismo patrón, pero con menor representación del hábitat en el Alto Atlas y en las zonas más occidentales del Atlas Telliano (Figura 4.6).

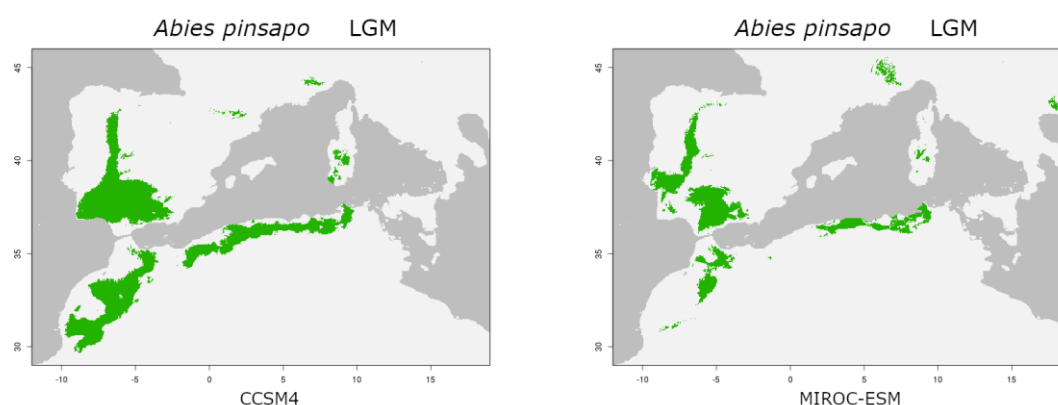


Figura 4.6 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* en el Último Máximo Glacial (21 ka) realizada con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

4.3.2. Distribución del hábitat proyectado para *Cedrus atlantica*

Las variables relacionadas con las temperaturas aportaron mayor contribución que las precipitaciones al modelo de *C. atlantica* generado con MaxEnt. Tanto la temperatura media del trimestre más húmedo (bio8) como la temperatura mínima del mes más frío (bio6) aportaron aproximadamente un tercio del peso en el poder predictivo en el modelo. La precipitación del trimestre más seco (bio14) y la amplitud térmica anual (bio7) contribuyeron con menos de la mitad del peso que las variables anteriores en el poder predictivo (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Contribución relativa de las variables ambientales seleccionadas al modelo de *Cedrus atlantica* realizado con MAXENT.

Variable	Contribución (%)
Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8)	39.2
Temperatura mínima del mes más frío (bio6)	33.6
Precipitación del mes más seco (bio14)	15.5
Amplitud térmica anual (bio7)	11.7

La evaluación del modelo generado por MAXENT a partir de las 211 observaciones de presencia y las cuatro variables climáticas (tres relacionadas con la temperatura y una con la precipitación) dio un valor de AUC de 0.995, por lo que no fue necesario su contraste frente a un modelo nulo para su validación.

La evaluación de las proyecciones al pasado reveló carencias en el grado de predictibilidad cuando se contrastaron frente a los respectivos modelos nulos. Tan sólo se validó la proyección al HCO (6 ka) con las variables de MIROC-ESM (Tabla 4.5, Figura Supl. A.6). Las deficiencias en el predictivo de los modelos se acusó en mayor grado en las proyecciones hacia el LGM (21 ka), ya que las diferencias entre el AUC observado y el del modelo nulo fueron mayores con ambos GCM.

Tabla 4.5 Evaluación de las proyecciones de los SDM de *Cedrus atlantica* hacia el pasado: AUC observados frente al valor de la distribución nula. Los valores de AUC únicamente son significativamente mayores ($P < 0.05$) que el valor AUC de la distribución nula (percentil 0.95 de la distribución nula) en el caso de los modelos proyectados al HCO con el modelo de circulación general MIROC-ESM.

	HCO		LGM	
	CCSM4	MIROC-ESM	CCSM4	MIROC-ESM
Obs. AUC	0.7396	0.7830	0.5011	0.5425
Null AUC	0.7584	0.7398	0.7616	0.7769

Presente

El hábitat idóneo proyectado para *C. atlantica* identifica el área de distribución actual en el Rif, Medio Atlas, Alto Atlas Oriental, Atlas Telliano y Montes Aurés. Además, extiende su idoneidad en el Alto Atlas Central y Occidental, y Atlas Sahariano, en África; y en la cordillera Bética y Sistema Central, en la península ibérica (Figura 4.7).

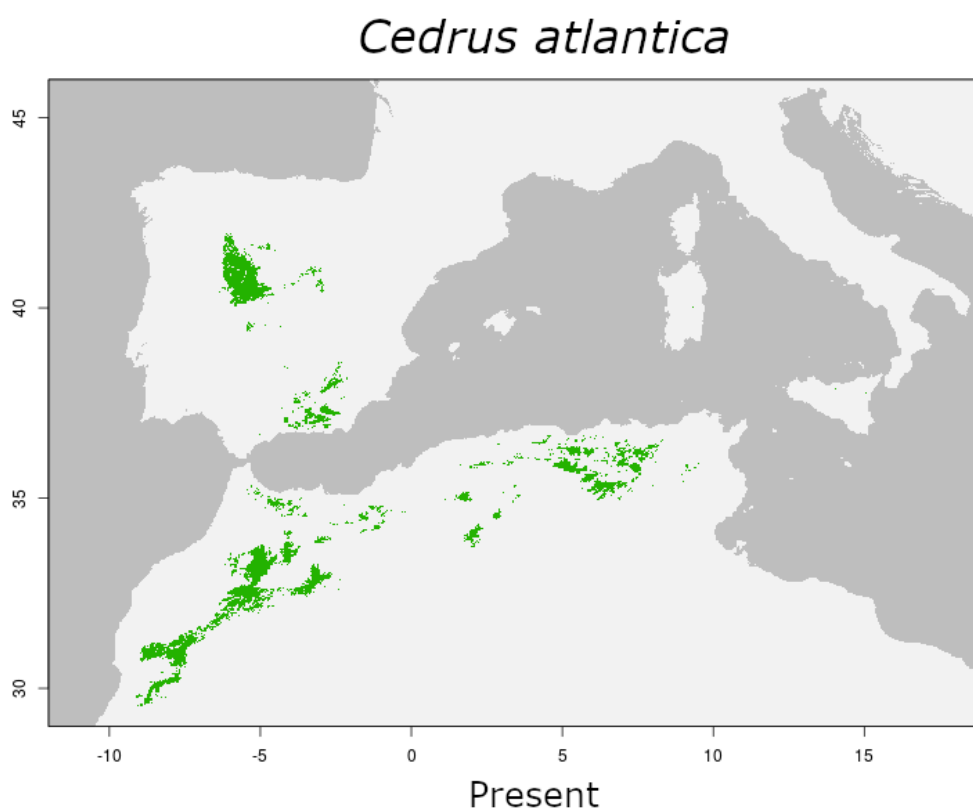


Figura 4.7 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* en el presente realizada con MAXENT en el Mediterráneo Occidental.

Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka)

Las dos proyecciones al HCO muestran ciertas diferencias en el patrón geográfico con respecto a la predicción del presente: La proyección de CCSM4 presenta cierto desplazamiento de la idoneidad hacia el norte (península ibérica) y el este (Atlas Telliano), donde la extensión de las zonas óptimas es mayor, a costa de una reducción de la idoneidad en el Alto Atlas. La proyección de MIROC-ESM disminuye la idoneidad en el conjunto de la distribución del hábitat, dando lugar a un resultado muy semejante al de la distribución actual de la especie (con excepción de la representación en la península ibérica y en el Alto Atlas Occidental) (Figura 4.8).

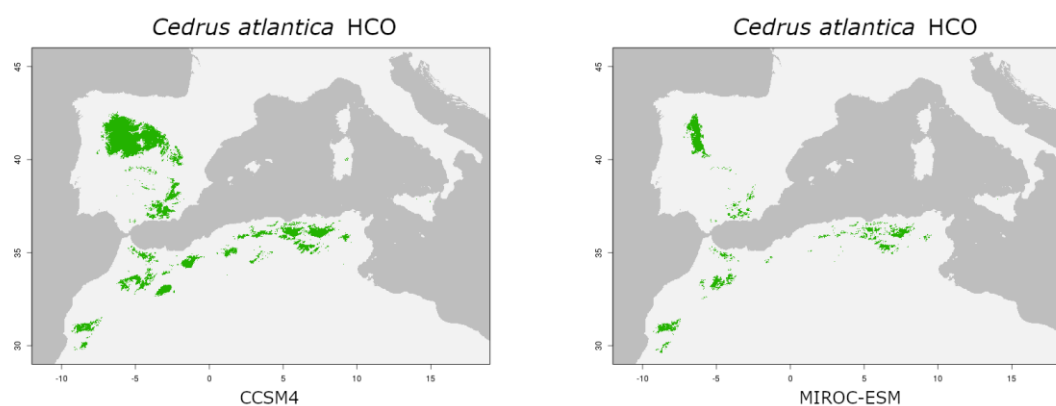


Figura 4.8 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* en el Óptimo Climático del Holoceno (6 ka) realizada con MaxEnt. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka)

Las proyecciones hacia el LGM muestran una mayor extensión de la distribución del hábitat de la especie en este período. El área idónea muestra continuidad a lo largo de los principales sistemas montañosos: Alto y Medio Atlas, Atlas Sahariano y Atlas Telliano. Identifica la idoneidad en gran parte del interior de la península ibérica, y alcanza los Alpes Marítimos y parcialmente los Apeninos (Figura 4.9).

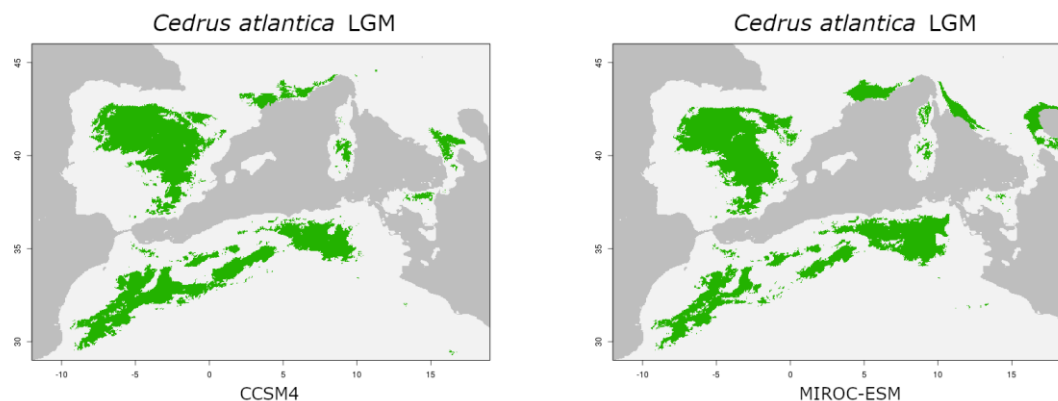


Figura 4.9 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* en el Último Máximo Glacial (21 ka) realizada con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

4.4. Discusión y conclusiones

Distribución de Abies pinsapo

El modelo de *A. pinsapo* presenta un buen ajuste de la distribución del hábitat actual a la escala y resolución de trabajo. La distribución potencial de la especie se restringe a las zonas occidentales de la cordillera Bética y Rif, donde la especie habita en la actualidad. En el norte de África, el hábitat idóneo aparece, de forma disyunta, en el Atlas Telliano, reducto de *Abies numidica* Carrière, especie que, junto con *A. pinsapo*, forma parte de la sección *Piceaster* del género *Abies* (Farjon & Rushforth, 1989). La distribución se encuentra fuertemente influenciada por las precipitaciones invernales, lo que está de acuerdo con la afinidad ecológica descrita para la especie (Arista et al., 1997; Linares & Carreira, 2006; Valladares, 2009), y como se ha resaltado en modelos precedentes (Alba-Sánchez et al., 2010; Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014), lo que explicaría la presencia del hábitat, a escala regional, en las montañas expuestas a los frentes de lluvias procedentes del oeste. En modelos realizados a mayor resolución, las precipitaciones presentaron menor poder discriminante y, en su lugar, la microtopografía condicionó la distribución de la especie (Gutiérrez Hernández, 2018; Navarro Cerrillo et al., 2020).

Los modelos de nicho fueron validados en su contraste con los registros de polen fósil del HCO (tras la eliminación de los registros de *Abies* situados al

norte de 37°30' N). Las predicciones de *A. pinsapo* para el HCO señalan la idoneidad de una área más amplia que la actual, con mayor relevancia hacia la fachada atlántica, que se traduciría en una mayor extensión en el Medio y Alto Atlas con respecto al área idónea actual. Por el contrario, la idoneidad mostraría menor representación en el Atlas Telliano. En la cordillera Bética, la idoneidad de *Abies* se extiende parcialmente durante el HCO hacia el oriente, coincidiendo con los únicos modelos previos en el área (Alba-Sánchez et al., 2010).

Los modelos de nicho de *Abies* no resistieron el contraste con los registros de polen fósil del LGM. Las proyecciones de la idoneidad del hábitat hacia el pasado señalan su continuidad geográfica en el conjunto de la cordillera Bética. Al igual que en los modelos realizados previamente para *A. pinsapo* en el HCO, la idoneidad se manifiesta con mayor intensidad en la fachada atlántica de la península ibérica que en el Levante (contrariamente al área donde se concentran la mayor parte de los registros de polen fósil, ver Figura 4.2) (Alba-Sánchez et al., 2010). En África, se reconocen dos grandes áreas geográficas que mantienen la continuidad interna: Rif, Medio y Alto Atlas, en el área occidental, y Atlas Telliano, en la oriental.

Distribución de Cedrus atlantica

El modelo de distribución de *C. atlantica* para el presente muestra numerosas áreas disjuntas que exceden la distribución actual. Lo más destacable, en este sentido, es la presencia de idoneidad en el área oriental de la cordillera Bética, en Europa; y en la extensión desde el área que ocupa en la actualidad hacia el Alto Atlas Occidental, en África. Las variables que más han contribuido a definir el nicho fundamental de *C. atlantica* están relacionadas con las temperaturas de la estación más fría que, en el clima mediterráneo, es también la más húmeda; de acuerdo con la afinidad ecológica de la especie (Cheddadi et al., 2009; Thomas, 2013).

El modelo de *C. atlantica* proyectado al HCO con las variables de MIROC-ESM superó el contraste frente al registro fósil de polen. Las predicciones de *C. atlantica* para el HCO indican un desplazamiento de la idoneidad hacia el norte en la península ibérica, y hacia el este, en el Atlas Telliano. El patrón de

contracción del área general en el HCO con respecto a la distribución presente concuerda con el modelo realizado con CARAIB para ambos continentes (Demarteau et al., 2007), y contrasta con los resultados de los modelos previos realizados en el norte de África (Bouahmed et al., 2019; Moukrim et al., 2020), que señalan una mayor área de idoneidad en el HCO que en el presente.

El hábitat potencial para *C. atlantica* en el LGM abarca todos los sistemas montañosos del norte de África, mostrando la discontinuidad que suponen los lagos salados interiores entre el Atlas Telliano y el Atlas Sahariano, y las zonas más bajas de la cuenca del Muluya. En Europa, ocupa gran parte de la península ibérica, desde la zona oriental de la cordillera Bética extendiéndose hacia el norte para ocupar toda la Meseta Central. Más al norte, alcanza los Alpes occidentales y ligúricos, y tiene presencia en las islas del Tirreno. Las bajas temperaturas permitirían que *Cedrus* habitara la base de los sistemas montañosos ocupando una mayor área de distribución (Ben Tiba & Reille, 1982; Cheddadi et al., 2009; Salamani, 1991).

Validez de los modelos de distribución de especies

En comparación con los modelos previos sobre las especies, los presentados en este capítulo han resultado menos ajustados, mostrando una notable sensibilidad en las proyecciones al LGM. Esto cabe atribuirse al reducido número de variables predictoras (tres en el caso de *Abies*, cuatro en el de *Cedrus*) seleccionadas en comparación con el elevado número empleadas en el resto de modelos (Bouahmed et al., 2019; Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014; Moukrim et al., 2020; Navarro Cerrillo et al., 2020). Los modelos de alta resolución han sido, igualmente, mucho más ajustados en sus predicciones (Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014; Navarro Cerrillo et al., 2020).

El escaso poder predictivo de los modelos del LGM puede deberse a la asunción de algunos supuestos tales como el del equilibrio de nicho, o el de la existencia de equivalentes climáticos en diferentes períodos temporales (Elith & Franklin, 2013; Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009); aunque también a los sesgos geográficos que presenta el registro fósil, que condicionan tanto la calibración como el contraste, especialmente con MAXENT (Varela et al., 2011,

2014). Para ampliar el nicho de la especie a los distintos escenarios temporales, se ha propuesto incluir en la calibración de los modelos las presencias del registro fósil (Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009). Tanto la calibración como la predicción se verían afectadas por el CGM empleado. Por esta razón, es aconsejable el empleo de varios modelos climáticos y, su ensamblaje en un modelo de consenso (Elith & Franklin, 2013; Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009; Varela et al., 2015). La aproximación al nicho fundamental, con las consideraciones anteriores, podría conseguir un mejor ajuste por medio de un modelo de envueltas (Nogués-Bravo, 2009; Varela et al., 2015).

Dinámica biogeográfica de las especies en el Mediterráneo Occidental

Los modelos reflejan, en general, un patrón acorde con las hipótesis planteadas: Ambas especies tuvieron su mayor extensión durante el período más frío, LGM (21 ka), cuando habitaban las zonas bajas de los sistemas montañosos del Arco Bético-Rifeño, en el caso de *A. pinsapo*; y todo el norte de África, mitad oriental de la península ibérica y entorno del Tirreno, en el caso de *C. atlantica*, con un alto grado de conectividad entre poblaciones. Las zonas más elevadas de los sistemas montañosos estarían cubiertas por vegetación de tipo estepario (Camuera et al., 2019; García-Alix et al., 2017; Nourelbait et al., 2014; Tabel et al., 2016).

El aumento de las temperaturas que tuvo lugar con el comienzo del Holoceno determinó el ascenso en altitud de ambas especies y, con ello, la extinción local y la fragmentación del hábitat (Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2009; Stambouli-Essassi et al., 2007). El óptimo térmico pudo suponer un cuello de botella para *C. atlantica* debido al vínculo que presenta la especie con las bajas temperaturas mínimas del invierno. Así, el cedro ocuparía las cumbres de parte de los sistemas montañosos, a partir de las cuales se extendería nuevamente en su descenso altitudinal con la progresiva disminución de las temperaturas que tuvo lugar durante la última mitad del Holoceno hasta el presente (Nourelbait et al., 2014; Tabel et al., 2016).

En el caso de *A. pinsapo*, las precipitaciones estivales del HCO, mayores que en la actualidad, aún posibilitarían la permanencia de su hábitat en zonas más

amplias a las actuales (Collins et al., 2012). La idoneidad del hábitat de *Abies* en el Atlas Telliano podría asimilarse a cierto grado de conservación de nicho de la sección *Piceaster* dentro del género *Abies*, a la que pertenecen *A. pinsapo* y *A. numidica* (especie endémica de los montes Babor, Atlas Telliano), tras la segregación de sus linajes en el Mioceno inferior (~20 Ma) (Balao et al., 2020). El aumento de la aridez del Holoceno superior determinó la reducción del hábitat de *A. pinsapo* hasta las zonas que ocupa en el presente.

Conclusión

En conclusión, la dinámica biogeográfica de *A. pinsapo* y *C. atlantica* durante el final del Cuaternario en el Mediterráneo Occidental se ha manifestado como una serie de migraciones altitudinales determinadas por la variación de la temperatura. Estos desplazamientos en el gradiente altitudinal se han reflejado geográficamente en fenómenos de expansión, conexión, contracción, aislamiento, refugio y extinción local. La reducción progresiva del hábitat idóneo que ha experimentado *A. pinsapo*, desde el LGM hasta la actualidad, se vio amortiguado durante el HCO gracias a los valores de precipitación estival, mayores entonces que los actuales. La presencia ininterrumpida del hábitat de *C. atlantica* en la península ibérica sugiere la existencia de causas no climáticas implicadas en su extinción local.

Agradecimientos

Financiado por el Proyecto RTI2018-101714-B-I00 "Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. Implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas". Programa Estatal de I+D+i "Retos Investigación", Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación (AEI, MCIU),

Referencias

- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., & González-Hernández, A. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. Y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Revista Ecosistemas*, 27(1), 26-37. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1441>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>
- Anderson, R. S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J. S., & Pérez-Martínez, C. (2011). Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 30(13–14), 1615-1629. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.005>
- André, A., Joly, F., & Métro, A. (1957). *Forêts: Feuille NE* [Map]. Comité de Géographie du Maroc.
- Arar, A., Nouidjem, Y., Bounar, R., Tabet, S., & Kouba, Y. (2020). Modeling of the current and future potential distribution of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) forests revealed shifts in the latitudinal, longitudinal and altitudinal range towards more humid conditions. *Ecological Questions*, 31(3), 49-62. <https://doi.org/10.12775/EQ.2020.022>
- Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2019). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). En H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the Nexus of Geoecology, Geography, Geoarcheology and Geotourism: Advances and Applications for Sustainable Development in Environmental Sciences and Agroforestry Research* (pp. 15-19). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4

- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Balao, F., Lorenzo, M. T., Sánchez-Robles, J. M., Paun, O., García-Castaño, J. L., & Terrab, A. (2020). Early diversification and permeable species boundaries in the Mediterranean firs. *Annals of Botany*, *125*(3), 495-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz186>
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J. M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., & Valle-Hernández, M. (2010). The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *162*(3), 382-402. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.11.007>
- Ben Tiba, B., & Reille, M. (1982). Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale): Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, *8*(4), 75-96.
- Blois, J. L. (2012). Recent advances in using species distributional models to understand past distributions. *Frontiers of biogeography*, *3.4*, 123-124.
- Bonis Martín, V. (2011). *Decisión multicriterio booleana, probabilística y posibilística borrosa de la distribución de Abies pinsapo Boiss* [Master's thesis, Universidad Complutense de Madrid]. E-Prints Complutense. <https://eprints.ucm.es/13982/>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, *20*(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Bouahmed, A., Vessella, F., Schirone, B., Krouchi, F., & Derridj, A. (2019). Modeling *Cedrus atlantica* potential distribution in North Africa across time: New putative glacial refugia and future range shifts under climate change. *Regional Environmental Change*, *19*(6), 1667-1682. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01503-w>

- Brewer, S., Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2012). Paleoeoinformatics: Applying geohistorical data to ecological questions. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(2), 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.009>
- Campbell, J. F. E., Fletcher, W. J., Joannin, S., Hughes, P. D., Rhanem, M., & Zielhofer, C. (2017). Environmental drivers of Holocene forest development in the Middle Atlas, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00113>
- Camuera, J., Jiménez-Moreno, G., Ramos-Román, M. J., García-Alix, A., Toney, J. L., Anderson, R. S., Jiménez-Espejo, F., Bright, J., Webster, C., Yanes, Y., & Carrión, J. S. (2019). Vegetation and climate changes during the last two glacial-interglacial cycles in the western Mediterranean: A new long pollen record from Padul (southern Iberian Peninsula). *Quaternary Science Reviews*, 205, 86-105. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.12.013>
- Carrión, J. S. (Ed.). (2012). *Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Universidad de Murcia, Secretariado PU.
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Collins, P. M., Davis, B. A. S., & Kaplan, J. O. (2012). The mid-Holocene vegetation of the Mediterranean region and southern Europe, and comparison with the present day. *Journal of Biogeography*, 39(10), 1848-1861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02738.x>

- Demarteau, M., Francois, L., Cheddadi, R., & Roche, E. (2007). Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs. *Geo-Eco-Trop*, 31, 105-146.
- Elith, J., & Franklin, J. (2013). Species Distribution Modeling. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2.^a ed., Vol. 6, pp. 692-705). Academic Press.
<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012384719500318X>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- EPD. (2007). *European Pollen Database*.
<http://www.europeanpollendatabase.net/data/>
- Farjon, A., & Rushforth, K. D. (1989). A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, 46(1), 59-79.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217-1223. <https://doi.org/10.1111/ddi.12125>
- García-Alix, A., Jiménez-Espejo, F. J., Toney, J. L., Jiménez-Moreno, G., Ramos-Román, M. J., Anderson, R. S., Ruano, P., Queralt, I., Huertas, A. D., & Kuroda, J. (2017). Alpine bogs of southern Spain show human-induced environmental change superimposed on long-term natural variations. *Scientific Reports*, 7(1), 7439. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07854-w>
- GBIF.org. (2012). *GBIF Home Page*. <http://www.gbif.net>
- 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. <https://doi.org/10.21138/bage.2532>

- Gutiérrez Hernández, O., Cámara Artigas, R., & García, L. V. (2017). Nicho ecológico y distribución geográfica del pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.). *Takurunna: Anuario de Estudios sobre Ronda y La Serranía*, 6-7, 59-88.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5)* [Computer software].
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Leo Meyer, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.). IPCC. <https://epic.awi.de/37530/>
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., & Suc, J.-P. (2010). Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 403-415. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.001>
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x>
- Junta de Andalucía/CMA. (2010). *Base de Datos de Localización y Seguimiento de la Flora Amenazada y de Interés en Andalucía (FAME)*. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam/informacionambiental>
- Junta de Andalucía/CMA. (2011). *Plan de Recuperación del Pinsapo* (BOJA N.º 25; pp. 29-33). Author. <http://www.juntadeandalucia.es/boja/2011/25/boletin.25.pdf>

- 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(4), 619-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x>
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- López-Tirado, J., & Hidalgo, P. J. (2014). A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>
- Magri, D. (2012). Quaternary History of *Cedrus* in Southern Europe. *Annali Di Botanica*, 2(0), 57-66. <https://doi.org/10.4462/annbotrm-10022>
- Magri, D., Di Rita, F., Aranbarri, J., Fletcher, W., & González-Sampériz, P. (2017). Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews*, 163, 23-55. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.02.014>
- Magri, D., & Parra, I. (2002). Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters*, 200(3), 401-408. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(02\)00619-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(02)00619-2)
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

- M'Hirit, O., & Benzyane, M. (Eds.). (2006). *Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps*. Mardaga.
- Moukrim, S., Lahssini, S., Rifai, N., Menzou, K., Mharzi-Alaoui, H., Labbaci, A., Rhazi, M., Wahby, I., El Madihi, M., & Rhazi, L. (2020). Modélisation de la distribution potentielle de *Cedrus atlantica* Manetti au Maroc et impacts du changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 344, 3-16. <https://doi.org/10.19182/bft2020.344.a31888>
- Muller, S. D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.-R., Rifai, N., & Daoud-Bouattour, A. (2015). Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0504-9>
- Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J., & Palacios-Rodríguez, G. (2020). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. In Southern Spain? *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09784-4>
- Navarro Cerrillo, R. M., Lara Fernández, A., Blanco Oyonarte, P., Calzado Martínez, C., López Quintanilla, J., Fernández Cancio, A., Guzmán Álvarez, J. R., & Sánchez Salguero, R. (2006). Physiography potentiality of Spanish fir forests (*Abies pinsapo* Boiss.) in Andalucía. *Forest System*, 15(S1), S137-S152. <https://doi.org/10.5424/srf/200615S1-00988>.
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 521-531. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x>
- Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Eynaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K., Goslar, T., Khater, C., Tabel, J., & Cheddadi, R. (2014). An 18 000-year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 29(5), 423-432. <https://doi.org/10.1002/jqs.2708>
- Phillips, S. J. (2017). *A Brief Tutorial on Maxent*. http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/

- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Postigo-Mijarra, J. M., Barrón, E., Gómez Manzaneque, F., & Morla, C. (2009). Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2025-2043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02142.x>
- Postigo-Mijarra, J. M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., & García, S. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 416-426. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.015>
- Quézel, P. (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: Signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19(3), 243-260.
- Raes, N., & ter Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30(5), 727-736. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05041.x>
- Reille, M. (1976). Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains: Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2, 153-170. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1976.925>
- Reille, M. (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). En X INQUA Congress (Ed.), *Recherches Françaises sur le Quaternaire hors de France: Vol. Supplément au Bulletin de l'AFEQ*, 50 (pp. 53-76). CNRS.
- Salamani, M. (1991). Premières données palynologiques sur l'histoire Holocène du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie, Algérie). *Ecologia Mediterranea*, 17, 145-159.

- Sánchez-Robles, J. M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J. L., Ortiz, M. A., Vela, E., & Talavera, S. (2014). Phylogeography of SW Mediterranean firs: Different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.005>
- Sękiewicz, K., Sękiewicz, M., Jasińska, A. K., Boratyńska, K., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2013). Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 147, 125-134. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>
- Stambouli-Essassi, S., Roche, E., & Bouzid, S. (2007). Evolution de la végétation et du climat dans le Nord-ouest de la Tunisie au cours des 40 derniers millénaires. *Geo-Eco_Trop*, 31, 171-214.
- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C., Marske, K. A., Nógues-Bravo, D., & Normand, S. (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 30(21–22), 2930-2947. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.06.012>
- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., Vidal, L., Benkaddour, A., Nourelbait, M., & Cheddadi, R. (2016). Environmental changes over the past 25 000 years in the southern Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 31(2), 93-102. <https://doi.org/10.1002/jqs.2841>
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., & Stuessy, T. F. (2008). Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany*, 95(10), 1262-1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
- Terrab, A., Paun, O., Talavera, S., Tremetsberger, K., Arista, M., & Stuessy, T. F. (2006). Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *American journal of botany*, 93(9), 1274-1280.

- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T. F., & Tremetsberger, K. (2007). Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon*, 56(2), 409-416. <https://doi.org/10.1002/tax.562012>
- Thomas, P. (2013). *Cedrus atlantica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S., & Terribile, L. C. (2015). A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. *PLoS ONE*, 10(6), e0129037. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129037>
- Varela, S., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2011). Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3), 451-463. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.07.021>
- Varela, S., Mateo, R. G., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Macroecología y ecoinformática: Sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Revista Ecosistemas*, 23(1), 46-53. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.07>

Apéndice A.

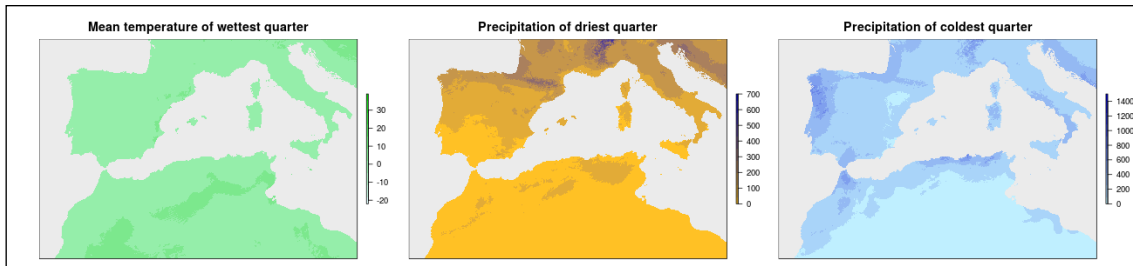


Figura Supl. A.1 Variables descriptoras del hábitat de *Abies pinsapo*: Temperatura media del trimestre más húmedo, Precipitación de trimestre más seco, y Precipitación del trimestre más frío.

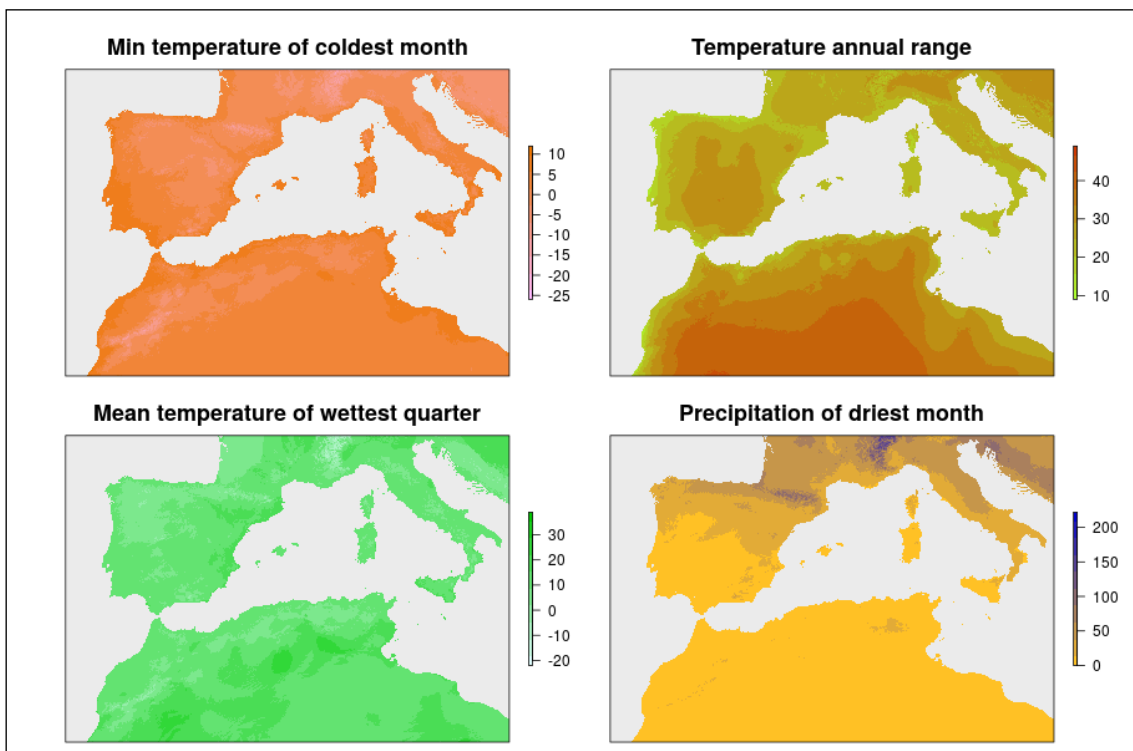


Figura Supl. A.2 Variables descriptoras del hábitat de *Cedrus atlantica*: Temperatura mínima del mes más frío, Amplitud térmica anual, Temperatura media del trimestre más húmedo, y Precipitación del mes más seco.

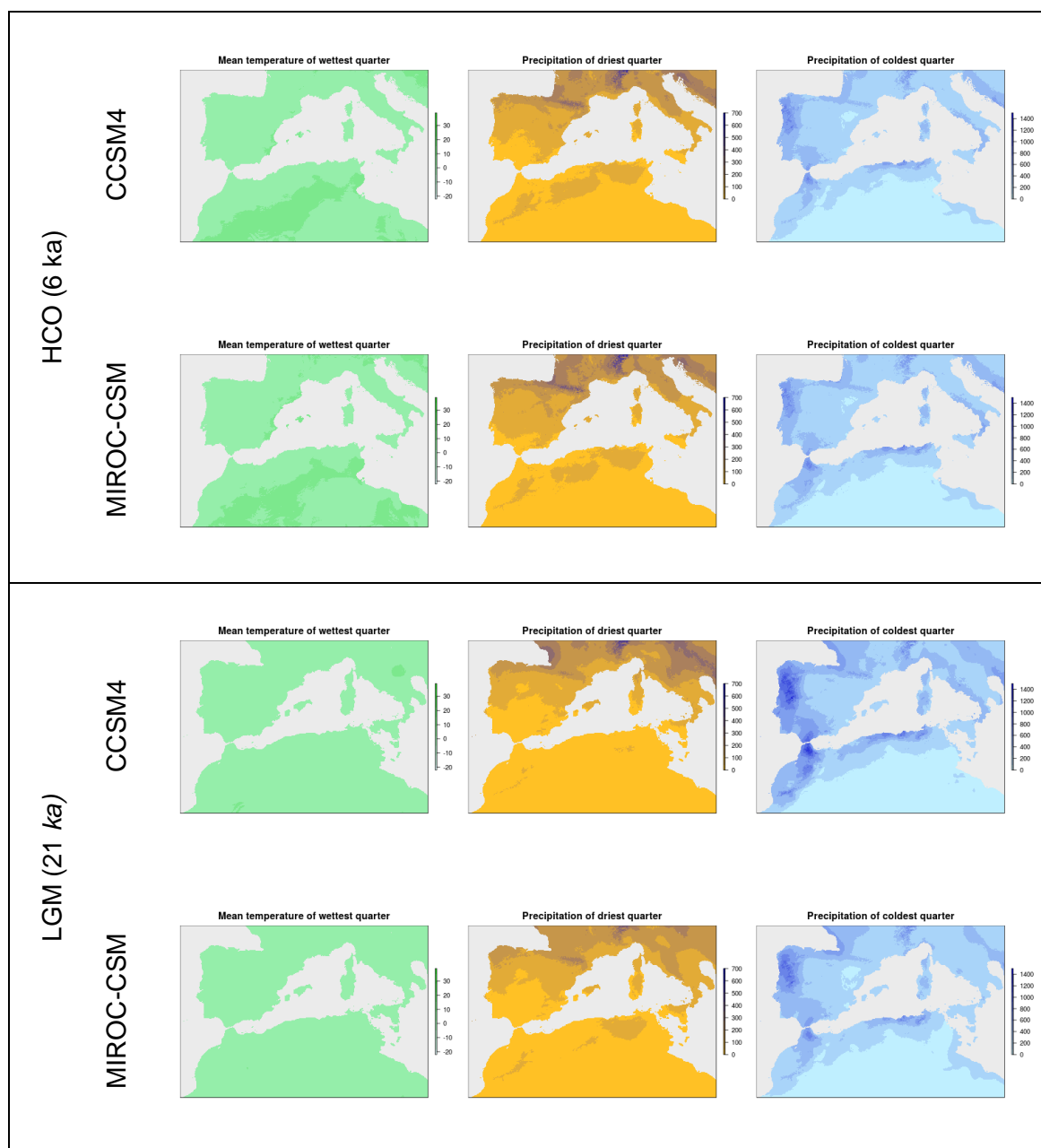


Figura Supl. A.3 Variables predictoras empleadas en los modelos de distribución del hábitat de *Abies pinsapo* para el pasado (Óptimo Climático del Holoceno, HCO, y Último Máximo Glacial, LGM) según dos Modelos de Circulación General.

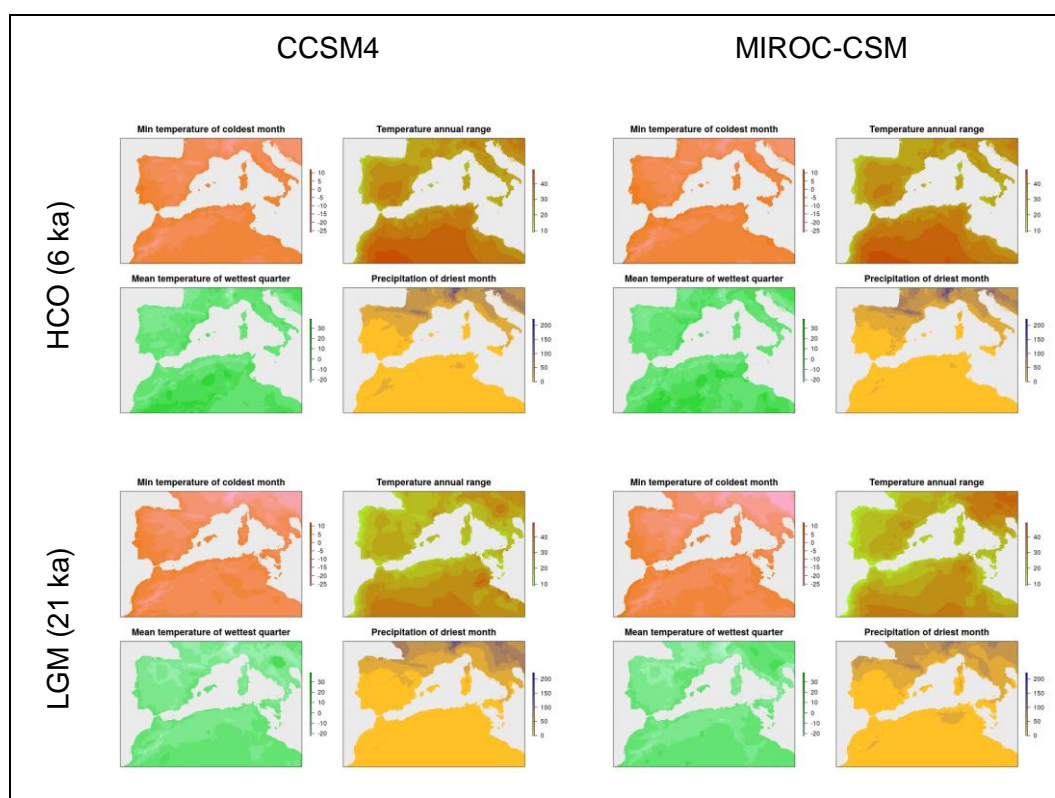


Figura Supl. A.4 Variables predictoras empleadas en los modelos de distribución del hábitat de *Cedrus atlantica* para el pasado (Óptimo Climático del Holoceno, HCO, y Último Máximo Glacial, LGM) según dos Modelos de Circulación General.

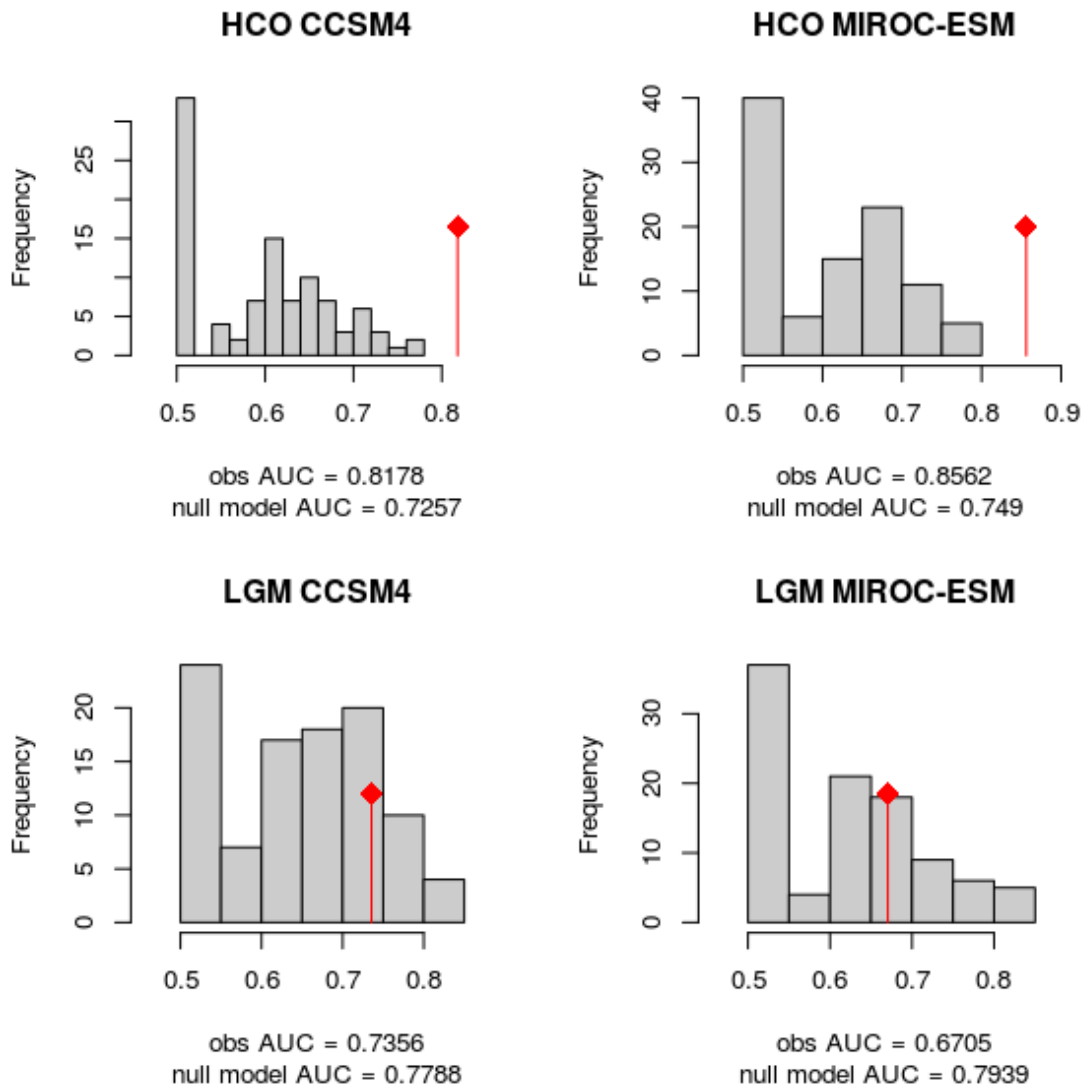


Figura Supl. A.5 Evaluación del modelo de distribución de *Abies pinsapo*. Se contrasta el AUC de las presencias de polen de *Abies* spp. en el HCO y LGM, como valores observados, frente al valor de AUC de la distribución nula construida a partir de conjuntos aleatorios tomados del total de yacimientos de referencia.

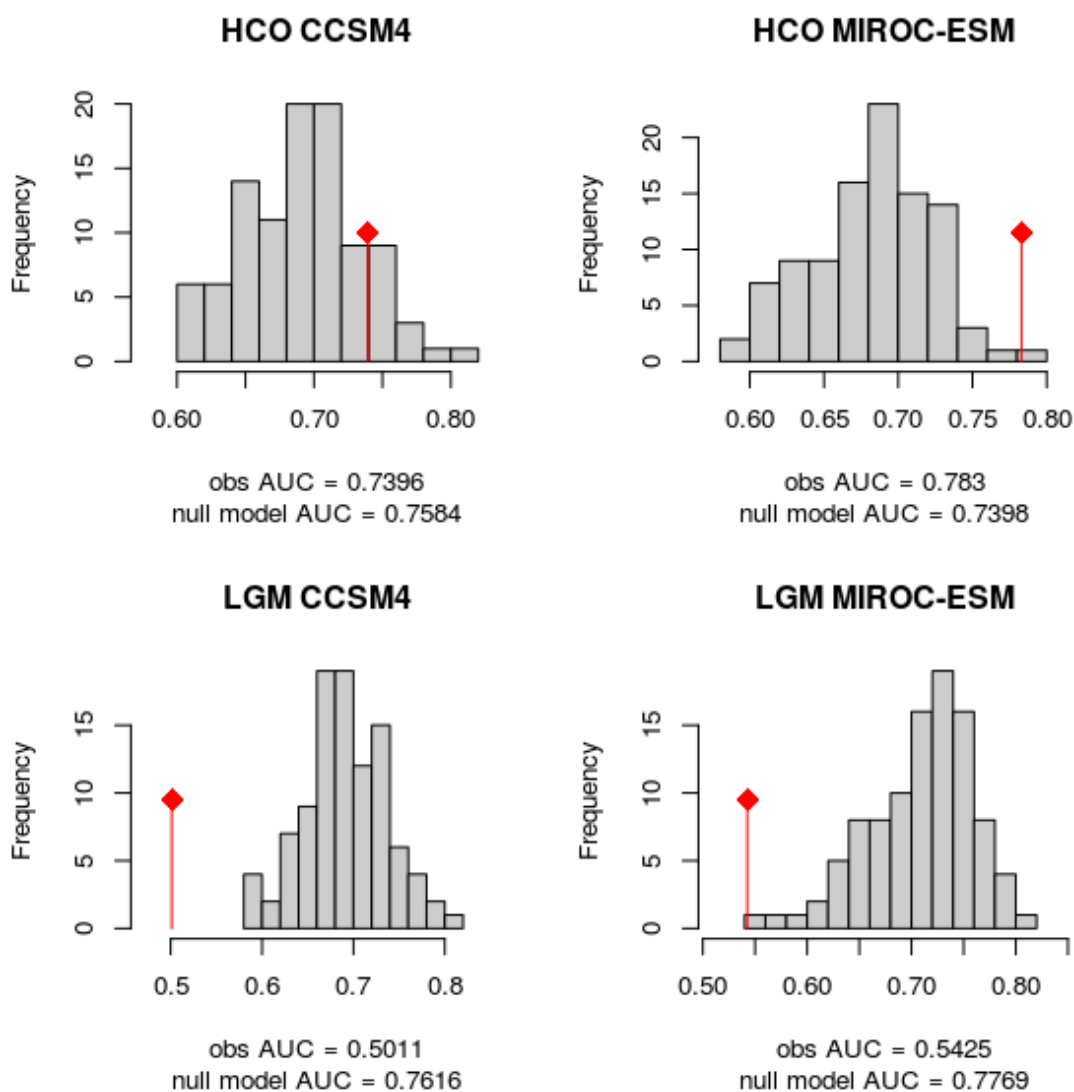


Figura Supl. A.6 Evaluación del modelo de distribución de *Cedrus atlantica*. Se contrasta el AUC de las presencias de polen de *C. atlantica* en el HCO y LGM, como valores observados, frente al valor de AUC de la distribución nula construida a partir de conjuntos aleatorios tomados del total de yacimientos de referencia.

Tabla Supl. A.1 Correlación entre variables descriptoras del habitat de *Abies pinsapo*: *Twet*: Temperatura media del trimestre más húmedo, *Pdrq*: Precipitación de trimestre más seco, y *Pcol*: Precipitación del trimestre más frío.

	<i>Twet</i>	<i>Pdrq</i>	<i>Pcol</i>
<i>Twet</i>	1		
<i>Pdrq</i>	-0.469	1	
<i>Pcol</i>	-0.619	0.62	1

Tabla Supl. A.2 Correlación entre variables descriptoras del habitat de *Cedrus atlantica*: *Tcol*: Temperatura mínima del mes más frío, *Tran*: Amplitud térmica anual, *Twet*: Temperatura media del trimestre más húmedo, y *Pdrm*: Precipitación del mes más seco.

	<i>Tcol</i>	<i>Tran</i>	<i>Twet</i>	<i>Pdrm</i>
<i>Tcol</i>	1			
<i>Tran</i>	0.031	1		
<i>Twet</i>	0.457	0.42	1	
<i>Pdrm</i>	-0.677	-0.499	-0.43	1

Tabla Supl. A.3 Presencias de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* empleadas en los modelos de presente, pasado y futuro en el Mediterráneo occidental.

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrusatlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
36.79020	-5.37731	33.42663	-5.15985
36.77085	-5.44531	33.41687	-5.15529
36.77629	-5.43339	33.42032	-5.16990
36.78030	-5.43779	35.24491	-5.42844
36.78654	-5.43395	35.24113	-5.43012
36.78546	-5.43119	35.24218	-5.42826
36.78530	-5.42711	35.24723	-5.08817
36.69151	-5.48559	35.23827	-5.08280
36.76867	-5.38862	35.18434	-5.21659
36.76856	-5.38906	34.90403	-4.50827
36.76625	-5.39118	34.91535	-4.58081
36.76810	-5.39627	34.93586	-4.61342
36.76692	-5.39915	34.91000	-4.61783
36.76597	-5.40407	34.89696	-4.65322
36.76640	-5.40603	34.90002	-4.63995
36.76654	-5.41266	34.89879	-4.62818
36.77002	-5.41868	34.89074	-4.61441
36.77291	-5.42412	34.90799	-4.53649
36.77608	-5.43196	34.84970	-4.61157
36.77534	-5.43643	34.84355	-4.58215
36.77612	-5.40065	34.84680	-4.56168
36.77351	-5.40048	34.84329	-4.54487
36.77271	-5.40077	34.83949	-4.53590
36.77240	-5.40105	34.84050	-4.53220
36.77295	-5.40183	34.83998	-4.52739
36.77980	-5.39494	34.85444	-4.54237
36.78035	-5.40848	34.96094	-4.66638
36.79208	-5.39659	35.03349	-4.90929
36.79109	-5.39718	35.12127	-5.13372
36.79398	-5.41691	35.14314	-5.14355
36.80021	-5.41036	35.14348	-5.14944
36.80217	-5.41464	35.14191	-5.15208
36.80275	-5.41838	35.13915	-5.15104
36.77721	-5.39434	35.34574	-5.29295
36.77951	-5.42944	34.81996	-4.43574
36.75852	-5.45159	34.81242	-4.46209

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrusatlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
36.75268	-5.43551	34.84463	-4.26662
36.75436	-5.43664	34.84800	-4.29858
36.76130	-5.43870	34.85913	-4.32115
36.76193	-5.43633	32.97085	-5.44588
36.76220	-5.43331	32.95177	-5.45861
36.76375	-5.41816	32.95608	-5.46837
36.72863	-5.37398	33.18990	-5.33721
35.17848	-5.16178	33.17283	-5.33924
35.17898	-5.20295	32.89714	-5.33132
35.18879	-5.20314	32.94475	-5.26952
35.18434	-5.21659	32.94683	-5.24333
35.10867	-5.13912	32.92650	-5.37093
35.12127	-5.13372	32.93649	-5.36443
35.13686	-5.13789	32.94304	-5.43534
35.14314	-5.14355	32.84984	-5.18025
35.14353	-5.14612	32.87000	-5.23725
35.14213	-5.14819	32.88566	-5.25791
35.14822	-5.14092	32.91430	-5.23921
35.15624	-5.14042	35.01370	-4.91820
35.13377	-5.07208	35.01811	-4.90536
35.11844	-5.05793	35.01668	-4.90211
35.13580	-5.11898	35.13580	-5.11898
35.12195	-5.10289	34.08440	-4.17691
36.48611	-5.21022	33.85286	-4.04178
36.49202	-5.19897	33.82253	-4.05839
36.48440	-5.20234	33.79968	-4.06588
36.49124	-5.20172	33.84708	-4.04799
36.49047	-5.20699	33.77674	-4.07783
36.49415	-5.21039	33.65363	-4.15921
36.49300	-5.21085	33.40456	-4.65626
36.49042	-5.21110	33.22491	-4.95817
36.48733	-5.21391	33.25282	-4.94548
36.48721	-5.21006	32.46462	-5.31559
36.70442	-4.96328	32.44401	-5.36197
36.70447	-4.95785	32.41762	-5.43241
36.70824	-4.96379	32.53156	-4.98996
36.64856	-5.04177	32.53419	-4.97235
36.66371	-5.03144	32.28702	-5.30684
36.69548	-5.01900	32.30110	-5.41034

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrus atlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
36.69592	-5.01670	32.25883	-5.43021
36.69474	-5.01443	32.97655	-5.06157
36.70011	-5.01851	33.00634	-5.07146
36.70214	-5.02261	33.26747	-5.19053
36.71336	-5.01423	33.37791	-5.12840
36.71097	-5.01487	33.36421	-5.13971
36.70631	-5.01623	33.40796	-5.18442
36.70521	-5.01770	33.40148	-5.20847
36.70319	-5.02251	33.35228	-5.23105
36.67838	-4.99694	33.32570	-5.23776
36.67714	-4.99509	33.30050	-5.23650
36.68781	-4.98794	33.25344	-5.23962
36.68310	-5.00165	33.23847	-5.29099
36.69262	-5.03695	33.15973	-5.23868
36.74250	-4.98415	33.21393	-5.23322
36.73977	-4.99112	33.23202	-5.20192
36.73551	-4.99583	32.97763	-5.34518
36.72546	-5.00475	33.09837	-5.24609
36.72347	-5.00528	33.03239	-5.23524
36.73127	-4.98784	33.03495	-5.21971
36.73246	-4.96910	33.41306	-5.12399
36.72651	-4.98410	33.49145	-5.12781
36.72632	-4.99253	33.51227	-5.00748
36.72653	-4.97823	33.55234	-5.01092
36.73175	-4.97169	33.47548	-5.03727
36.72254	-4.96644	33.47719	-5.01981
36.72390	-4.97267	33.43927	-5.05118
36.71362	-4.98044	33.42142	-5.06420
36.71102	-4.98395	33.41503	-5.08475
36.71206	-4.99106	33.40592	-5.09977
36.71493	-5.00146	33.41729	-5.10150
36.71778	-4.99134	32.67245	-5.47502
36.72035	-4.98507	35.86484	1.94571
36.72127	-4.97938	35.85536	2.00491
36.71882	-4.97094	35.85942	1.99011
36.71158	-4.97122	35.85685	1.97774
36.70599	-4.97412	35.84911	1.94894
36.70187	-4.97777	35.86492	1.95796
36.70432	-4.99177	35.88032	1.93194

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrusatlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
36.63133	-4.91204	35.87109	1.92533
36.63501	-4.91376	36.49633	5.43594
36.63726	-4.91258	36.51237	5.49445
36.63513	-4.90998	36.48912	5.44925
36.63119	-4.91915	36.50088	5.47962
36.61177	-4.89951	36.50522	5.45908
36.58616	-4.89996	36.49412	5.46453
36.58782	-4.89806	35.55808	5.97849
36.58847	-4.89660	35.62993	6.13100
36.59435	-4.89462	35.61108	6.10167
36.59200	-4.88792	35.62015	6.11334
36.56603	-4.90117	35.59485	6.06325
36.68266	-4.96101	35.58772	6.03858
36.69098	-4.97713	35.58825	6.02502
36.69085	-4.97343	35.59452	6.01103
36.69071	-4.97059	35.59070	5.97352
36.68850	-4.96886	35.61053	6.07891
36.68343	-4.97028	35.58768	5.98088
36.66366	-5.04162	35.59342	5.99365
36.66148	-5.05203	35.56041	5.94821
36.66343	-5.05957	35.54769	5.97896
36.66060	-5.06199	35.57016	6.04087
36.66917	-5.05044	35.57384	6.06117
36.67130	-5.04549	35.57089	5.94619
36.61568	-4.97163	35.56822	5.86316
36.61151	-5.01804	35.56723	5.88452
36.66655	-5.03367	35.56345	5.85028
36.67179	-5.02700	35.55538	5.86767
36.66969	-5.03666	35.73011	5.34066
36.67175	-5.03978	35.73613	5.34973
36.68590	-5.03992	35.72504	5.32661
36.68720	-5.03531	35.74696	5.33882
36.68661	-5.02591	35.76406	5.08617
36.68847	-5.02455	35.76068	5.09145
36.68877	-5.02554	35.73014	5.29950
36.69148	-5.02926	35.84776	5.03155
36.69040	-5.03423	35.85007	4.99324
36.69819	-5.02978	35.85161	5.03063
36.69814	-5.03876	35.76699	5.09427

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrus atlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
36.70142	-5.03828	35.72385	5.22279
36.70988	-4.96917	35.72294	5.21233
36.70533	-4.96761	35.68976	5.50873
36.70322	-4.96582	35.69331	5.52151
35.26667	-5.11757	35.69729	5.54269
35.25986	-5.10363	35.70820	5.52970
35.24723	-5.08817	35.70620	5.56136
35.23827	-5.08280	36.46374	2.94064
		36.40371	2.83917
		36.41066	2.83063
		36.41609	2.85467
		36.43273	2.86944
		36.41780	2.86587
		36.43627	2.88053
		36.42814	2.89669
		36.42378	2.88245
		36.43441	2.82372
		36.47365	4.00440
		36.47640	3.99604
		36.47165	4.01599
		36.46971	4.03622
		36.43901	4.21338
		36.45787	4.23657
		36.46050	4.27681
		36.47504	4.05353
		36.48530	4.40352
		36.48444	4.37339
		36.47073	4.29265
		36.46958	4.31649
		36.48725	4.38858
		36.45474	3.98618
		36.44890	4.10202
		36.45263	4.05619
		36.43241	4.11976
		35.32361	6.60408
		35.30881	6.61267
		35.30255	6.62529
		35.31735	6.62477
		35.33044	6.62856

<i>Abies pinsapo</i>		<i>Cedrusatlantica</i>	
Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
		35.32203	6.63457
		35.31712	6.61241
		35.33280	6.64692
		35.31174	6.65737
		35.32101	6.65291
		35.31348	6.66760
		35.33129	6.67752
		35.30115	6.63876
		35.35198	6.97875
		35.35443	6.96366
		35.35012	6.94347
		35.36435	6.94959
		35.35833	6.92614
		35.37632	6.96035
		35.36365	6.71578
		35.31744	6.87354
		35.31976	6.88582
		35.37601	6.20375
		35.37654	6.18898
		35.37303	6.17291
		35.88893	1.65672
		36.53904	5.47432
		36.53654	5.45279
		36.53658	5.43962

Tabla Supl. A.4 Localización de la presencia de polen de *Abies* y *Cedrus* durante el Último Máximo Glacial (LGM) y el Óptimo Holoceno (HCO) en los yacimientos de referencia (*sites*) del Mediterráneo Occidental, considerados en la validación de las proyecciones de la distribución de ambos táxones para el pasado. Se señalan con una X la existencia de registro fósil correspondiente al período temporal. En el caso de existencia de registro fósil, el yacimiento forma parte del background considerado en la evaluación. Las presencias de las especies conforman las observaciones destinadas a la evaluación. En *Abies*, se han excluido aquellas observaciones localizadas al norte de 37.5°.

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
A Golada	42.70556	-7.00000						
A Pena Grande	43.36167	-7.73667	X					
A Valiña	43.04528	-7.33611						
Abauntz	43.00000	-1.63333	X	X				
Abiare	37.15611	9.10111						
Abric de la Falguera	38.67278	-0.56639	X					
Abric Romaní	41.53278	1.68806						
Abrigo de la Peña del Perro	43.44417	-3.42639						
Abrigo de Sopena	43.31667	-4.93333		X				
Afourgagh	33.61361	-4.87806						
Aguersif	32.97250	-5.15861						
Ait Amama	32.96389	-5.12722						
Ait Ichou	32.68000	-5.48778	X	X			X	X
Aizpea	42.94639	-1.25556	X					
Albufera de Alcudia	39.79667	3.10667	X			excl.		
Alfaix	37.14472	-1.94417						
Algendar	39.94944	3.96806	X					
Almenara de Adaja	41.19194	-4.66806						
Alpiarça	39.23333	-8.58333						
Alsa	43.11778	-4.01667						
Alto de la Espina	43.38111	-6.32722	X					
Ambrona	41.16028	-2.49833	X	X				
Antas	37.20806	-1.82333	X			X		X
Arbatète	35.03083	-5.24972	X			X		X
Area Longa	43.60000	-7.30000						
Arenal de San Gregorio	39.30000	-3.01667		X				
Arenaza	43.25833	-3.09972	X					
Arroyo de las Cárcavas	40.84194	-4.03139						

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Arroyo de Navalacarreta	40.85222	-4.03111						
Arroyo de Valdeconejos	40.86222	-4.05972						
As Pontes	43.35000	-7.48333	X					
Atapuerca	42.35000	-3.51667						
Avenc dels Dos Forats	39.10722	-0.41611	X					
Ayoó de Vidriales	42.12611	-6.07028	X	X				
Azután	39.78056	-5.14861	X					
Bab El Karn	35.02278	-5.20694	X					X
Bajondillo	36.62250	-4.49667	X	X	X	X	X	X
Baldayo	43.30000	-8.66667						
Balma del Gai	41.81667	2.13861	X					
Banyoles	42.12694	2.75861	X	X	excl.	excl.		
Baños de Tredos	42.65778	0.92750						
Barreiro	38.65167	-9.07639	X					
Bauma del Serrat del Pont	42.25583	2.60833	X					
Baza	37.23333	-2.70833	X					X
Beni M'Tir	36.72611	8.70889						
Berroberría	43.26833	-1.50833	X	X				
Besós	41.40000	2.25000	X					
Bòbila Ordis	42.13917	2.73333						
Bokanjacko	44.18333	15.23333	X				excl.	
Bonnecombe	44.56667	3.12500	X				excl.	
Bosc dels Estanyons	42.48056	1.62917	X					
Bou Hachem	35.25889	-5.43167						
Bourdim	36.79833	8.25139						
Brameloup	44.74444	3.08111	X				excl.	
Braña Rubia	43.12972	-8.74250						
Brañagallones	43.12556	-5.29889						
Brañas de Lamela	42.76806	-6.85000						
Bruixes	41.42111	2.02611						
Buraca Escura	39.91667	-8.55000						
Buraca Grande	39.91917	-8.60972	X	X				
Burmarrad ria	35.93500	14.41444	X				X	
Caamaño	42.65000	-9.03333		X				
Cabeço de Porto Marinho	39.36667	-8.93333	X	X				

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Cabezo de la Cruz	41.49333	-1.06944						
Cal Guardiola	41.56833	2.01111						
Cala Galdana	39.93667	3.96472	X				excl.	
Cala'n Porter	39.87056	4.13139	X				excl.	
Calaveres	38.79444	-0.01639		X				
Calvero de la Higuera	40.93333	-3.76667	X	X				
Campo Lameiro	42.54444	-8.52694	X					
Camporredondo	41.45944	-4.54444	X					
Cañada de la Cruz	38.06472	-2.69083	X					
Carril de Caldereros	37.67500	-1.76250	X					
Casa del Pino	37.33333	-6.67583						
Casablanca-Almenara	39.75000	-0.18333	X					
Castelejo	37.09944	-8.94389	X					
Castelló d'Empúries	42.28139	3.12028	X					
Castillejos de Montefrío	37.33611	-3.96611	X					
Castillo de Calatrava	39.07250	-3.85500	X					
Cerro de la Horca	39.38333	-6.03333						
Cerro del Alcázar de Baeza	37.98806	-3.47250						
Chan de Lamoso	43.49806	-7.55250	X				excl.	
Chantemerle	45.91667	0.01667	X				excl.	
Charco da Candieira	40.34361	-7.57778	X					
Chataigneraie	36.69694	4.60528	X				X	X
Cinglera del Capelló	41.52861	1.69111		X				
Clapeyret	44.14722	7.23889	X				excl.	
CM5 Beliche	37.26667	-7.45000	X					
Cobrante	43.31944	-3.52889						
Col du Zad	33.02861	-5.07083						
Comella	43.28278	-4.98944	X	X				
Correo	44.50833	5.98306	X	X	excl.	excl.		
Corteguero	43.11944	-5.36528	X					
Coudelaria de Alter do Chão	39.22444	-7.67667	X					
Cova 120	42.27500	2.61167	X					
Cova Beneito	38.80000	-0.46667		X				

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Cova Da Valiña	42.78250	-7.23583						
Cova de L'Arbreda	42.16000	2.74694		X				
Cova de l'Or	38.84444	-0.36389	X					
Cova de La Guineu	41.44028	1.57472	X					
Cova de les Cendres	38.68611	0.15250	X	X				
Cova del Frare	41.63750	2.01917	X					
Cova del Parco	41.91333	0.94194		X				
Cova des Càrritx	39.96778	3.96639						
Cova Fosca	40.41806	-0.10333	X					
Covalejos	43.39667	-3.93278						
Creixell	41.15556	1.43389	X					
Cristol Lake	44.99750	6.63333	X			excl.		
Cruz da Colada	42.90000	-6.78333						
Cubelles	41.21667	1.65000	X					
Cucú	37.63778	-2.25944						
Cueto de la Avellanosa	43.11667	-4.36417	X					
Cueva de Amalda	43.23500	-2.22722	X	X				
Cueva de Ambrosio	37.83250	-2.09417		X				
Cueva de Chufín	43.29250	-4.46000		X				
Cueva de Ekain	43.23333	-2.26667	X	X				
Cueva de El Mirón	43.24556	-3.45278	X	X				
Cueva de la Carihuela	37.43944	-3.43667	X	X				
Cueva de la Vaquera	41.08722	-4.05778	X					
Cueva de los Azules	43.35611	-5.12778	X					
Cueva de los Murciélagos	37.54222	-4.30444	X					
Cueva de Urtiaga	43.26806	-2.31806	X	X				
Cueva del Algarrobo	37.63972	-1.30028						
Cueva del Castillo	43.29167	-3.96750						
Cueva del Conde	43.28972	-5.98167						
Cueva del Nacimiento	38.09472	-2.69778	X					
Cueva del Otero	43.35278	-3.52806	X					
Cueva del Toro	36.95250	-4.54000	X					

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Cueva Morín	43.37167	-3.84944	X	X				
Cueva Negra	38.03472	-1.88611						
Cueva Pernerás	37.53694	-1.44278		X				
Daimiel CC-17	39.06667	-3.86667	X					
Dar Fatma	36.81861	8.77500	X	X	X	X	X	X
Dehesa del Camarate	37.16944	-3.26389	X			X		X
Depresión de Baza-Huéscar	37.55722	-2.42278						
Depresión de Vera	37.27944	-1.84889						
Djebel El Ghorra	36.59750	8.39472	X			X		X
Dolina de Polvoredó	43.05000	-5.08333	X	X				
El Acebrón	37.06722	-6.55083						
El Aljibe	36.52250	-5.64694						
El Asperillo	37.08694	-6.69750		X				
El Carrizal de Cuéllar	41.32000	-4.14694	X					
El Castellet de Bernabé	39.74111	-0.68500						
El Espertín	43.05000	-4.98333	X					
El Esquilleu	43.20139	-4.59056		X				
El Maíllo mire	40.54667	-6.20972	X					
El Mirador	42.34194	-3.50694	X					
El Orbi	37.15278	9.09861	X					
El Payo	40.25278	-6.77167						
El Pirulejo	37.43889	-4.18694		X				
El Portalet	42.79861	-0.39944	X	X		excl.		
El Raso	40.18278	-5.35778						
El Sabinar	38.20000	-2.11667	X					
Els Vilars d'Arbeca	41.56833	0.95389						
Elx	38.17444	-0.75278	X					
En Pardo	38.81444	-0.29806	X	X				
Ennessours	36.60083	8.39583						
Eras del Alcázar de Úbeda	38.00639	-3.36556						
Erralla	43.21111	-2.18250		X				
Es Grau	39.94806	4.25861	X					
Espinosa de Cerrato	41.95667	-3.93500	X					
Esposende	41.60000	-8.80000	X					
Etang d'Ouveillan	43.26667	3.00000	X					

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Fangeas	44.71611	6.44944						
Férvedes II	43.40667	-7.73083	X					
Finca Galea	43.52694	-7.40806						
Formigal	42.78583	-0.39778		X	excl.			
Fuentillejo	38.93833	-4.05389	X	X				
Gabasa	42.00000	0.41667						
Gádor	36.93167	-2.90444	X					X
Gallocanta	40.95750	-1.48944	X	X				
Garaat El Ouez	36.81333	8.32806	X	X	X		X	
Garganta del Mesto	39.50000	-5.33333						
Garganta del Trampal	40.33500	-5.73500						
Garraf 1	41.16667	2.01667						
Gorgo basso	37.60000	12.65000				excl.		X
Gorham	36.12028	-5.34194	X	X	X		X	
Grand Ratz le Pellet	45.42500	5.60833	X	X		excl.		
Gredos	40.27306	-5.27361	X					
Hachlaf	33.55361	-4.99583	X					X
Haya de la Herguijuela	40.45056	-6.07917						
Hières sur Amby	45.79083	5.28333	X	X		excl.		
Hort Timoner	39.87500	4.12639	X			excl.		
Hoyos de Iregua	42.02389	-2.75000	X					
Ibiza	38.91694	1.45222	X					
Ilesso	41.78500	1.28806						
Iffir	33.60667	-4.90806	X					X
Ifrac	33.56139	-4.93278	X	X			X	X
Irún	43.34194	-1.78694						
Jarama	40.68333	-3.53333	X					
Jbel Rhesana	34.99778	-5.19861						
Keb 25	40.80333	0.99167		X	excl.			
Kef Eddbaa	36.61139	8.41833						
Kurtzia	43.39972	-2.97583						
L'Alt de Benimaquía	38.81722	0.07389						
La Cativera	41.18833	1.33611	X					
La Chaumette	44.74722	3.08500	X	X	excl.	excl.	X	
La Cruz	39.98778	-1.87361						
La Draga	42.12694	2.75861	X					
La Feixa	42.46167	1.81667						

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
La Junta	37.65750	-7.35556						
La Loma de Betxí	39.52667	-0.50972						
La Mata	38.87000	-5.67833						
La Mota	41.31167	-4.90972						
La Palomera	42.11222	2.60083						
La Panera	40.16694	-5.75333						
La Pila	43.42778	-4.02222						
La Riera	43.42417	-4.84833	X	X				
Labeko Koba	43.06250	-2.48917						
Lac Cerin	45.77722	5.56194						
Lac de Praver	45.07361	5.85639	X			excl.		
Lac des Boites	45.05611	5.88528	X	X	excl.	excl.	X	
Lac du Bouchet	44.91667	3.78333	X	X		excl.	X	
Lac du Lauzon	44.67528	5.79333	X			excl.		
Lac du Verney-Dessus	45.69333	6.87250	X			excl.		
Lac Miroir	44.63528	6.79389						
Lago Burg	42.50500	1.30611	X			excl.		
Lago de Ajo	43.04333	-6.13639	X	X				
Lago dell'Accesa	42.98667	10.89167	X			excl.		
Lago di Martignano	42.11667	12.33333	X			excl.		
Lago Enol	43.27222	-4.99222	X					
Lago Grande de Estaña	42.02889	0.52889	X					
Lago Grande di Monticchio	40.94444	15.60000	X	X	excl.	excl.		
Lago Piccolo di Avigliana	45.05333	7.38417						
Lago Preola	37.61667	12.63333	X					
Lago Trifoglietti	39.54889	16.02222	X	X	excl.	excl.	X	
Lagoa Comprida	40.36333	-7.64167	X					
Lagoa do Marinho	41.76056	-8.04722	X					
Lagoa Travessa	38.30500	-8.77417	X					
Laguillín	42.88083	-6.04028	X	X				
Laguna de la Roya	42.13389	-6.79111	X	X				
Laguna de las Madres	37.15500	-6.85583	X					
Laguna de Lucenza	42.59222	-7.11306	X	X				
Laguna de Medina	36.61778	-6.05056	X					

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Laguna de Santo André	38.08333	-8.78333	X					
Laguna de Siles	38.38917	-2.50944	X	X				
Laguna de Taravilla	40.65083	-1.97472						
Laguna Mesagosa	41.96528	-2.81222	X	X				
Laguna Mula	37.05944	-3.41694						
Laguna Negra	42.00028	-2.84833	X	X				
Lake of Annecy	45.85667	6.17222	X				excl.	
Lanzahíta	40.21667	-4.93333						
Las Cogotas	40.72778	-4.70111						
Las Dueñas	43.56194	-6.17167	X					
Las Médulas	42.45000	-6.75000						
Las Pardillas	42.04333	-3.04583	X					
Las Ranas	42.82222	-0.50361	X					
Las Ventanas	37.44139	-3.42806	X					
Lastioulles	45.38611	2.63611	X				excl.	
Le Jolan	45.13944	2.85917	X				excl.	
Lepe	37.26000	-7.21944						
Les Cars	45.60750	2.37500						
Les Jovades y Niuet	38.75556	-0.43083	X					
Les Laubies	44.46667	3.65000	X				excl.	
Les Malladetes	39.02056	-0.29944		X	excl.			
Llauset	42.58194	0.69333		X			excl.	
Lleida	41.61833	0.62500						
Lomilla	42.74611	-4.27083	X					
Los Barruecos	39.41667	-6.48333	X					
Los Canes	43.32583	-4.80083	X	X				
Los Cascajos	42.53722	-2.19583	X					
Los Millares	36.96667	-2.51667						
Los Tornos	43.15056	-3.44111	X					
Los Torrejones	41.01250	-3.25278						
M'Had	35.12611	-5.44083	X					X
Maison Forestiere-1	35.25333	-5.42056	X					X
Majen Ben M'Hida	37.13222	9.06889	X					
Marais de Fos	43.43667	4.93667					excl.	
Mari López	37.02000	-6.33528	X					
Marismas de Doñana	36.91111	-6.38167						

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Mars	45.30528	1.83611						
Marzine	35.10056	-5.33583						
Mas d'Is	38.68833	-0.39583	X					
Mas Grill	42.16667	2.75000						
Mas Miquel	42.14944	2.75194						
Mazaculos	43.38972	-4.58083	X					
Merón	43.39167	-4.37028	X					
Mesa de Miranda	40.71778	-4.96028						
Mesa de Ocaña	39.91667	-3.48333	X					
Minferri	41.54222	0.77333						
Molí Vell	42.20000	2.75000						
Monsarros	40.43333	-8.43333						
Montcortès	42.31667	0.98333						
Monte Areo	43.52889	-5.76889	X					
Morgadinho	37.09778	-8.23306						
Moucide	43.60000	-7.35000		X				
Mougás	42.06028	-8.89139	X	X				
N'Harcha	33.12944	-5.36000						
Navarrés	39.08417	-0.68861	X	X			X	
Navia	43.52861	-6.72389	X					
Nerja	36.76194	-3.84056	X	X				
Noja	43.46667	-3.48333	X					
Ojos de Villaverde	38.80000	-2.36667	X					
Ojos del Tremedal	40.51667	-1.63333	X					
Oukaïmeden	31.20694	-7.85333						
Oumm El Khaled	35.08000	7.59306	X					
Ovar	40.90000	-8.66667						
Oyambre	43.39083	-4.33611	X					
Padul	37.01722	-3.60194	X	X	X	X	X	X
País de Altamira	43.37694	-4.12000		X				
Pala da Vella	42.48333	-6.85000						
Papiol y yacimientos próximos	41.43917	2.01056						
Pelagallinas	41.19278	-3.07778						
Pelambre	42.16944	-5.56778						
Peña Oviedo	43.14833	-4.73694	X					
Peña Parada	42.60111	-2.62444						

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Peñalosa	38.17083	-3.79639						
Petón	43.10861	-8.00417	X					
Peuil Peat Bog	45.12500	5.64361	X			excl.		
Pinar de Lillo	43.06278	-5.25861						
Pintia	41.61833	-4.17111						
Pla de l'Estany	42.18833	2.52972						
Pocito Chico	36.69722	-6.31528						
Porma	43.04611	-5.31361	X					
Posidonia Lligat	42.29139	3.29000						
Pozo do Carballal	42.70556	-7.11111	X					
Prado de las Zorras	40.61667	-4.83333						
Prazo	41.06667	-7.23333	X					
Puente del Arzobispo	39.80000	-5.16667						
Puerto de Leitariegos	42.99556	-6.41222						
Puerto de San Isidro	43.05000	-5.38333	X					
Puerto de Tarna	43.11667	-5.25000		X				
Punta de los Gavilanes	37.55861	-1.27944						
Puy des Gouttes	45.82861	2.95500						
Quintana Redonda	41.63333	-2.60000	X					
Quintanar de la Sierra	42.03028	-3.02056	X	X				
Rambla Honda	36.92528	-2.35556						
Ras El Ma	33.47361	-5.13861	X	X			X	X
Rascafría	40.91167	-3.86306	X					
Rascaño	43.29389	-3.69556		X				
Ratlla del Bubo	38.27917	-0.83528		X				
Rio Maior	39.33333	-8.93333						
Río Seco	37.05194	-3.34556	X				X	X
Roñanzas-La Borbolla	43.37222	-4.66556						
Roquetas de Mar	36.79417	-2.58889	X					
Saint Hilaire du Rosier	45.07083	5.25667	X	X				
Salada de la Playa	41.42000	-0.18889	X					
Salada de Mediana	41.50167	-0.73333	X					
Saldropo 1-2	43.05000	-2.71667	X					
Salines	38.50056	-0.88833	X	X				

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
San Benito	38.93167	-1.11000	X					
San Bernardo	37.38750	-5.98889						
San Juan de Mozarrifar	41.71528	-0.82972						
San Rafael	36.77917	-2.60139	X	X	X			
Sanabria Marsh	42.11028	-6.70472	X				excl.	
Sant Onofre	40.76389	0.58722						
Santa Catalina	43.37722	-2.51000		X				
Santa Maira	38.73111	-0.21444	X	X				
Santa Ponça	39.41667	2.63333	X					
São Pedro da Torre	41.98222	-8.65056						
Selle di Carnino	44.15000	7.69444	X	X	excl.	excl.	X	
Serranillos	40.30722	-4.93417						
Sidi Ali	33.06889	-4.99861	X					X
Sidi-Ali 91-C	33.06250	-5.00861	X					X
Sima de las Palomas	37.79833	-0.89806						
Sobrestany	42.08417	3.12222	X					
Son Bou	39.92472	4.02722	X	X				
Suárbol	42.86389	-6.85278						
Tablas de Daimiel	39.15556	-3.70278						
Tagma	36.73750	4.49528						
Tanakob	35.11222	-5.42444						
Tarragona E2	40.84250	1.14583						
Terrazas fluviales del río Tajo	39.88333	-4.06667						
Tessaout	31.53167	-6.51306						
Tifounassine	33.15000	-5.08889	X					
Tigalmamine	32.90583	-5.34306	X					X
Tirsal	31.59944	-6.73917						
Tito Bustillo	43.46083	-5.06778		X				
Tizi N'Inouzane	32.20139	-5.45833						
Tizirène	35.01750	-4.99278						
Anasser								
Torralba	41.13333	-2.50000						
Torre la Sal	40.13083	0.16306						
Torreblanca	40.19889	0.21222	X				excl.	
Torveraz	45.69528	6.86056	X				excl.	X
Tossal de la Roca	38.79056	-0.28083	X	X	excl.			

Site	Latitud	Longitud	Sites		<i>Abies</i>		<i>Cedrus</i>	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Tossal de les Basses	38.36667	-0.44639	X					
Tourbière de Chabannes	45.64917	2.31056	X				excl.	
Tourbière de Gatimort	43.57528	2.78556	X				excl.	
Tourbière de la Lande	43.56667	2.96667	X				excl.	
Tourbière de la Peyroutarié	44.60944	2.93139	X					
Tourbière de la Ribière Nègre	45.69639	2.33722					excl.	
Tourbière de Longeyroux	45.60194	2.10250						
Tourbière de Malsagne	45.73194	2.43889	X				excl.	
Tourbière de Mont Sec	45.06889	5.80667	X				excl.	
Tourbière de Pilaz	45.81694	7.83333	X				excl.	
Tourbière des Narses Mortes	44.43333	3.60000	X				excl.	
Tourbière du Peschio	44.45000	3.60000	X				excl.	
Tourbières des Granges des Chavants	45.89306	6.76833	X	X			excl.	
Tourves	43.50000	5.90000					excl.	
Tramacastilla	42.72417	-0.36861	X	X	excl.			
Tres Pins	42.14556	2.74694						
Tubilla del Agua	42.70917	-3.80389						
Tubilla del Lago	41.80917	-3.57056	X					
Túnel dels Sumidors	38.88056	-0.68861	X					
Turbera de A Cespedosa	42.87889	-6.86000	X					
Turbera de Atxuri	43.25139	-1.55667	X					
Turbera de Belate	43.04278	-1.62611	X					
Turbera de El Quemal	40.32667	-5.73306						
Turbera de la Piedra	42.63333	-3.87917	X					
Turbera de Pena da Cadela	43.48778	-7.43833	X					
Turbera de Penido Vello	43.43333	-7.53333						
Turbera del Pradell	42.28333	1.53333						
Turbera Riu dels Orris	42.48333	1.63333	X					
Turberas de la Sierra de Queixa	42.24111	-7.42750	X					

Site	Latitud	Longitud	Sites		Abies		Cedrus	
			LGM	HCO	LGM	HCO	LGM	HCO
Vale de Santarém	39.18333	-8.71667						
Valentia	39.47611	-0.37417						
Valle Amblés	40.57944	-4.82833	X					
Valle de Huecas	39.98333	-4.20000	X					
Valle de Muge	39.10000	-8.66667	X					
Vega de Viejos	42.86667	-6.23333						
Verdelpino	40.15000	-2.08333	X					
Villacastín	40.79778	-4.37222						
Villarroya	42.13333	-2.06667						
Villaviciosa	43.48750	-5.43333	X					
Villena	38.61306	-0.92278	X			excl.		
Xan de Llamas	42.30417	-6.32139						
Yacimiento de Caranceja	43.32389	-4.20000						
Yacimiento de Crespìà	42.19722	2.77639						
Yacimiento de Oia	42.00000	-8.86667		X				
Zafarraya	36.95139	-4.12528		X				
Zatoya	42.90306	-1.16750	X					
Zóñar	37.48333	-4.68944						

Capítulo 5. Distribución de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el futuro

Resumen

El cambio climático, manifestado en un aumento global de las temperaturas a lo largo del presente siglo, afectará negativamente a la biodiversidad y a los ecosistemas en el planeta. Esta circunstancia puede agravar el estado de amenaza de las poblaciones de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*, ya de por sí muy reducidas y fragmentadas. Un mayor conocimiento de los efectos del cambio climático sobre la dinámica del hábitat de las especies contribuirá a la gestión de su conservación. Con objeto de pronosticar la viabilidad de las poblaciones de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental, se han empleado los Modelos de Distribución de Especies (MAXENT) para extrapolar el hábitat conocido en la actualidad a dos momentos del futuro (2050 y 2070).

Las predicciones futuras señalan que el hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual. La disminución de las precipitaciones invernales a lo largo del siglo limitará el hábitat potencial de *A. pinsapo* a las masas más cohesionadas de las poblaciones actuales, que supondrán sus únicos refugios en el futuro. *C. atlantica*, cuyo hábitat potencial está determinado por las temperaturas invernales, hallará los mejores refugios naturales en las localidades con mayor continentalidad (Rif central, Medio Atlas Oriental y Montes Aurés), donde soportan la mayor amenaza en la actualidad debido a la presión ganadera y la proximidad al clima semiárido.

Palabras clave: Cambio climático, Cedro, MAXENT, Nicho ecológico, Pinsapo, Refugio.

5.1. Introducción

El cambio climático provocado por las emisiones de gases de efecto invernadero, manifestado en un aumento global de las temperaturas, tiene efectos negativos sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en el planeta (IPCC, 2014). Muchas especies migrarán en latitud y otras en altitud; pero en todo caso, para su supervivencia, será necesaria la continuidad geográfica y ecológica del hábitat (Lenoir & Svenning, 2015; C. D. Thomas et al., 2004, 2006; C. D. Thomas, 2010). La pérdida del hábitat potencial, o la fragmentación del hábitat con la presencia de barreras geográficas o ecológicas, impedirán la viabilidad de numerosas especies que verán imposibilitada su migración hacia lugares óptimos (Bellard et al., 2012; Benito et al., 2011, 2014).

Abies pinsapo y *Cedrus atlantica* son dos especies cuya área de distribución se encuentra muy fragmentada, y se ha visto reducida en las últimas décadas. Por esta razón, ambas especies han sido incluidas en la lista roja de la IUCN con grado de amenaza 'En peligro' (Arista et al., 2011; P. Thomas, 2013). El cambio climático puede agravar el estado de amenaza de sus poblaciones, por lo que un mayor conocimiento de sus efectos sobre la dinámica del hábitat de las especies contribuirá al acierto en la toma de decisiones sobre las actuaciones a emprender en su conservación (Navarro Cerrillo et al., 2020; Schwartz, 2012).

La aplicación de los Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*) en la predicción de los escenarios futuros ante situaciones de cambio climático constituye una herramienta con un gran potencial (Elith et al., 2010; Franklin, 2013; Guisan & Thuiller, 2005). Para *A. pinsapo* se han propuesto algunas proyecciones futuras de alta resolución, limitadas a las poblaciones ibéricas (Gutiérrez Hernández, 2018; Gutiérrez Hernández & García Fernández, 2021; Navarro Cerrillo et al., 2020). En el caso de *C. atlantica*, también existen antecedentes de SDM referidos a diferentes contextos geográficos (Arar et al., 2020, 2019; Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2009, 2017; Demarteau et al., 2007; Moukrim et al., 2020). Uno

de ellos extrapola sus predicciones al año 2100 en el ámbito del Mediterráneo Occidental (Demarteau et al., 2007).

Nuestra hipótesis es que el hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual, peligrando la supervivencia de algunas o todas las poblaciones actuales. Este capítulo aborda la distribución del hábitat potencial de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental en el futuro (2050 y 2070).

5.2. Material y Métodos

Con objeto de pronosticar la viabilidad de las poblaciones de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el Mediterráneo Occidental, se han empleado los Modelos de Distribución de Especies (SDM) para extrapolar el hábitat conocido en la actualidad a dos momentos del futuro (2050 y 2070).

5.2.1. Área de estudio

El área de estudio se centra en el Mediterráneo Occidental, y abarca las penínsulas ibérica e itálica, Alpes Occidentales y Dinárides, en Europa; la cordillera del Atlas y Rif, en África; y las islas Baleares, Córcega, Cerdeña y Sicilia. A efectos de los diferentes análisis, el área de estudio viene delimitada por las coordenadas geográficas lat: 29°N -- 46° N; lon: 12°W -- 19° E (Figura 5.1).

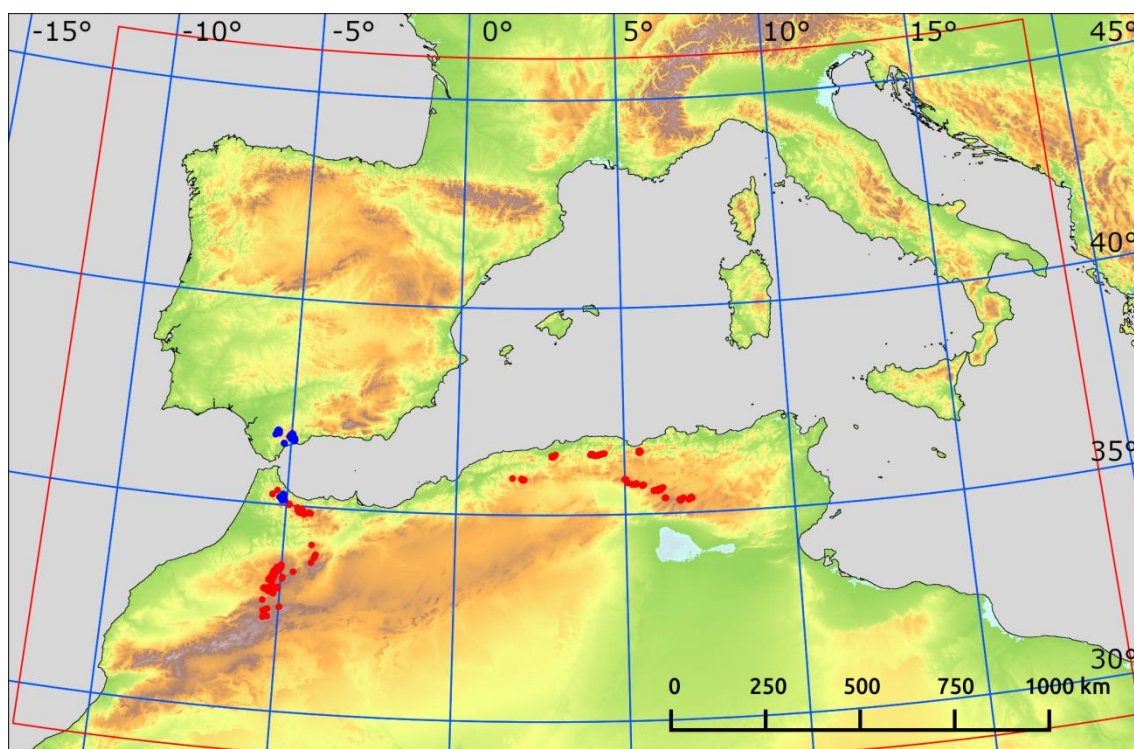


Figura 5.1 Área de estudio en el Mediterráneo Occidental (enmarcada en rojo) en el que se muestra la distribución de las observaciones (n) de *Abies pinsapo* (azul, $n = 108$) y *Cedrus atlantica* (rojo, $n = 211$). (Fuente: Elaboración propia).

5.2.2. Especies

Abies pinsapo reparte su área de distribución entre la península ibérica y el norte de África. En la península ibérica cuenta con tres poblaciones en la Serranía de Ronda, cordillera Bética (sierras de las Nieves, Grazalema y Bermeja). En el norte de África, se reconocen dos localidades restringidas a la dorsal calcárea del Rif. Habita montañas calcáreas y serpentínicas desde los 700 m hasta los 2000 m de altitud, preferentemente en exposición norte, en localidades donde las precipitaciones abarcan un rango comprendido entre los 700 y 2200 mm anuales, y soportando temperaturas mínimas extremas de $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$. La taxonomía de *A. pinsapo* se encuentra en continua controversia, y aunque se reconocen diferencias entre los linajes europeos y africanos, no existe acuerdo sobre la jerarquía taxonómica que los implica (Arista et al., 1997; Balao et al., 2020; Farjon & Rushforth, 1989; Sánchez-Robles et al., 2014; Sękiewicz et al., 2013; Terrab et al., 2007). En este capítulo nos referiremos a *A. pinsapo* para el conjunto de linajes.

Cedrus atlantica se distribuye en la actualidad por las áreas montañosas del Rif y Medio Atlas en Marruecos, y del Atlas Telliano y Montes Aurés en Argelia (Terrab et al., 2008), entre 1300 y 2600 m de altitud, donde las precipitaciones anuales abarcan desde 500 hasta 2000 mm y las temperaturas mínimas del mes más frío oscilan entre -1 y -8 °C (M'Hirit & Benzyane, 2006; P. Thomas, 2013).

5.2.3. Observaciones de presencia

La información sobre la distribución de las especies fue recabada principalmente de las siguientes fuentes: (André et al., 1957; GBIF.org, 2012; Junta de Andalucía/CMA, 2010, 2011; M'Hirit & Benzyane, 2006; Navarro Cerrillo et al., 2006; Quézel, 1998; Terrab et al., 2006, 2007, 2008; Valladares, 2009).

Para los análisis de este trabajo se emplearon las observaciones verificadas en campo en campañas de campo durante los años 2012 a 2014, y los datos se implementaron en una base de datos de observaciones actuales. En Argelia, el reconocimiento de las poblaciones se llevó a cabo por fotointerpretación a partir de las citas previas (Tabla Supl. A.3). Se eliminaron los registros duplicados a la resolución de trabajo (30 arcosegundos), obteniendo para *A. pinsapo* un total de $n = 108$ presencias, y en el caso de *C. atlantica*, $n = 211$ presencias (Figura 5.1).

5.2.4. Variables ambientales predictoras del nicho

Como predictores del hábitat, se emplearon únicamente variables climáticas con objeto de no incluir en los análisis del futuro posibles fuentes de error de difícil control (Merow et al., 2014). Las variables climáticas empleadas en la modelización de distribución de especies fueron obtenidas del portal WorldClim - *Global Climate Data* (www.worldclim.com). La versión 1.4 de WorldClim ofrece datos climáticos promediados del período 1960-1990. Se trata de valores mensuales de temperatura y precipitación, así como una serie de variables bioclimáticas (bio1 a bio19) derivadas de las anteriores. Los datos de futuro que ofrece WorldClim son proyecciones para las cuatro trayectorias representativas de la concentración de gases de efecto invernadero

(*Representative Concentration Pathways*, RCP) en función de las emisiones generadas en los próximos años, que determinarán situaciones climáticas. Son denominadas RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 y RCP 8.5, en función de los valores del “forzamiento radiativo” (en $W \cdot m^{-2}$) del año 2100 con respecto a los valores preindustriales (1750) (Figura 5.2). Están obtenidas a partir de los GCM del CMIP5 (IPCC, 2014), y tratadas mediante *downscaling* y posterior calibrado (Hijmans et al., 2005). Se toman como *baseline*, los datos de presente de WorldClim 1.4 (promedio del período 1960-1990). Existen datos disponibles para 2050 y 2070.

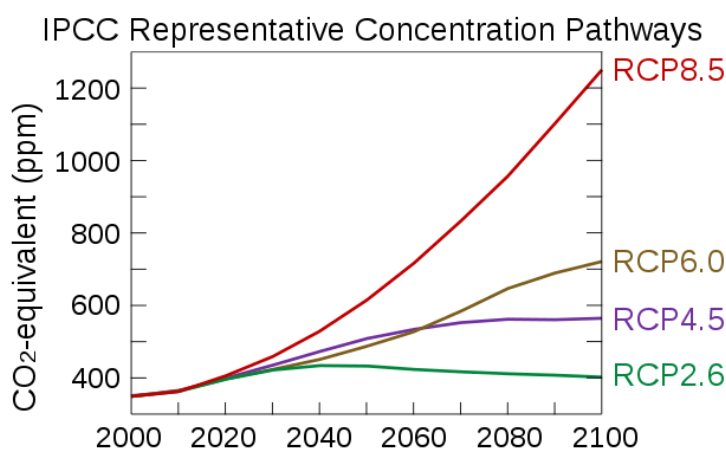


Figura 5.2 Trayectorias representativas de la concentración de gases con efecto invernadero, del 5 Informe de Evaluación del Panel Internacional sobre Cambio Climático. Fuente: Efbrazil, CC BY-SA 4.0, via Wikimedia Commons.

Para mantener la coherencia en la dinámica entre los distintos períodos temporales, se emplearon dos de los GCM disponibles, CCSM4 y MIROC-ESM, por ser los únicos que contemplan, además de los períodos considerados (2050 y 2070), otros del pasado. Se optó por excluir la proyección RCP 4.5 por su similitud a RCP 6.0 en los años 2050 y 2070 (Figura 5.2).

Tabla 5.1 Proyecciones climáticas de futuro empleadas como predictores en el calibrado de los modelos.

Especies	Proyección	GCM	RCP
<i>Abies pinsapo/Cedrus atlantica</i>	2050	CCSM4	RCP26
			RCP60
			RCP85
		MIROC-ESM	RCP26
			RCP60
			RCP85
	2070	CCSM4	RCP26
			RCP60
			RCP85
		MIROC-ESM	RCP26
			RCP60
			RCP85

Con carácter preliminar, se seleccionaron las variables con mayor poder predictivo entre las 19 variables bioclimáticas de WorldClim 1.4. Para ello, se identificaron los pares de variables correlacionadas con valores superiores a 0.7 (Pearson) con objeto de evitar su concurrencia como predictores (Tabla Supl. A.1, Tabla Supl. A.2). Una vez calibrado el modelo con las 19 variables bioclimáticas para el presente (serie 1960-1990), se seleccionaron (alternativamente) aquellas variables que mayor porcentaje de contribución e importancia de permutación presentaron al ajuste del modelo (Phillips, 2017), descartando en cada elección, el resto de las variables altamente correlacionadas.

Con estos criterios, se seleccionaron tres variables para elaborar los modelos de distribución en *Abies* (Figura Supl. A.1, Figura Supl. B.1), y cuatro para el caso de *Cedrus* (Figura Supl. B.2, Figura Supl. B.2):

- *Abies pinsapo*:
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8),
 - Precipitación del trimestre más seco (bio17) y
 - Precipitación del trimestre más frío (bio19)
- *Cedrus atlantica*:
 - Temperatura mínima del mes más frío (bio6),
 - Amplitud térmica anual (bio7),
 - Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8) y
 - Precipitación del mes más seco (bio14)

5.2.5. Modelos de Distribución de Especies

Para modelar la distribución potencial de cada población, se empleó MAXENT (Phillips et al., 2006) implementado en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014). Se trata de un algoritmo ampliamente usado que requiere observaciones de presencia y un conjunto de datos como fondo ambiental (*background*) para el calibrado de los modelos. Este *background* consiste en un conjunto de localidades seleccionadas al azar en el conjunto del área de estudio, y su elección puede ser determinante en la respuesta de MAXENT (Booth et al., 2014; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013).

Las predicciones de los modelos se proyectaron en el área de estudio y, posteriormente, se transformaron en mapas de distribución del nicho de tipo binario (hábitat idóneo / hábitat no idóneo), estableciendo como umbral el valor de idoneidad que maximiza la suma de sensibilidad y especificidad. Las proyecciones hacia el futuro se representan mediante el consenso a partir de la agregación de las proyecciones de las tres RCP.

Debido al alto valor de AUC obtenido para los modelos de presente para *Abies* y *Cedrus* (0.999 y 0.995, respectivamente) no fue necesario su contraste frente

a un modelo nulo para admitir su validez (Raes & ter Steege, 2007). La validez de las proyecciones de futuro podrá ser contrastada de acuerdo a las observaciones de presencia en 2050 y 2070.

5.3. Resultados

5.3.1. Distribución del hábitat proyectada para *Abies pinsapo*

Presente

El modelo de distribución del hábitat de *A. pinsapo* proyectado para el presente a la resolución de trabajo abarca la totalidad del área ocupada en la actualidad en la Serranía de Ronda, en el sur de la península ibérica, y la mitad occidental de la cordillera del Rif (Figura 5.3). También se reconocen como áreas idóneas para la especie una gran área disyunta en el Atlas Telliano (norte de Argelia y Túnez) (Figura 5.3).

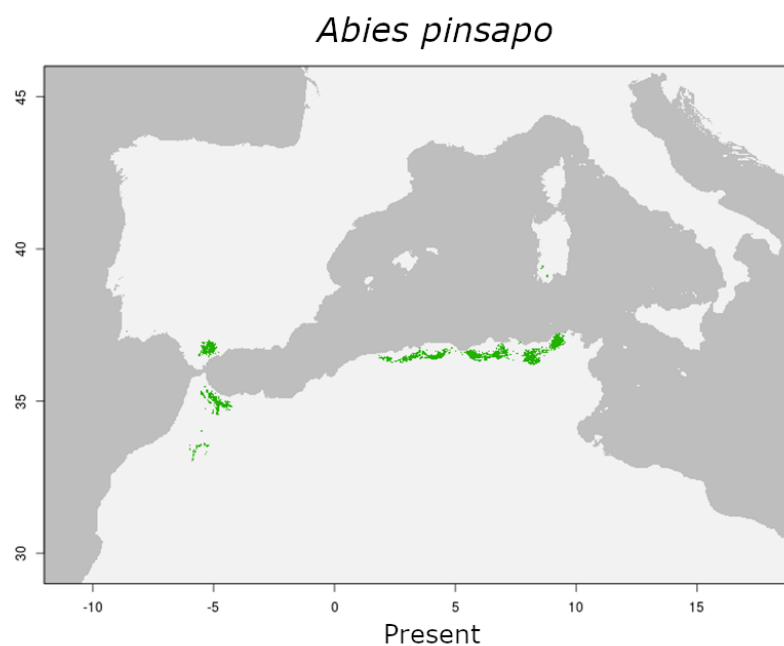


Figura 5.3 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* en el presente realizada con MAXENT en el Mediterráneo Occidental.

2050

Las proyecciones del hábitat potencial de *A. pinsapo* para 2050 muestran una fuerte reducción del área. La proyección con CCSM4 señala como áreas idóneas aquellas ocupadas en la actualidad por la especie: Serranía de Ronda y Rif, con mayor consenso entre las proyecciones para las distintas RCP en el área del Rif que en el caso de la Serranía de Ronda. En el Atlas Telliano, la idoneidad aparece en el Djurdjura, Babors y en Beni Salah, en las proximidades con Túnez. La proyección con MIROC-ESM predice la inviabilidad de la especie bajo cualquier escenario de emisiones de gases con efecto invernadero (Figura 5.4).

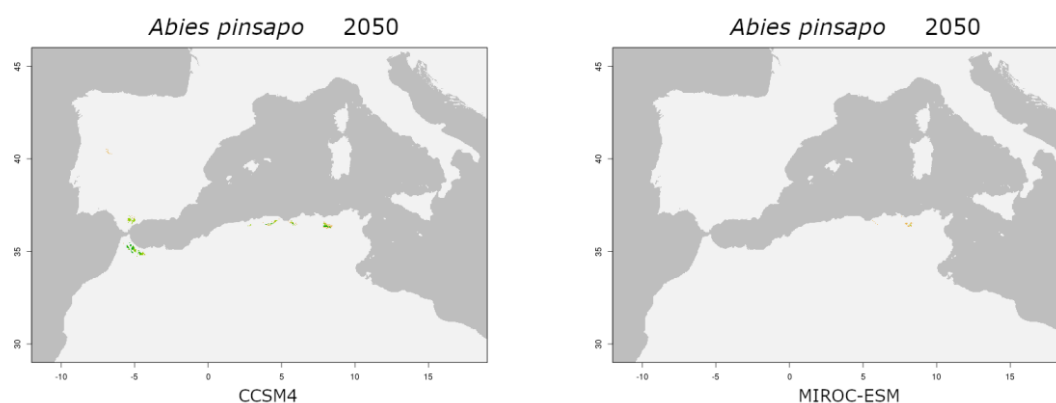


Figura 5.4 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* proyectada en 2050 con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

2070

Las proyecciones del hábitat para 2070 con CCSM4 muestran una disminución en el consenso entre las distintas RCP, que se traduce en una dispersión del área susceptible de ser idónea para *A. pinsapo* bajo alguna de las trayectorias. Al igual que en el caso de 2050, el consenso y el área idónea es mayor en el Rif que en la Serranía de Ronda. El hábitat muestra un ligero desplazamiento hacia el Rif central, en Marruecos; y hacia la sierra de Grazalema, en la Serranía de Ronda. En el Atlas Telliano, el mayor consenso entre las distintas RCP se concentra en Beni Salah.

Las proyecciones del hábitat con MIROC-ESM mantienen la inviabilidad de supervivencia del *A. pinsapo* (Figura 5.5), ya reflejada en la proyección de 2050.

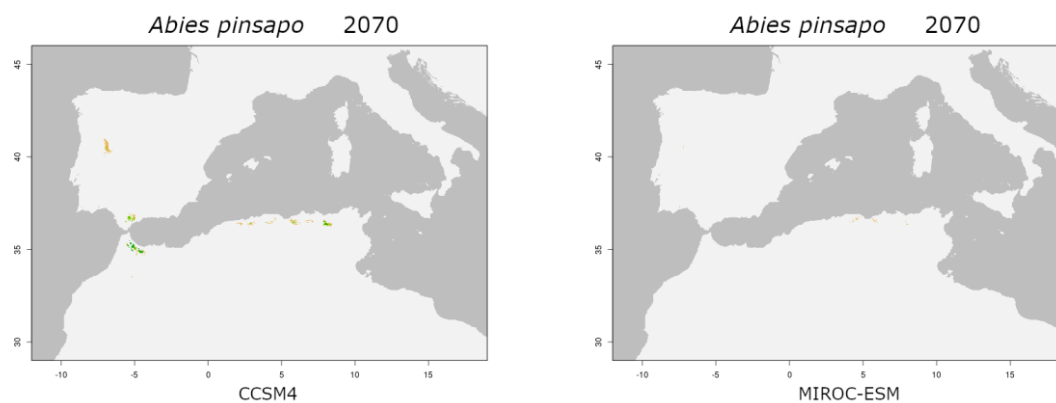


Figura 5.5 Distribución del hábitat potencial de *Abies pinsapo* proyectada en 2070 con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

5.3.2. Distribución del hábitat proyectada para *Cedrus atlantica*

Presente

El hábitat idóneo proyectado para *C. atlantica* identifica el área de distribución actual en el Rif, Medio Atlas, Alto Atlas Oriental, Atlas Telliano y Montes Aurés. Además, extiende su idoneidad en el Alto Atlas Central y Occidental, y Atlas Sahariano, en África; y en la cordillera Bética y Sistema Central, en la península ibérica (Figura 5.6).

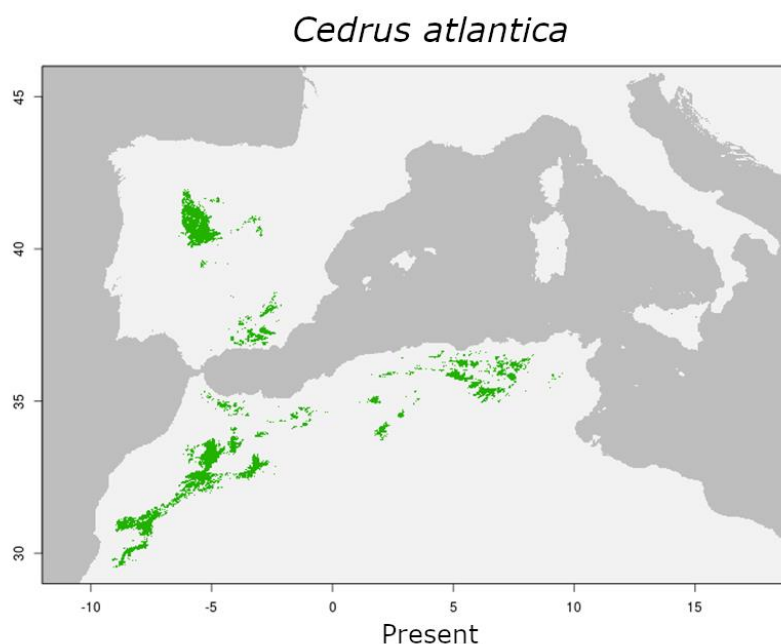


Figura 5.6 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* en el presente realizada con MAXENT en el Mediterráneo Occidental.

2050

Las proyecciones hacia 2050 reducen el área de idoneidad para *C. atlantica* en toda su extensión. Las proyecciones realizadas con CCSM4 reconocen la viabilidad de la especie en parte de la distribución actual (Rif, Medio Atlas, Montes Aurés y, de forma muy puntual, Atlas Telliano); y reduce en gran medida las zonas viables en la península ibérica y Alto Atlas, fuera de los límites actuales de distribución. Las proyecciones con MIROC-ESM estrangula la distribución actual a las cumbres, y tan sólo bajo el supuesto de las trayectorias más optimistas de emisiones de gases de efecto invernadero (Figura 5.7).

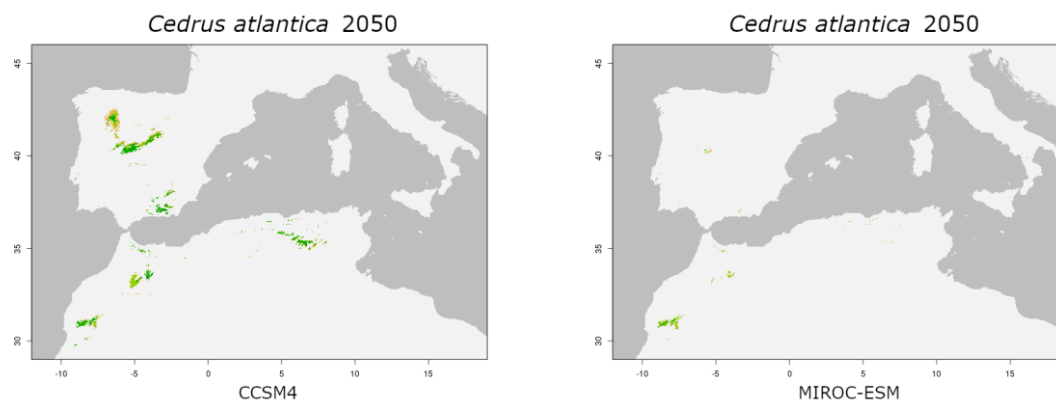


Figura 5.7 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* proyectada en 2050 con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

2070

Las proyecciones para el 2070 muestran diferencias muy marcadas en la idoneidad del hábitat entre las distintas RCP. El área idónea para la especie consensuada disminuye con el aumento de emisiones de gases de efecto invernadero. Por otra parte, debido al desplazamiento geográfico del área idónea entre las distintas RCP, el consenso entre las proyecciones es menor dando lugar, en conjunto, a una mayor área potencial que en 2050, pero con mayor incertidumbre. La proyección con CCSM4 reconoce la idoneidad del hábitat en parte de la distribución actual (Rif, Medio Atlas Oriental y Montes Aurés), mientras que la proyectada con MIROC-ESM muestra la inviabilidad de supervivencia de *C. atlantica* tanto en la distribución actual como fuera de ella (Figura 5.8).

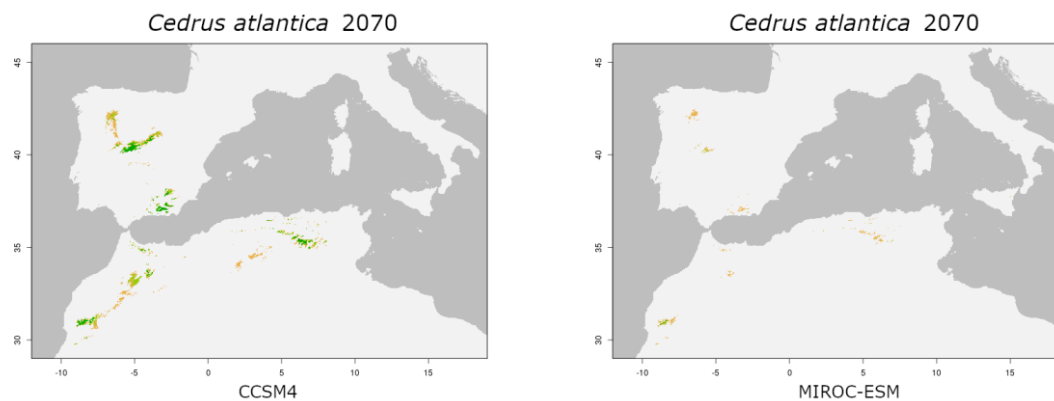


Figura 5.8 Distribución del hábitat potencial de *Cedrus atlantica* proyectada en 2070 con MAXENT. Con CCSM4 (izq.) y MIROC-ESM (der.).

5.4. Discusión y conclusión

Las predicciones realizadas con MAXENT respaldan la hipótesis planteada de que el hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual, peligrando la supervivencia de algunas o todas las poblaciones actuales. No obstante, existen discrepancias en las proyecciones efectuadas con los diferentes CGM que impiden identificar con exactitud las áreas susceptibles de desaparecer por causas climáticas. En todos los casos, los modelos realizados con variables de MIROC-ESM han proyectado áreas menos extensas que las realizadas con variables de CCSM4.

Predicciones del hábitat de *Abies pinsapo*

La supervivencia de *A. pinsapo* es inviable en cualquier escenario del hábitat proyectado con MIROC-ESM. Las proyecciones realizadas con las variables de CCSM4 a 2050 muestran el mayor consenso de idoneidad del hábitat en las áreas del Rif que ocupa en la actualidad (dorsal calcárea, en el entorno de Talassemtane). El área óptima se extiende hacia el norte (Jbel Kelti) y hacia el suroeste (Bouhachem y Jbel Khesana). Con menos consenso entre las proyecciones, alcanzaría los montes de la comarca de Ketama, en el Rif central. De foma disyunta, el área idónea salpicaría los montes Djurdjura, Babors y Medjerda, en el Atlas Telliano, Argelia. En la Serranía de Ronda, la

idoneidad del hábitat reconocería el ámbito del pinsapo en la actualidad, aun sin alcanzar el consenso de todas las RCP (Figura 5.4).

Las proyecciones al 2070 (con CCSM4) intensifican el consenso en el Rif (Jbel Kelti, Talassemrane, Bouhachem, Jbel Khesana y Rif central) y en parte de la Serranía de Ronda (sierra de Grazalema), mientras que disminuye el consenso en la Sierra de las Nieves (Snía. de Ronda) y en el Atlas Telliano (salvo en Medjerda, únicos montes en la región que mantienen su alta idoneidad) (Figura 5.5).

Esta reducción drástica del área potencial del pinsapo es compartida por los escasos precedentes de proyecciones hacia el futuro, que la atribuyen al aumento de las temperaturas; señalando, además, la importancia que cobra la microtopografía en la supervivencia de los rodales (Gutiérrez Hernández, 2018; Navarro Cerrillo et al., 2020).

Predicciones del hábitat de *Cedrus atlantica*

Al igual que con *A. pinsapo*, las proyecciones de hábitat realizadas con las variables de MIROC-ESM pronostican la inviabilidad de *C. atlantica* en su área de distribución actual. Las predicciones del hábitat potencial de *C. atlantica* en 2050 (con CCSM4) indican la reducción de la idoneidad, con respecto a la distribución actual, en el Medio y Alto Atlas Oriental, y en el conjunto del Atlas Telliano. En cambio, sí reconoce como áreas que pueden suponer un refugio para la especie, el Rif y los Montes Aurés por encima de los 1500 m de altitud. En el Medio Atlas, las áreas que soportan la idoneidad se centran en su porción Oriental (Tazekka, Tamtroucht, Bou Iblane y Taffert, y Tichoukt), por encima de los 2500 m de altitud. Los modelos reconocen la idoneidad en áreas fuera de la distribución actual del cedro: en el Alto Atlas Occidental, por encima de los 2500 m. En la península ibérica, el hábitat potencial del cedro se extiende por la Bética Oriental, Sistema Central y Montes de León (Figura 5.7).

En la predicción a 2070, la idoneidad consensuada de hábitat (igualmente con CCSM4) se restringe a la zona central del Rif (Ketama), Medio Atlas Oriental (Tazekka, Tamtroucht y Bou Iblane) y en los Montes Aurés. En Marruecos, disminuye notablemente su viabilidad en el Rif occidental, sectores central y occidental del Medio Atlas y Alto Atlas Oriental; y en Argelia, en el Atlas

Telliano. Fuera del área de distribución actual, la idoneidad del hábitat para *Cedrus* aparece, en África, en el Alto Atlas Occidental por encima de los 2500 m; y en la Península, en la Bética Oriental (Sierra Nevada, sierras de Baza-Filabres y Segura-Castril) y Sistema Central (Guadarrama, Gredos y Batuecas) (Figura 5.8).

Los resultados obtenidos mostraron patrones similares, pero con diferente extensión en los pronósticos, a los exhibidos en modelos precedentes (Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2009; Demarteau et al., 2007; Moukrim et al., 2020).

Posibles refugios para *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*

La variable climática que condiciona de forma preferente la distribución de *A. pinsapo* es la precipitación del trimestre más frío (bio19) (Tabla 4.2), y las diferencias que los dos GCM empleados muestran para esta variable explican las disimilitudes entre las proyecciones del mismo período (Figura Supl. B.1). Las precipitaciones invernales disminuirían a lo largo del siglo; y se concentrarían en los sistemas montañosos próximos a la costa, en los extremos del eje Este-Oeste del Mediterráneo Occidental. Esto explicaría la reducción del hábitat potencial a los actuales reductos de la especie (Rif occidental, Grazalema y Sierra de las Nieves), que supondrían sus únicos refugios en el futuro. En el Atlas Telliano, la aparición de un área idónea en los montes del Merdjerda, podría asimilarse a cierto grado de conservación de nicho en la sección *Piceaster* del género *Abies*, y en tal caso, suponer una localidad en la que la translocación de *A. numidica* podría tener éxito.

En el caso de *Cedrus*, la variable climática que mayor poder predictivo presentó fue la temperatura media del trimestre más húmedo (bio8) (Tabla 4.4), y es la variable que mayores diferencias presenta entre los dos GCM empleados (Figura Supl. B.2). Las predicciones al futuro señalan una subida en altitud de las poblaciones actuales y, por tanto, la retracción del límite inferior en el rango altitudinal. La consecuencia es un desplazamiento de la idoneidad hacia las localidades con mayor continentalidad (Rif central, Medio Atlas Oriental y Montes Aurés). La continentalidad de las poblaciones de Tichoukt, Bou Iblane, Tamtroucht, Bou Iblane, Batna y Aurés queda de manifiesto por el carácter

bioindicador de *Juniperus thurifera*, especie con la que *C. atlantica* comparte comunidad en estas localidades (Quézel, 1998). Estas áreas, destinadas a ser el refugio de la especie en el futuro, están en el límite de distribución (en contacto con el clima semiárido) y están amenazadas por la presión antrópica y el sobrepastoreo (Bentouati, 2008; Quézel, 1998). Los episodios de sequía no hacen sino agravar el declive de estas poblaciones, por lo que las actuaciones de protección en este contexto deberían encaminarse a controlar las afecciones de la ganadería y disminuir la competencia intraespecífica por el agua, especialmente entre individuos de mayor edad (Linares et al., 2011, 2012, 2013; Navarro-Cerrillo et al., 2013). La aparición de localidades con elevada idoneidad en el Alto Atlas Occidental por encima de 2500 m ha llevado en trabajos previos a considerar estas áreas como destino en posibles traslocaciones si éstas llegasen a contemplarse como una medida de conservación de la especie (Cheddadi et al., 2017; Demarteau et al., 2007).

Conclusión

Las predicciones futuras señalan que el hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual. *A. pinsapo* podrá mantener la cohesión de las principales masas actuales, bajo estrictas medidas de conservación, y probablemente dejará de regenerarse en los rodales aislados. *C. atlantica* hallará los mejores refugios naturales en aquellas zonas actualmente más amenazadas por la presión ganadera y por la proximidad al clima semiárido, por lo que será necesaria la adopción de medidas encaminadas a la especial protección de estas localidades.

Agradecimientos

Financiado por el Proyecto RTI2018-101714-B-I00 "Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. Implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas". Programa Estatal de I+D+i "Retos Investigación", Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación (AEI, MCIU),

Referencias

- André, A., Joly, F., & Métro, A. (1957). *Forêts: Feuille NE* [Map]. Comité de Géographie du Maroc.
- Arar, A., Nouidjem, Y., Bounar, R., Tabet, S., & Kouba, Y. (2020). Modeling of the current and future potential distribution of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) forests revealed shifts in the latitudinal, longitudinal and altitudinal range towards more humid conditions. *Ecological Questions*, 31(3), 49-62. <https://doi.org/10.12775/EQ.2020.022>
- Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2019). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). En H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the Nexus of Geoecology, Geography, Geoarcheology and Geotourism: Advances and Applications for Sustainable Development in Environmental Sciences and Agroforestry Research* (pp. 15-19). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4
- Arista, M., Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T42295A10679577. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T42295A10679577.en>
- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Balao, F., Lorenzo, M. T., Sánchez-Robles, J. M., Paun, O., García-Castaño, J. L., & Terrab, A. (2020). Early diversification and permeable species boundaries in the Mediterranean firs. *Annals of Botany*, 125(3), 495-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz186>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>

- Benito, B., Lorite, J., & Peñas, J. (2011). Simulating potential effects of climatic warming on altitudinal patterns of key species in Mediterranean-alpine ecosystems. *Climatic Change*, 108(3), 471-483. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-0015-3>
- Benito, B., Lorite, J., Pérez-Pérez, R., Gómez-Aparicio, L., & Peñas, J. (2014). Forecasting plant range collapse in a mediterranean hotspot: When dispersal uncertainties matter. *Diversity and Distributions*, 20(1), 72-83. <https://doi.org/10.1111/ddi.12148>
- Bentouati, A. (2008). La situation du cèdre de l'Atlas dans les Aurès (Algérie). *Forêt méditerranéenne*, 29(2), 203-208.
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Bouahmed, A., Vessella, F., Schirone, B., Krouchi, F., & Derridj, A. (2019). Modeling *Cedrus atlantica* potential distribution in North Africa across time: New putative glacial refugia and future range shifts under climate change. *Regional Environmental Change*, 19(6), 1667-1682. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01503-w>
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>

- Demarteau, M., Francois, L., Cheddadi, R., & Roche, E. (2007). Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs. *Geo-Eco-Trop*, 31, 105-146.
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. J. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330-342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Farjon, A., & Rushforth, K. D. (1989). A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, 46(1), 59-79.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217-1223. <https://doi.org/10.1111/ddi.12125>
- GBIF.org. (2012). *GBIF Home Page*. <http://www.gbif.net>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- 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. <https://doi.org/10.21138/bage.2532>
- Gutiérrez Hernández, O., & García Fernández, L. V. (2021). Vulnerabilidad de los paisajes del pinsapar ante el cambio climático. En J. Gómez Zotano & J. A. Olmedo-Cobo (Eds.), *Los bosques de la Serranía de Ronda. Una perspectiva espacio-temporal* (pp. 303-313). La Serranía.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5)* [Computer software].
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Leo Meyer, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.). IPCC. <https://epic.awi.de/37530/>
- Junta de Andalucía/CMA. (2010). *Base de Datos de Localización y Seguimiento de la Flora Amenazada y de Interés en Andalucía (FAME)*. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam/informacionambiental>
- Junta de Andalucía/CMA. (2011). *Plan de Recuperación del Pinsapo* (BOJA N.º 25; pp. 29-33). Author. <http://www.juntadeandalucia.es/boja/2011/25/boletin.25.pdf>
- Lenoir, J., & Svenning, J.-C. (2015). Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, 38(1), 15-28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Linares, J. C., Pazo, R., Taïqui, L., Camarero, J. J., Esteban, V., Lechuga, V., Seco, J. I., Viñepla, B., Sangüesa, G., Gilarte, P., Merino, J. Á., & Carreira, J. A. (2012). Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas*, 21(3), 7-14.
- Linares, J. C., Taïqui, L., & Camarero, J. J. (2011). Increasing drought sensitivity and decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas Forests. *Forests*, 2(4), 777-796. <https://doi.org/10.3390/f2030777>
- Linares, J. C., Taïqui, L., Sangüesa-Barreda, G., Seco, J. I., & Camarero, J. J. (2013). Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Dendrochronologia*, 31(2), 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.003>

- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- M'Hirit, O., & Benzyane, M. (Eds.). (2006). *Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps*. Mardaga.
- Moukrim, S., Lahssini, S., Rifai, N., Menzou, K., Mharzi-Alaoui, H., Labbaci, A., Rhazi, M., Wahby, I., El Madihi, M., & Rhazi, L. (2020). Modélisation de la distribution potentielle de *Cedrus atlantica* Manetti au Maroc et impacts du changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 344, 3-16. <https://doi.org/10.19182/bft2020.344.a31888>
- Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J., & Palacios-Rodríguez, G. (2020). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. In Southern Spain? *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09784-4>
- Navarro Cerrillo, R. M., Lara Fernández, A., Blanco Oyonarte, P., Calzado Martínez, C., López Quintanilla, J., Fernández Cancio, A., Guzmán Álvarez, J. R., & Sánchez Salguero, R. (2006). Physiography potentiality of Spanish fir forests (*Abies pinsapo* Boiss.) in Andalucía. *Forest System*, 15(S1), S137-S152. <https://doi.org/10.5424/srf/200615S1-00988>.
- Navarro-Cerrillo, R. M., Manzanedo, R. D., Bohorque, J., Sánchez, R., Sánchez, J., Miguel, S. de, Solano, D., Qarro, M., Griffith, D., & Palacios, G. (2013). Structure and spatio-temporal dynamics of cedar forests along a management gradient in the Middle Atlas, Morocco. *Forest Ecology and Management*, 289, 341-353. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.011>

- Phillips, S. J. (2017). *A Brief Tutorial on Maxent*. http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, *190*(3–4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Quézel, P. (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: Signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, *19*(3), 243-260.
- Raes, N., & ter Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, *30*(5), 727-736. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05041.x>
- Sánchez-Robles, J. M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J. L., Ortiz, M. A., Vela, E., & Talavera, S. (2014). Phylogeography of SW Mediterranean firs: Different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *79*, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.005>
- Schwartz, M. W. (2012). Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation*, *155*, 149-156. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.011>
- Sękiewicz, K., Sękiewicz, M., Jasińska, A. K., Boratyńska, K., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2013). Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, *147*, 125-134. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., & Stuessy, T. F. (2008). Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany*, *95*(10), 1262-1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>

- Terrab, A., Paun, O., Talavera, S., Tremetsberger, K., Arista, M., & Stuessy, T. F. (2006). Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *American journal of botany*, 93(9), 1274-1280.
- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T. F., & Tremetsberger, K. (2007). Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon*, 56(2), 409-416. <https://doi.org/10.1002/tax.562012>
- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 16(3), 488-495.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Thomas, C. D., Franco, A. M. A., & Hill, J. K. (2006). Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8), 415-416. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.012>
- Thomas, P. (2013). *Cedrus atlantica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

Apéndice B.

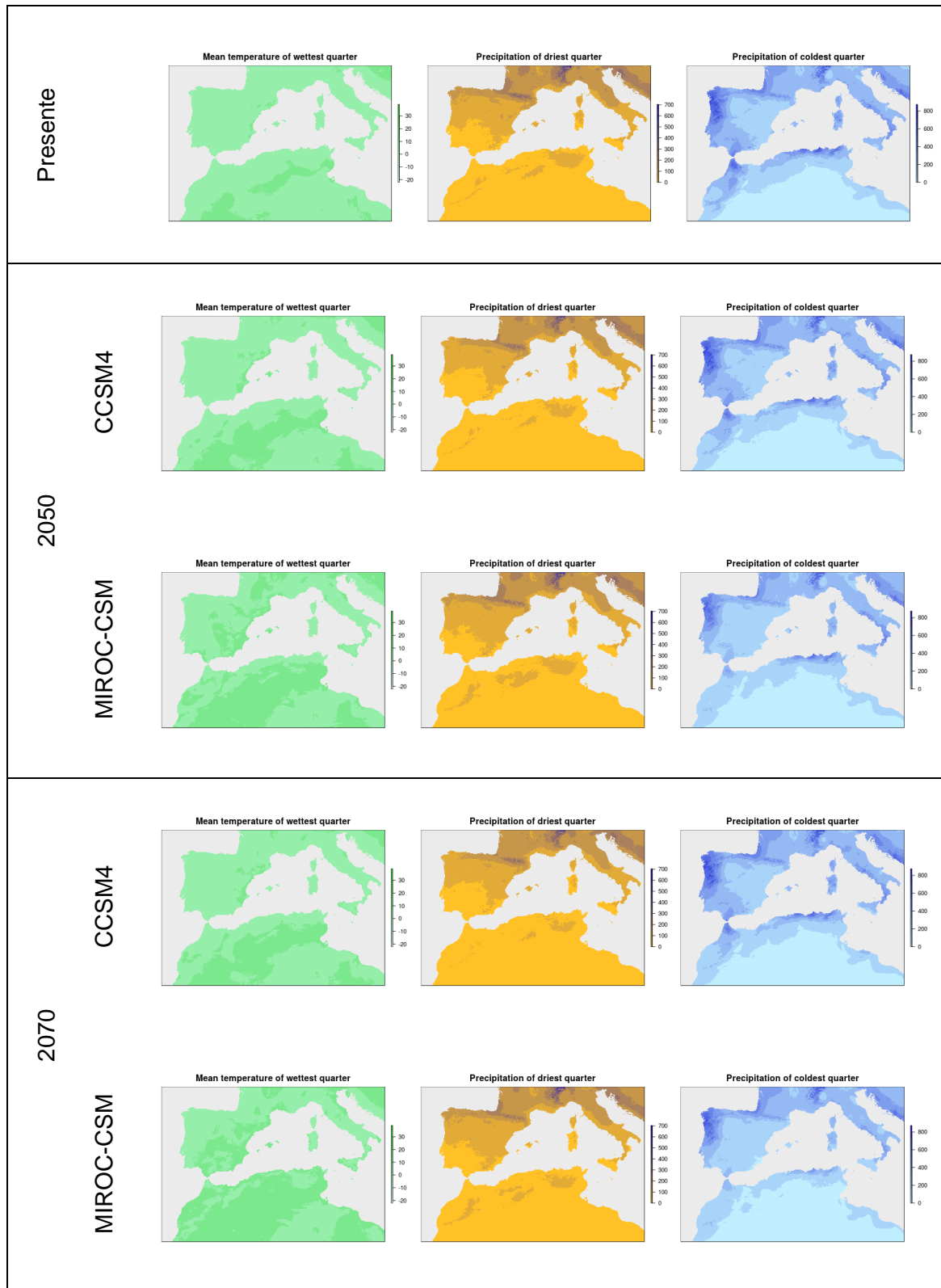


Figura Supl. B.1 Variables predictoras empleadas en los modelos de distribución del hábitat de *Abies pinsapo* para el presente y futuro (2050 y 2070). Por simplificar, sólo se muestran las trayectorias intermedias RCP60.

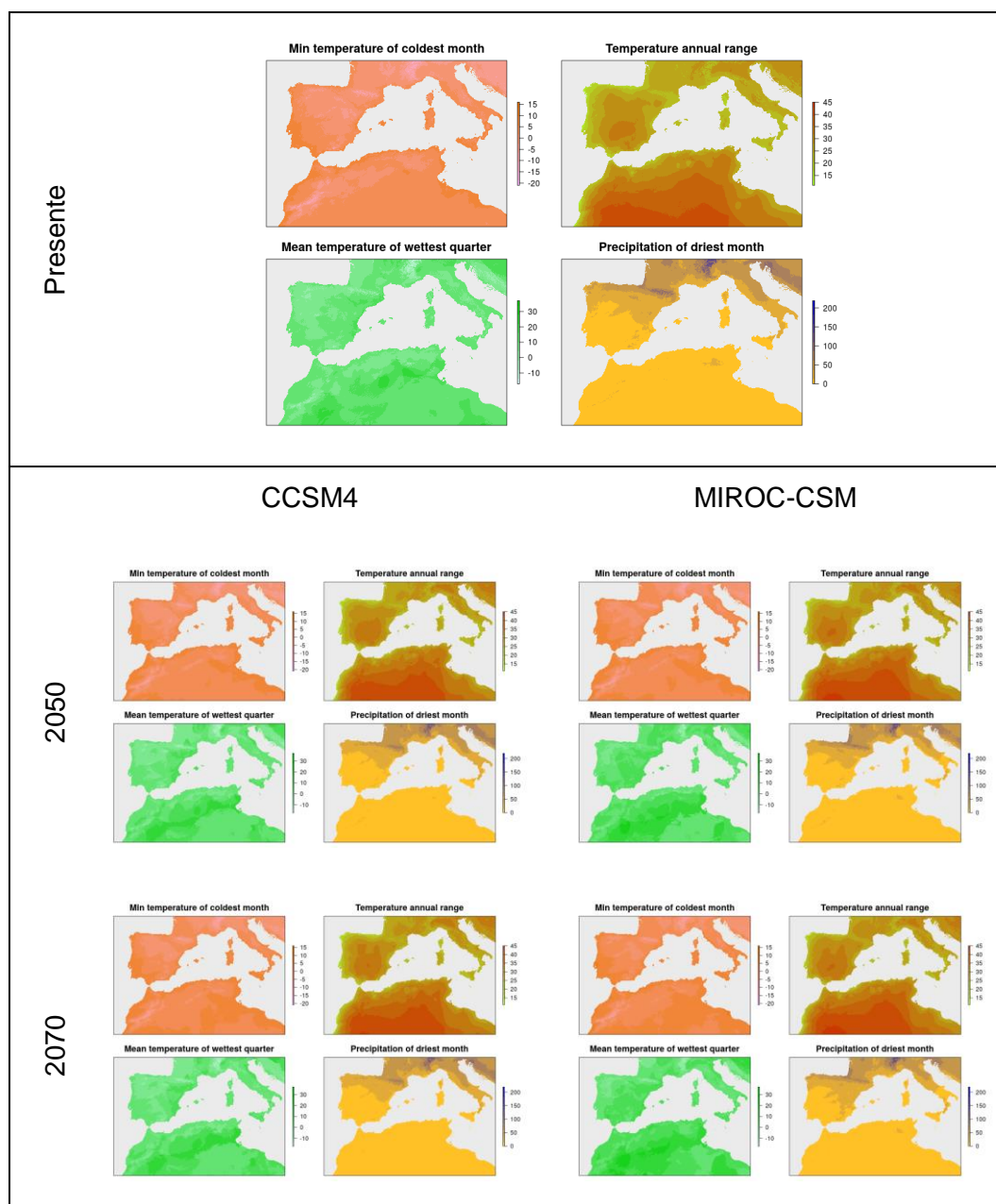


Figura Supl. B.2 Variables predictoras empleadas en los modelos de distribución del hábitat de *Cedrus atlantica* para el presente y futuro (2050 y 2070). Por simplificar, sólo se muestran las trayectorias intermedias RCP60.

Capítulo 6. Interacción biológica de *Cedrus atlantica* en el pasado

Resumen

La presencia de *Cedrus atlantica* en el continente europeo, y especialmente el momento de su desaparición en la Península Ibérica, es una de las cuestiones que más controversia ha suscitado en las últimas décadas sobre la sucesiva extinción de coníferas en el Mediterráneo Occidental. En este capítulo se plantea la posibilidad de que *C. atlantica* y *Pinus nigra* hubieran podido interactuar en el pasado excluyéndose mutuamente en las áreas donde compartieran nicho y donde, finalmente, permanecería aquella que se mostrara más competitiva.

En este trabajo se ha modelizado con MAXENT la distribución potencial de ambas especies en el Mediterráneo Occidental en la actualidad y en dos momentos del pasado, Último Máximo Glacial (21 ka) y Óptimo Climático del Holoceno (6 ka) con objeto de identificar su área geográfica de distribución común. También se ha analizado la superposición de sus nichos en el espacio ecológico bidimensional, definido por los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales. Se ha contado con datos de observaciones propias y de la *Global Biodiversity Information Facility*, y con cuatro variables climáticas obtenidas de WorldClim.

Las especies muestran nichos muy bien diferenciados, y una distribución de sus hábitats segregada por continentes (*P. nigra* en Europa, y *C. atlantica* en África), que responde a diferencias en las afinidades climáticas. No obstante, el

contacto de sus distribuciones en área limítrofes permite sugerir que *C. atlantica* mantuvo su presencia en la Península Ibérica hasta períodos recientes, y que *P. nigra* pudo desplazarlo debido a su mayor prevalencia en el continente.

Palabras clave: Cedro, Competición, Nicho ecológico, Paleoecología, Pino negral.

6.1. Introducción

La presencia de *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière en el continente europeo y el momento de su desaparición en la Península Ibérica son cuestiones que han suscitado controversia en las últimas décadas sobre la sucesiva extinción de coníferas en el Mediterráneo Occidental (Alba-Sánchez et al., 2018; Magri et al., 2017; Postigo-Mijarra et al., 2010). La ausencia de macrorrestos (madera carbonizada) de *Cedrus* en el continente europeo llevó a asegurar que la presencia de polen de cedro en el registro fósil ibérico respondía a captación aerotransportada por vientos procedentes de África (Jiménez-Moreno et al., 2020; Magri, 2012; Magri & Parra, 2002). Sin embargo, la constancia del tipo polínico en numerosos yacimientos, su proporción, el reducido poder de dispersión y la escasa correlación existente entre la presencia de polen y la procedencia de vientos provenientes de África cuestionan esta posibilidad (Alba-Sánchez et al., 2018; Cheddadi et al., 2017; Magri et al., 2017; Postigo-Mijarra et al., 2010).

La dinámica de la distribución de *C. atlantica* en Europa y África ha estado condicionada por el clima, especialmente por las temperaturas más frías del invierno y la xericidad estival (Cheddadi et al., 2009; Linares et al., 2011). No obstante, se ha propuesto que la extinción definitiva de *Cedrus* en el Holoceno, pudo estar motivada por la acción humana o, incluso, por la competencia con otras especies (Alba-Sánchez et al., 2021; Postigo-Mijarra et al., 2010). En este sentido, el examen de los diagramas polínicos de los yacimientos disponibles a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (Cordillera Bética y Rif) revela patrones inversos en la abundancia relativa de los tipos polínicos *Pinus* y *Cedrus*: mientras que en la Bética, *Pinus* domina y *Cedrus* escasea; en el Rif, *Pinus* aparece exiguu allí donde *Cedrus* es el tipo dominante (Abel-Schaad et al.,

2018; Alba-Sánchez et al., 2021; Campbell et al., 2017; Carrión, 2012; Cheddadi et al., 2009; Muller et al., 2015; Reille, 1976, 1977; Stambouli-Essassi et al., 2007). Esto sugiere la posibilidad de que especies de ambos géneros hubieran podido interactuar en el pasado excluyéndose mutuamente en las áreas donde compartieran nicho, y donde finalmente habría permanecido aquella que se mostrara más competitiva.

El objetivo de este estudio es identificar la interacción interespecífica mediante el análisis de superposición de nicho (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). Entre las coníferas montanas con distribución en el Mediterráneo Occidental, se ha seleccionado *Pinus nigra* Arnold, por su afinidad ecológica con *C. atlantica* (Benito Garzón et al., 2007; López-Tirado & Hidalgo, 2014; Navarro-Cerrillo et al., 2020; Valladares, 2009). Asimismo, se explora la distribución de ambas especies en la Península Ibérica y se identifica la localización de las posibles áreas comunes, tanto en la actualidad como en dos momentos del pasado: Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka) y Óptimo Climático del Holoceno (HCO, 6 ka). Las variaciones en la distribución de ambas especies permitirán comprender sus respectivas dinámicas geográficas históricas.

6.2. Material y Métodos

Para identificar la superposición de la distribución geográfica potencial de *C. atlantica* y *P. nigra*, se han empleado los Modelos de Distribución de Especies (SDM). Estos modelos se proyectaron hacia el pasado (LGM, 21 ka; y HCO, 6 ka). Por otra parte, la relación de los nichos en el espacio ecológico bidimensional es revelada por medio de un Análisis de Coordenadas Principales (PCA), a partir del cual se evaluó la equivalencia y similitud de los nichos de ambas especies.

6.2.1. Área de estudio

El área de estudio se centra en el Mediterráneo Occidental, donde *C. atlantica* pudo haber alcanzado su máxima extensión durante la última glaciación (Würm, 21 ka) (Magri, 2012). Abarca las penínsulas ibérica e itálica, Alpes

Occidentales y Dinárides, en Europa; la Cordillera del Atlas y Rif, en África; y las islas Baleares, Córcega, Cerdeña y Sicilia.

A efectos de los diferentes análisis, el área de estudio viene definida por las coordenadas lat: 29°N- 46° N; lon: 12°W- 19° E. Para el análisis de superposición de nicho definimos como marco ambiental de cada especie el espacio geográfico delimitado por las coordenadas extremas de las observaciones empleadas (Figura 6.1).

6.2.2. Especies

Cedrus atlantica se distribuye en la actualidad por las áreas montañosas del Rif y Medio Atlas en Marruecos, y del Atlas Telliano y Montes Aurés en Argelia (Terrab et al., 2008), entre 1300 y 2600 m de altitud, donde las precipitaciones anuales abarcan desde 500 hasta 2000 mm y las temperaturas mínimas del mes más frío oscilan entre -1 y -8 °C (Thomas, 2013). Para los análisis de este trabajo se han empleado observaciones realizadas directamente en campo, en Marruecos; y por reconocimiento de la especie por fotointerpretación, en Argelia (Figura 6.1, Tabla Supl. C.2).

Pinus nigra es una especie de media y alta montaña (1500 - 2500 m de altitud) de distribución circunmediterránea, que se extiende a lo largo del sur de Europa, desde la Península Ibérica hasta la de Anatolia, y que alcanza el Cáucaso; con presencia puntual en el norte de África, en el Rif y Atlas Telliano. La subespecie *P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, la contemplada en este estudio, se limita al Mediterráneo Occidental, y habita sobre terrenos rocosos donde muestra una mayor resistencia a la sequía que otras especies de pinos de media y alta montaña (Farjon, 2013; Linares et al., 2011; López-Tirado & Hidalgo, 2014). Para los análisis de este trabajo se seleccionaron aleatoriamente 250 localidades, a la resolución de trabajo, de la base de datos de la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, www.gbif.net). Posteriormente se eliminaron las observaciones redundantes a la resolución de trabajo (30 arcosegundos, Figura 6.1, Tabla Supl. C.2).

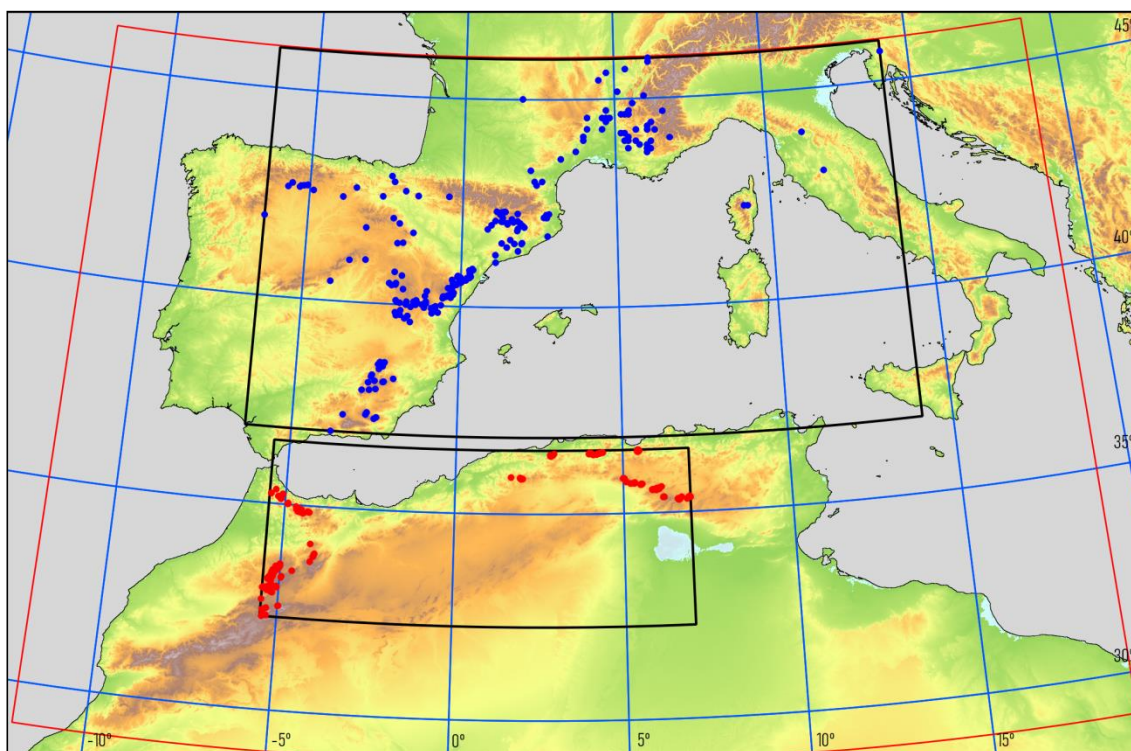


Figura 6.1 Área de estudio (enmarcada en rojo) en el que se muestra la distribución de las observaciones (n) de *Pinus nigra* (azul, $n = 231$) y *Cedrus atlantica* (rojo, $n = 211$). El marco ambiental de cada especie, en negro, es aplicado en el análisis de superposición de nicho.

(Fuente: Elaboración propia).

6.3. Variables

Los predictores del nicho se seleccionaron entre las 19 variables bioclimáticas de la serie 1960-1990 para el presente, del portal WorldClim - *Global Climate Data*, versión 1.4 (www.worldclim.com). Con carácter preliminar, se llevó a cabo una prospección de las variables que mejor ajuste proporcionaban en los modelos de distribución de *C. atlantica* realizados con MAXENT (Phillips et al., 2013), implementado en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014). Se seleccionaron alternativamente aquellas variables que mayor porcentaje de contribución e importancia de permutación presentaron al ajuste del modelo (Phillips, 2017), descartando en cada elección, el resto de las variables altamente correlacionadas (valores superiores a 0.7).

Finalmente, se seleccionaron las siguientes cuatro variables predictoras (Figura Supl. C.1):

- Temperatura mínima del mes más frío (bio6),
- Amplitud térmica anual (bio7),
- Temperatura media del trimestre más húmedo (bio8) y
- Precipitación del mes más seco (bio14)

Para proyectar el modelo de nicho en el espacio geográfico se emplearon las capas climáticas de WorldClim 1.4, a resolución 30 arcosegundos para las condiciones actuales y del HCO (6 ka), y a resolución 2.5 minutos de arco para el LGM (21 ka). De los posibles Modelos de Circulación General, se optó por MIROC-ESM (Hijmans et al., 2005) por presentar el mejor ajuste en su evaluación para los dos momentos temporales del pasado (Tabla 4.5).

6.4. Análisis

El nicho de cada especie fue modelado y proyectado en el espacio geográfico mediante el algoritmo MAXENT, incluido en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014), un algoritmo de tipo *machine-learning* (aprendizaje automático) que únicamente requiere para el calibrado de los modelos registros de presencia y un fondo ambiental de referencia (*background*) (Booth et al., 2014; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013). El hábitat potencial de cada especie fue expresado mediante la transformación binaria de la idoneidad (hábitat *favorable/no favorable* para la especie) aplicando como umbral el máximo de la suma (sensibilidad + especificidad). La superposición del hábitat potencial de ambas especies indica las áreas favorables para ambas especies y, por tanto, donde es posible la interacción entre las mismas. Existen numerosos antecedentes en la aplicación de los SDM al pasado, y en especial en la Península Ibérica (Alba-Sánchez et al., 2010; Benito Garzón et al., 2007; Rodríguez-Sánchez et al., 2010).

La validación de los modelos se realizó mediante el contraste del valor del AUC (*Area Under Curve*, área bajo la curva) observado frente al del AUC de un modelo nulo (Raes & ter Steege, 2007). El modelo nulo se construye con la

distribución de los valores de AUC de 100 iteraciones de modelos aleatorios. El AUC del modelo nulo representa el cuantil 0.95 en dicha distribución, y el modelo es significativamente válido ($P < 0.05$) si el valor del AUC observado es superior al del AUC del modelo nulo.

Por otro lado, se evaluó la superposición del nicho en el espacio ambiental bidimensional. Este está definido por los ejes principales de un PCA construido a partir de los valores de las cuatro variables seleccionadas en el marco ambiental de *C. atlantica* y *P. nigra* (Figura 6.2). El nicho está representado por una malla de densidad de las observaciones, proyectadas sobre este espacio bidimensional de 100×100 celdillas (Broennimann et al., 2012), y las posiciones relativas de los nichos de ambas especies permiten inferir posibles relaciones interespecíficas.

La superposición de nicho se midió con el índice D de Schoener (que varía de 0, sin superposición; a 1, superposición total). La superposición de nicho fue contrastada mediante los test de equivalencia y similitud (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). En cada uno de ellos se compara el valor de D observado frente al de una distribución nula de valores D , resultado de la iteración de 100 operaciones de superposición entre pares de conjuntos de observaciones aleatorias.

El test de equivalencia está orientado a identificar nichos idénticos, tanto en el valor de sus variables ambientales como en la amplitud ecológica, por lo que es muy estricto en la evaluación. En este test, cada uno de los dos conjuntos de observaciones de la distribución nula se construye mediante la selección al azar entre el total de observaciones de las dos especies. Se admite que los nichos de las dos especies son equivalentes si el valor de superposición observado no es significativamente menor que el cuantil 0.05 de la distribución nula. Esto es, los nichos independientes son indiferenciables de la mezcla de nichos.

El test de similitud evalúa la semejanza de un nicho con otro en relación al marco ambiental en el que se encuentra. El marco ambiental de cada especie está delimitado por las coordenadas extremas de las observaciones (Figura 6.1). En este test, el total de observaciones del que se extraen al azar los pares, para la distribución nula, se construye con las observaciones de una

especie y un extracto del marco ambiental de la especie opuesta (en número igual al de sus observaciones). Así, en este test se llevan a cabo dos análisis asimétricos en los que se comparan las observaciones de cada especie con el entorno ambiental de la especie confrontada. Así, dos especies con afinidades ambientales tendrán valores de superposición superiores que los esperables de comparar el nicho de una especie con el entorno ambiental de la opuesta. Los nichos de las dos especies son significativamente similares si el valor D supera el cuantil 0.95 de la distribución nula (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008).

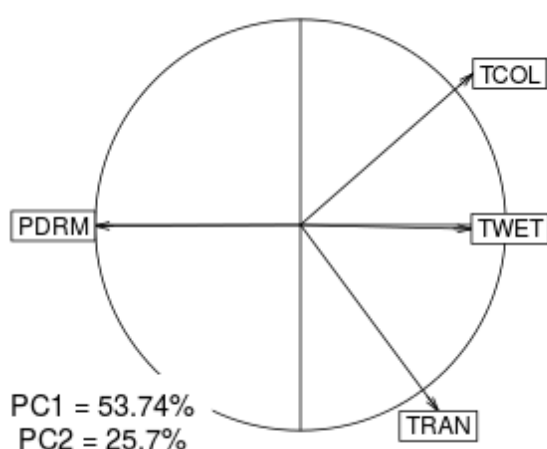


Figura 6.2 Espacio ambiental bidimensional, determinado por los dos ejes principales de un PCA a partir de cuatro variables descriptoras. *TCOL*: Temperatura mínima del mes más frío, *TRAN*: Amplitud térmica anual, *TWET*: Temperatura del trimestre más húmedo, *PDRM*: Precipitación de mes más seco.

6.5. Resultados

Las cuatro variables ambientales seleccionadas han permitido definir el nicho fundamental de ambas especies con un alto nivel de predicción del hábitat óptimo para las condiciones presentes. La validación de los modelos mostró que los valores del AUC observado superan ampliamente los marcados para una distribución nula (Raes & ter Steege, 2007), con una significación del 95% (Tabla 6.1, Figura Supl. C.4).

Tabla 6.1 Evaluación de los modelos de distribución: AUC observados y del modelo nulo.

ESPECIES	<i>n</i>	AUC	Null model AUC
<i>Pinus nigra</i>	231	0.9578	0.6354
<i>Cedrus atlantica</i>	211	0.9959	0.6389

Los AUC (*Area Under Curve*, área bajo la curva) observados son significativamente superiores ($P < 0.05$) a los AUC del modelo nulo. *n* es el número de presencias empleadas en el calibrado del modelo de distribución de la especie, y de cada iteración en el modelo nulo.

Los hábitats potenciales de *C. atlantica* y de *P. nigra* se encuentran mayoritariamente segregados geográficamente entre sí. El hábitat óptimo de *C. atlantica* se distribuye principalmente en el presente por el norte de África, desde el Alto Atlas en las inmediaciones al océano Atlántico, hasta el Atlas Telliano y Montes Aurés, pasando por el Rif y Medio Atlas. En Europa, la especie encuentra su hábitat óptimo en la Cordillera Bética y en el Sistema Central, extendiéndose hasta los Montes de León. La distribución pronosticada de *P. nigra* se enmarca en la vertiente mediterránea europea: desde los Sistemas Ibérico y Central, y Cordillera Cantábrica, en la Península Ibérica; hasta los Apeninos y Alpes occidentales, pasando por los Pirineos y Macizo Central. De forma testimonial, también estaría representada en los Montes Aurés en el continente africano. En el presente, *C. atlantica* y *P. nigra* compartirían su distribución en la Cordillera Bética y Sistema Central, según las proyecciones realizadas en MaxEnt (Figura 6.3).

La proyección hacia el LGM (21 ka) muestra el descenso en altitud de las condiciones más favorables para *C. atlantica*, lo que se manifiesta en una mayor extensión del hábitat potencial de la especie a lo largo de los sistemas montañosos de África, y el dominio de las mesetas en la Península Ibérica, así como su presencia en los sistemas montañosos próximos al Tirreno donde compartiría el hábitat con *P. nigra*. En la Península Ibérica, las áreas comunes se extenderían por el Sistema Ibérico y las zonas interiores próximas a la Cordillera Cantábrica. En África, el hábitat común aparece ligado a las altas cumbres del Alto Atlas y los Montes Aurés (Figura 6.3).

Las condiciones más cálidas del HCO (6 ka) determinan el ascenso en altitud de las condiciones óptimas para ambas especies, lo que provoca una drástica reducción del área potencial de *C. atlantica*, y su aislamiento en una serie de áreas disyuntas, en gran parte coincidentes con la distribución actual de la especie. La presencia del hábitat de cada una de las especies se restringe a un continente: *C. atlantica* a África, y *P. nigra* a Europa, con presencias insignificantes en el continente opuesto, donde ambas especies comparten hábitat en sus límites de distribución de manera marginal (Figura 6.3).

El análisis de superposición de nichos en el espacio ecológico bidimensional refleja la escasa superposición, con un valor de D cercano a 0.3. El resultado del test de equivalencia indica que los nichos no coinciden. Los test de similitud indican que la diferencia entre nichos no es significativamente diferente a la encontrada con el marco ambiental en el que la especie comparada se halla; y que las diferencias de nicho entre especies no son, por tanto, atribuibles al entorno de la especie contrastada (Tabla 6.2, Figura Supl. C.5).

Tabla 6.2 Superposición de nicho de *Pinus nigra* y *Cedrus atlantica*, y tests de equivalencia y similitud. La similitud implica dos análisis asimétricos (nicho→marco ambiental; 1 y 2 representan *P. nigra* y *C. atlantica*, respectivamente).

ESPECIES	Superposición (D)	Equivalencia	Similitud 1→2	Similitud 2→1
<i>P. nigra</i> – <i>C. atlantica</i>	0.294	No-equivalentes**	<i>ns</i>	<i>ns</i>

D : Índice de superposición de Schoener. ** Significación con $P < 0.01$; *ns*: los nichos de las especies no son significativamente similares entre sí.

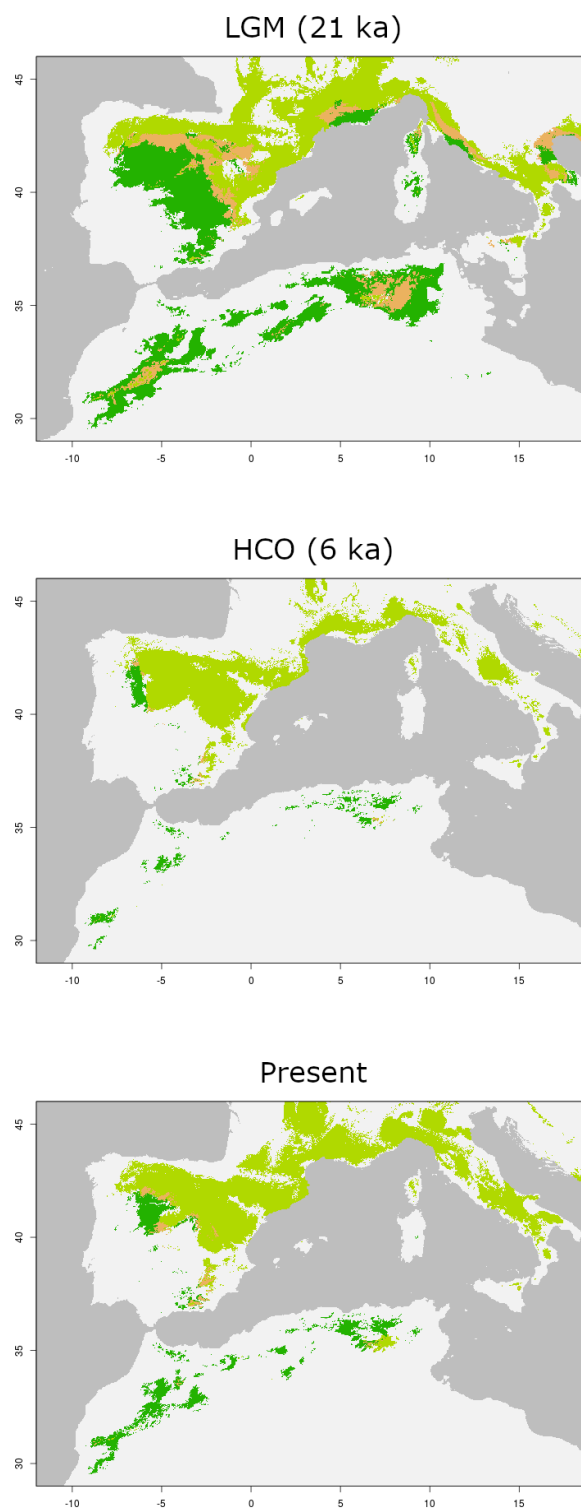


Figura 6.3 Hábitat potencial de *Pinus nigra* (verde claro) y *Cedrus atlantica* (verde oscuro) en tres escenarios temporales a partir del modelo de distribución de especies (MAXENT) con variables ambientales del pasado según MIROC-ESM. La superposición de los hábitats se representa en naranja. (Fuente: Elaboración propia).

La disposición de las mallas de densidad en el espacio ecológico bidimensional muestra un desplazamiento relativo entre los nichos de ambas especies a lo largo del segundo eje del PCA (Figura 6.4). Eso podría interpretarse como una coincidencia en la afinidad por las variables que determinan el primer eje del PCA (precipitación del mes más seco y temperatura media del trimestre más húmedo) (Figura 6.2), y diferencias en el nicho determinadas por las dos variables restantes: Temperatura mínima del mes más frío, cuyos valores extremos son mejor tolerados por *C. atlantica*; y la amplitud térmica anual, igualmente mejor soportada por *C. atlantica* (Véanse Figura Supl. C.2 y Figura Supl. C.3).

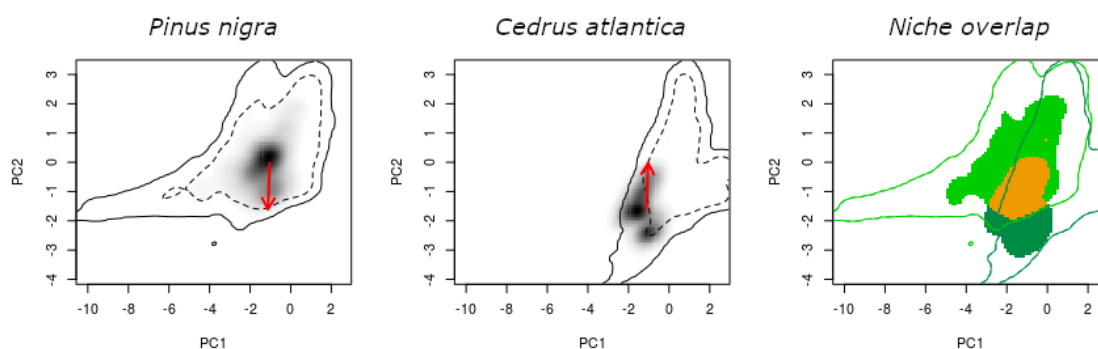


Figura 6.4 Superposición de nicho en el espacio ambiental. La línea continua delimita el marco ambiental; y la discontinua, el 50% de su área. Las flechas muestran el desplazamiento relativo entre los centroides de los nichos en el análisis de superposición. El diagrama de superposición muestra los nichos de *Pinus nigra* y *Cedrus atlantica* (polígonos en verde claro y oscuro, respectivamente). El polígono rojizo indica el nicho común (superposición). (Fuente: Elaboración propia).

6.6. Discusión y conclusiones

Todo lo anterior parece indicar que durante el Pleistoceno, *C. atlantica* y *P. nigra* mantuvieron contacto en sus límites de distribución tanto en África como en Europa. El aumento de las temperaturas durante el HCO (6 ka) determinó la subida en altitud de ambas especies, y en mayor grado para *C. atlantica* cuyas poblaciones quedaron aisladas en los sistemas montañosos que actuaron como refugio, a partir de los cuales la especie se expandió hasta la actualidad. Esto concuerda con la dinámica de los cedrales en el norte de África durante el Holoceno hallada en el registro fósil (Abel-Schaad et al., 2018;

Alba-Sánchez et al., 2018; Campbell et al., 2017; Cheddadi et al., 2009; Muller et al., 2015; Reille, 1976; Stambouli-Essassi et al., 2007).

En Europa, la dinámica de los cedrales ha estado ligada al clima desde la última glaciación, por lo que su desaparición en el continente podría haberse debido a una progresiva reducción de su hábitat potencial (Cheddadi et al., 2009; Linares et al., 2011). Esto no sería incompatible con la existencia de relaciones bióticas como agente determinante en la extinción local en aquellos reductos presentes en la Cordillera Bética (Postigo-Mijarra et al., 2010). De hecho, la segregación aparente en los modelos predictivos presentados en este estudio podría ser consecuencia de tales relaciones de competencia, que habrían determinado el sesgo en el nicho realizado de ambas especies. La incorporación de datos del registro fósil o filogeográficos en la construcción de los modelos predictivos mejoraría la caracterización del nicho fundamental de las especies (Brewer et al., 2012; Gavin et al., 2014; Rodríguez-Sánchez et al., 2010) asumiendo la estabilidad del nicho a través del tiempo (Nogués-Bravo, 2009).

En conclusión, *C. atlantica* y *P. nigra* muestran nichos claramente diferenciados atendiendo a una mayor tolerancia a los fríos extremos y a la continentalidad por parte de *Cedrus*. En la actualidad, la distribución de ambas especies, segregada en continentes diferentes, *P. nigra* en Europa, y *C. atlantica* en África, responde a la separación de sus hábitats óptimos; si bien ambas especies poseen espacios aptos para ser habitados en el continente complementario. Sin embargo, hasta finales del Pleistoceno, ambas especies pudieron haber compartido hábitat en sus límites de distribución en el continente europeo. El aumento de las temperaturas del Óptimo Climático del Holoceno debió de forzar el ascenso de ambas especies en altitud, derivando en el aislamiento de sus poblaciones en refugios montañosos y en una consiguiente pérdida de conectividad que ha perdurado hasta la actualidad. Aunque *C. atlantica* ha mantenido de forma ininterrumpida su hábitat idóneo en la Cordillera Bética hasta la actualidad, no puede descartarse que la mayor prevalencia de *P. nigra* en el continente europeo acabara por desplazar a *Cedrus*.

Agradecimientos

Financiado por el Proyecto RTI2018-101714-B-I00 "Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. Implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas". Programa Estatal de I+D+i "Retos Investigación", Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación (AEI, MCIU),

Referencias

- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, 28(6), 1023-1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., & González-Hernández, A. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. Y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Revista Ecosistemas*, 27(1), 26-37. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1441>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego-Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., Luelmo-Lautenschlaeger, R., & Garrido-García, J. A. (2021). Early anthropogenic change in western Mediterranean mountains (Sierra Nevada, SE Spain). *Anthropocene*, 33, 100278. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100278>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>

- Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., & Sáinz Ollero, H. (2007). Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene. *Ecography*, 30(1), 120-134. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04813.x>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Brewer, S., Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2012). Paleoecoinformatics: Applying geohistorical data to ecological questions. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(2), 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.009>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Campbell, J. F. E., Fletcher, W. J., Joannin, S., Hughes, P. D., Rhanem, M., & Zielhofer, C. (2017). Environmental drivers of Holocene forest development in the Middle Atlas, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00113>
- Carrión, J. S. (Ed.). (2012). *Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Universidad de Murcia, Secretariado PU.
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>

- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Farjon, A. (2013). *Pinus nigra*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42386A2976817. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42386A2976817.en>
- Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., Hampe, A., Hu, F. S., Ashcroft, M. B., Bartlein, P. J., Blois, J. L., Carstens, B. C., Davis, E. B., de Lafontaine, G., Edwards, M. E., Fernandez, M., Henne, P. D., Herring, E. M., Holden, Z. A., ... Williams, J. W. (2014). Climate refugia: Joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37-54. <https://doi.org/10.1111/nph.12929>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5) [Computer software]*.

- Jiménez-Moreno, G., Anderson, R. S., Ramos-Román, M. J., Camuera, J., Mesa-Fernández, J. M., García-Alix, A., Jiménez-Espejo, F. J., Carrión, J. S., & López-Avilés, A. (2020). The Holocene *Cedrus* pollen record from Sierra Nevada (S Spain), a proxy for climate change in N Africa. *Quaternary Science Reviews*, 242, 106468. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106468>
- Linares, J. C., Tíscar, P. A., Camarero, J. J., Taïqui, L., Viñepla, B., Seco, J. I., Merino, J., & Carreira, J. A. (2011). Tree growth decline on relict Western-Mediterranean mountain forest: Causes and impacts. En J. A. Jenkins (Ed.), *Forest Decline: Causes and Impacts* (pp. 91-110). Nova Science Publishers.
- López-Tirado, J., & Hidalgo, P. J. (2014). A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>
- Magri, D. (2012). Quaternary History of *Cedrus* in Southern Europe. *Annali Di Botanica*, 2(0), 57-66. <https://doi.org/10.4462/annbotrm-10022>
- Magri, D., Di Rita, F., Aranbarri, J., Fletcher, W., & González-Sampériz, P. (2017). Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews*, 163, 23-55. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.02.014>
- Magri, D., & Parra, I. (2002). Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters*, 200(3), 401-408. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(02\)00619-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(02)00619-2)
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

- Muller, S. D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.-R., Rifai, N., & Daoud-Bouattour, A. (2015). Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0504-9>
- Navarro-Cerrillo, R. M., Manzanedo, R. D., Rodriguez-Vallejo, C., Gazol, A., Palacios-Rodríguez, G., & Camarero, J. J. (2020). Competition modulates the response of growth to climate in pure and mixed *Abies pinsapo* subsp. *Maroccana* forests in northern Morocco. *Forest Ecology and Management*, 459, 117847. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117847>
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 521-531. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x>
- Phillips, S. J. (2017). *A Brief Tutorial on Maxent*. http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. (2013). *Maxent software for species habitat modeling* (3.3.3k) [Computer software]. <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>
- Postigo-Mijarra, J. M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., & García, S. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 416-426. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.015>
- Raes, N., & ter Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30(5), 727-736. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05041.x>
- Reille, M. (1976). Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains: Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2, 153-170. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1976.925>

- Reille, M. (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). En X INQUA Congress (Ed.), *Recherches Françaises sur le Quaternaire hors de France: Vol. Supplément au Bulletin de l'AFEQ*, 50 (pp. 53-76). CNRS.
- Rodríguez-Sánchez, F., Hampe, A., Jordano, P., & Arroyo, J. (2010). Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and palaeodistribution modelling: A review. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 507-521. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.03.008>
- Stambouli-Essassi, S., Roche, E., & Bouzid, S. (2007). Evolution de la végétation et du climat dans le Nord-ouest de la Tunisie au cours des 40 derniers millénaires. *Geo-Eco_Trop*, 31, 171-214.
- Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., & Stuessy, T. F. (2008). Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany*, 95(10), 1262-1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
- Thomas, P. (2013). *Cedrus atlantica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>

Apéndice C.

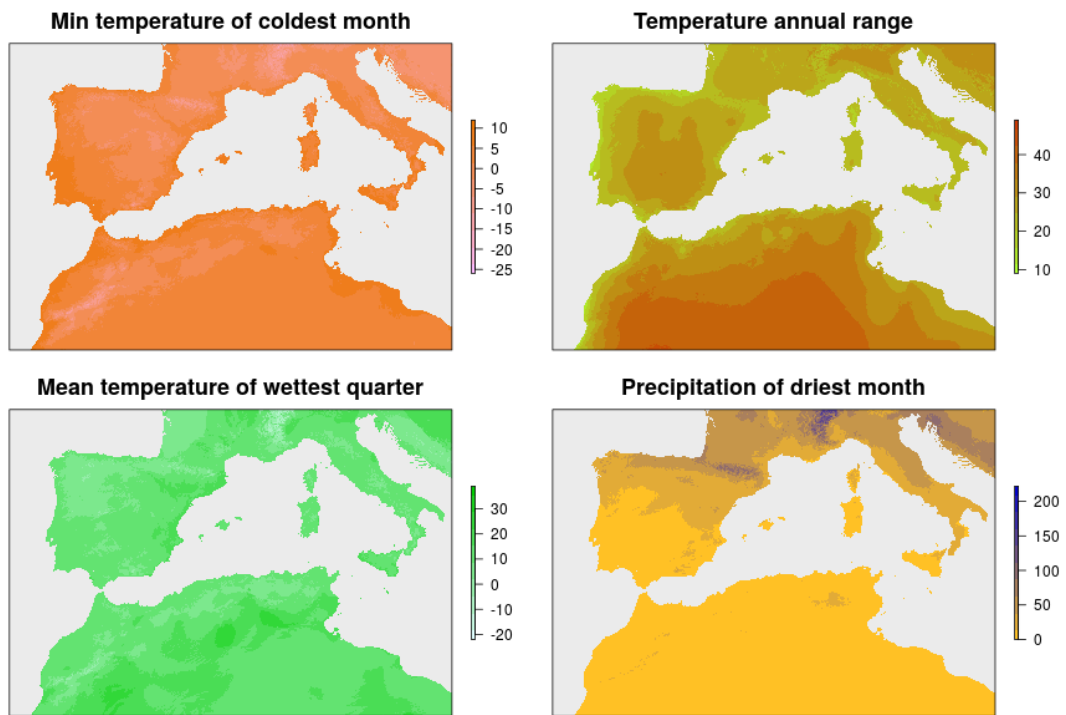


Figura Supl. C.1 Variables climáticas empleadas como descriptores: Temperatura mínima del mes más frío, Amplitud térmica anual, Temperatura media del trimestre más húmedo, Precipitación del mes más seco.

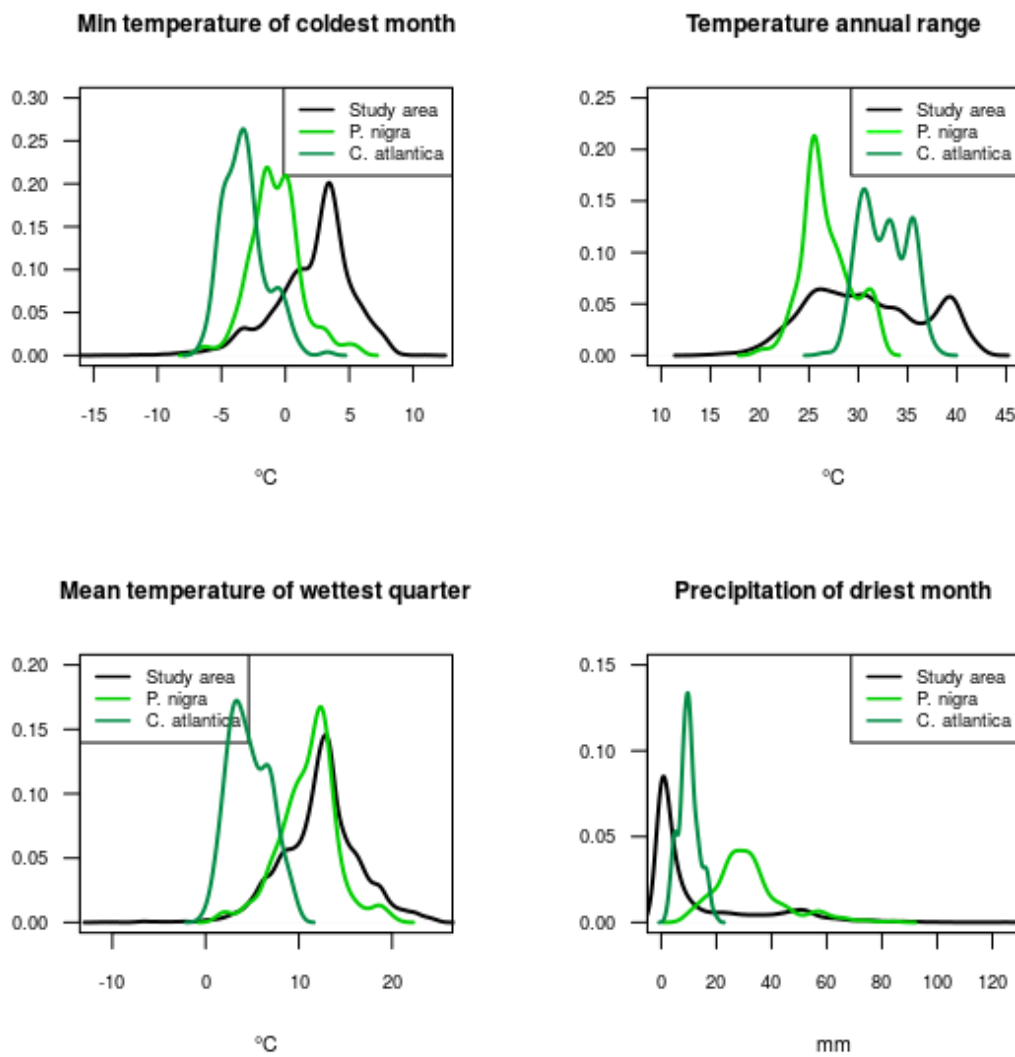


Figura Supl. C.2 Curvas de densidad de las variables predictoras para *Pinus nigra*, *Cedrus atlantica* y el *background* en el área de estudio.

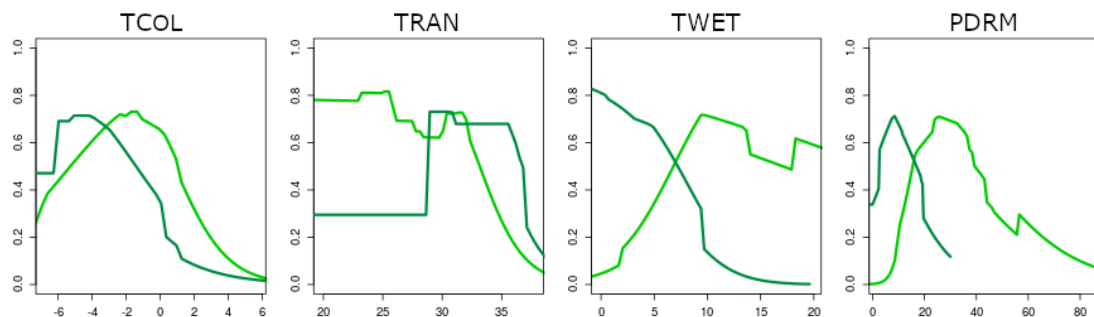


Figura Supl. C.3 Curvas respuesta de los modelos en MAXENT para cuatro variables ambientales. Las diferencias en el patrón de las curvas entre los modelos de *Pinus nigra* y *Cedrus atlantica* son consistentes con las divergencias observadas en la distribución de sus hábitats.

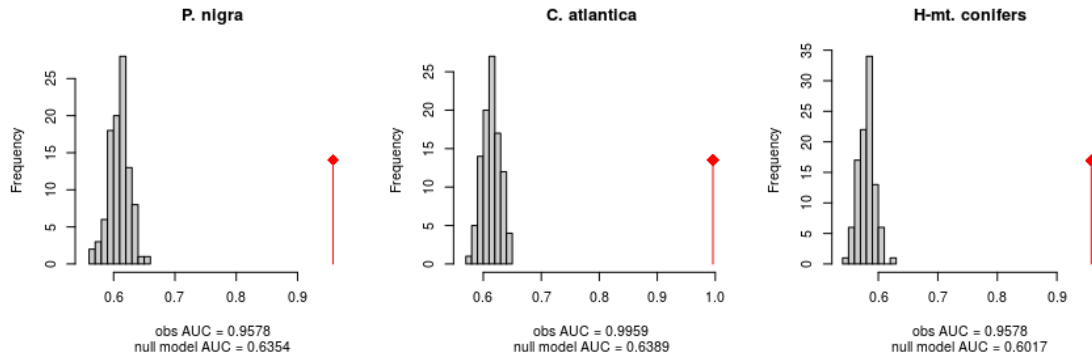


Figura Supl. C.4 AUC observados y del modelo nulo en MAXENT. El AUC del modelo nulo es el cuantil 0.95 en una distribución aleatoria. Los valores observados (punto rojo) fueron significativamente ($P < 0.05$) mayores que los AUC del modelo nulo.

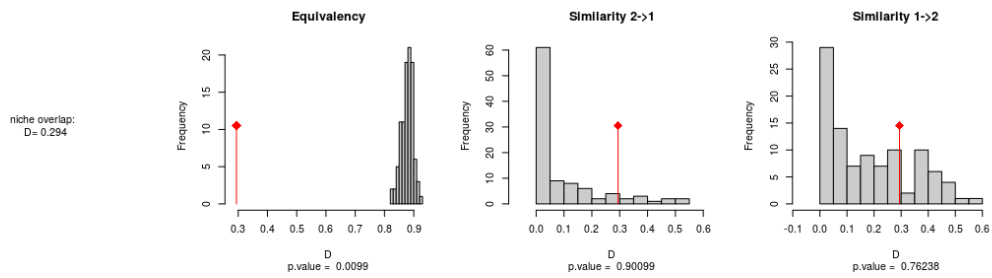


Figura Supl. C.5 Test de superposición de nicho. Los histogramas muestran el valor D observado frente al de la distribución nula en los tests de equivalencia y similitud.

Tabla Supl. C.1 Correlación entre variables ambientales (Pearson). *TCOL*: Min temperature of coldest month, *TRAN*: Temperature annual range, *TWET*: Temperature of wettest quarter, *PDRM*: Precipitation of driest month.

	<i>TCOL</i>	<i>TRAN</i>	<i>TWET</i>	<i>PDRM</i>
<i>TCOL</i>	1			
<i>TRAN</i>	-0.027	1		
<i>TWET</i>	0.441	0.416	1	
<i>PDRM</i>	-0.680	-0.491	-0.416	1

Tabla Supl. C.2 Registros de presencia de *Cedrus atlantica* y *Pinus nigra* empleados para calibrar los modelos de distribución. Las coordenadas geográficas se expresan grados decimales (datum WGS84).

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
33.42663	-5.15985	36.85043	-3.81133
33.41687	-5.15529	37.20690	-2.52670
33.42032	-5.16990	37.24270	-2.45880
35.24491	-5.42844	37.27000	-3.47370
35.24113	-5.43012	37.29780	-2.78560
35.24723	-5.08817	37.35180	-2.75160
35.23827	-5.08280	37.89290	-2.94310
35.18434	-5.21659	37.90160	-2.71560
34.90403	-4.50827	37.92800	-2.52210
34.91535	-4.58081	38.08190	-2.76060
34.93586	-4.61342	38.10720	-2.31560
34.91000	-4.61783	38.11600	-2.28130
34.89696	-4.65322	38.12640	-2.56650
34.90002	-4.63995	38.19500	-1.99510
34.89879	-4.62818	38.22590	-2.68010
34.89074	-4.61441	38.27090	-2.65710
34.90799	-4.53649	38.41879	-2.45115
34.84970	-4.61157	38.48580	-2.33500
34.84355	-4.58215	38.52879	-2.48115
34.84680	-4.56168	38.57570	-2.28830
34.84329	-4.54487	38.58470	-2.28820
34.83949	-4.53590	38.58540	-2.42590
34.84050	-4.53220	39.58882	-1.56115
34.85444	-4.54237	39.67030	-1.74090
34.96094	-4.66638	39.73230	-1.64640
35.03349	-4.90929	39.73600	-2.00810
35.12127	-5.13372	39.75290	-1.89110
35.14314	-5.14355	39.80830	-2.04210
35.14191	-5.15208	39.82000	-0.89000
35.13915	-5.15104	39.84000	-0.70000
35.34574	-5.29295	39.86090	-1.87770
34.81996	-4.43574	39.91000	-0.79000
34.81242	-4.46209	39.93000	-0.91000
34.84463	-4.26662	39.95000	-1.14000
34.84800	-4.29858	39.95650	-1.56000

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
34.85913	-4.32115	39.96000	-0.84000
32.97085	-5.44588	39.98000	-0.79000
32.95177	-5.45861	39.99000	-0.78000
32.95608	-5.46837	40.00330	-1.71140
33.18990	-5.33721	40.00860	-1.40670
33.17283	-5.33924	40.02000	-1.21000
32.89714	-5.33132	40.02000	-0.61000
32.94475	-5.26952	40.03000	-1.11000
32.94683	-5.24333	40.04140	-1.90990
32.92650	-5.37093	40.04880	-1.08920
32.93649	-5.36443	40.05000	-1.42000
32.94304	-5.43534	40.06030	-2.00340
32.84984	-5.18025	40.07000	-1.37000
32.87000	-5.23725	40.07530	-1.69830
32.88566	-5.25791	40.08160	-1.47530
32.91430	-5.23921	40.09380	-1.08800
35.01370	-4.91820	40.09660	-2.03810
35.01811	-4.90536	40.11650	-1.39240
35.13580	-5.11898	40.19000	-0.56000
34.08440	-4.17691	40.21000	-0.31000
33.85286	-4.04178	40.22620	-0.47310
33.82253	-4.05839	40.22950	-1.11940
33.79968	-4.06588	40.23670	-0.54330
33.84708	-4.04799	40.24230	-0.39030
33.77674	-4.07783	40.26000	-0.41000
33.65363	-4.15921	40.27000	-0.30000
33.40456	-4.65626	40.28000	-0.24000
33.22491	-4.95817	40.30000	-0.25000
33.25282	-4.94548	40.32000	-0.29000
32.46462	-5.31559	40.33000	-0.22000
32.44401	-5.36197	40.34580	-1.06910
32.41762	-5.43241	40.34850	-0.30380
32.53156	-4.98996	40.37390	-1.82210
32.53419	-4.97235	40.41000	-0.31000
32.28702	-5.30684	40.42000	-0.30000
32.30110	-5.41034	40.43000	-0.28000
32.25883	-5.43021	40.44000	-0.40000
32.97655	-5.06157	40.44000	-0.29000
33.00634	-5.07146	40.45810	-2.18620

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
33.26747	-5.19053	40.47340	-4.13240
33.37791	-5.12840	40.47520	-2.06810
33.36421	-5.13971	40.48000	-0.26000
33.40796	-5.18442	40.50370	-2.26830
33.40148	-5.20847	40.50900	-0.23830
33.35228	-5.23105	40.51120	-2.05580
33.32570	-5.23776	40.52500	-0.15510
33.30050	-5.23650	40.53000	-0.23000
33.25344	-5.23962	40.53000	-0.13000
33.23847	-5.29099	40.55000	-0.19000
33.15973	-5.23868	40.56000	-0.25000
33.21393	-5.23322	40.56000	-0.24000
33.23202	-5.20192	40.58000	0.00500
32.97763	-5.34518	40.60300	0.03360
33.09837	-5.24609	40.61000	-0.01000
33.03239	-5.23524	40.63000	0.03240
33.03495	-5.21971	40.64000	-0.28000
33.41306	-5.12399	40.64000	0.13000
33.49145	-5.12781	40.64000	0.16000
33.51227	-5.00748	40.65000	-0.04000
33.55234	-5.01092	40.65670	-0.01940
33.47548	-5.03727	40.66000	-0.02000
33.47719	-5.01981	40.68000	0.19000
33.43927	-5.05118	40.69000	-0.07000
33.42142	-5.06420	40.69710	0.19510
33.41503	-5.08475	40.69870	-1.87560
33.40592	-5.09977	40.70000	-0.01000
33.41729	-5.10150	40.70000	0.27000
32.67245	-5.47502	40.70700	0.23020
35.86484	1.94571	40.71000	-0.03000
35.85536	2.00491	40.71000	0.23000
35.85942	1.99011	40.72000	-0.11000
35.85685	1.97774	40.72000	-0.10000
35.84911	1.94894	40.72887	0.30887
35.86492	1.95796	40.74000	-0.10000
35.88032	1.93194	40.78000	-2.11000
35.87109	1.92533	40.80740	0.28530
36.49633	5.43594	40.82510	0.27270
36.51237	5.49445	40.88000	0.26000

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
36.48912	5.44925	40.88950	0.32940
36.50088	5.47962	40.89000	0.38000
36.50522	5.45908	40.91700	0.35200
36.49412	5.46453	41.00910	-3.57080
35.55808	5.97849	41.03750	-3.05950
35.62993	6.13100	41.08000	1.09000
35.61108	6.10167	41.26000	1.08000
35.62015	6.11334	41.36000	1.80000
35.59485	6.06325	41.45000	1.44000
35.58772	6.03858	41.47510	-2.06590
35.58825	6.02502	41.49150	-1.88590
35.59452	6.01103	41.54000	1.68000
35.59070	5.97352	41.54000	1.91000
35.61053	6.07891	41.54700	1.27350
35.58768	5.98088	41.55890	1.92888
35.59342	5.99365	41.63000	1.55000
35.56041	5.94821	41.72000	2.75000
35.54769	5.97896	41.74020	-1.56900
35.57016	6.04087	41.81210	-3.09630
35.57384	6.06117	41.85060	1.77130
35.57089	5.94619	41.88000	0.82000
35.56822	5.86316	41.90000	1.79000
35.56723	5.88452	41.93390	1.99890
35.56345	5.85028	41.93570	-6.39470
35.55538	5.86767	41.95210	-2.02270
35.73011	5.34066	41.96950	1.95010
35.73613	5.34973	41.98000	0.94000
35.72504	5.32661	42.00890	1.45430
35.74696	5.33882	42.03170	1.86450
35.76406	5.08617	42.03570	1.44160
35.73014	5.29950	42.05630	1.64650
35.84776	5.03155	42.06910	1.25950
35.85007	4.99324	42.07000	1.30000
35.85161	5.03063	42.07070	-2.22640
35.76699	5.09427	42.08000	1.78000
35.72385	5.22279	42.08400	1.06560
35.72294	5.21233	42.12780	1.59660
35.68976	5.50873	42.16000	1.30000
35.69331	5.52151	42.16300	2.72160

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
35.69729	5.54269	42.17000	2.63000
35.70820	5.52970	42.23510	2.70910
35.70620	5.56136	42.23960	1.21840
36.46374	2.94064	42.25330	2.79390
36.40371	2.83917	42.26000	1.78000
36.41066	2.83063	42.29440	1.26540
36.41609	2.85467	42.30510	1.38640
36.43273	2.86944	42.30891	1.35886
36.41780	2.86587	42.30990	1.10730
36.43627	2.88053	42.31176	9.24263
36.42814	2.89669	42.31878	9.12190
36.42378	2.88245	42.52010	-3.90090
36.43441	2.82372	42.58200	-2.60400
36.47365	4.00440	42.62530	-4.87790
36.47640	3.99604	42.63020	-1.45120
36.47165	4.01599	42.63930	-0.45090
36.46971	4.03622	42.67170	-5.70910
36.43901	4.21338	42.68000	-5.33110
36.45787	4.23657	42.70770	-5.29550
36.46050	4.27681	42.71870	-5.19820
36.47504	4.05353	42.72990	-5.07650
36.48530	4.40352	42.73410	-1.86400
36.48444	4.37339	42.73890	-5.07680
36.47073	4.29265	42.75680	-3.47660
36.46958	4.31649	42.76470	-5.57870
36.48725	4.38858	42.94430	-2.24010
36.45474	3.98618	42.94639	2.39155
36.44890	4.10202	43.01134	11.80218
36.45263	4.05619	43.03221	2.32571
36.43241	4.11976	43.03347	2.57090
35.32361	6.60408	43.08000	-2.33670
35.30881	6.61267	43.30120	2.19939
35.30255	6.62529	43.57390	3.18563
35.31735	6.62477	43.71158	6.04000
35.33044	6.62856	43.75188	3.68277
35.32203	6.63457	43.79796	6.16893
35.31712	6.61241	43.80150	6.04478
35.33280	6.64692	43.81708	5.42384
35.31174	6.65737	43.89142	6.04958

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
35.32101	6.65291	43.89809	5.80085
35.31348	6.66760	43.96989	11.18933
35.33129	6.67752	43.97780	6.17893
35.30115	6.63876	43.99115	5.68069
35.35198	6.97875	43.99698	5.43149
35.35443	6.96366	43.99968	5.30687
35.35012	6.94347	44.02000	3.93544
35.36435	6.94959	44.04781	6.80737
35.35833	6.92614	44.08694	5.43533
35.37632	6.96035	44.11000	3.93692
35.36365	6.71578	44.17961	5.31418
35.31744	6.87354	44.18218	5.18915
35.31976	6.88582	44.24388	6.31916
35.37601	6.20375	44.25116	6.06892
35.37654	6.18898	44.26101	5.69344
35.37303	6.17291	44.28286	4.56636
35.88893	1.65672	44.28886	4.06520
36.53904	5.47432	44.34111	6.07379
36.53654	5.45279	44.42748	6.20421
36.53658	5.43962	44.46100	4.69701
		44.54899	4.82558
		44.55100	4.69972
		44.55286	4.57385
		44.55889	4.07029
		44.62677	5.45866
		44.62950	5.33265
		44.63209	5.20663
		44.68567	6.59784
		44.71676	5.46259
		44.73101	4.70516
		44.89384	5.59709
		45.00901	1.92110
		45.06426	5.98639
		45.17455	5.10072
		45.45480	4.47143
		45.63120	4.73287
		45.69971	14.07870
		45.70950	5.37821
		45.87055	6.15908

<i>Cedrus atlantica</i>		<i>Pinus nigra</i>	
latitude	longitude	latitude	longitude
		45.96053	6.16424

Capítulo 7. Divergencia ecológica entre los linajes de *Abies pinsapo* complex

Resumen

El Estrecho de Gibraltar ha actuado como un puente selectivo en el intercambio de especies entre ambos continentes, generándose patrones de aislamiento de poblaciones que facilitan la diferenciación alopátrica. *Abies pinsapo* complex es un taxón endémico del Mediterráneo Occidental, que cuenta con dos linajes repartidos entre ambos lados del Estrecho: *Abies pinsapo* Boiss. en la cordillera Bética (península ibérica, Europa), *Abies marocana* Trab. en el Rif (norte de Marruecos, África). En este capítulo se comparan los nichos de las poblaciones europeas y africanas de *A. pinsapo* complex con objeto de revelar las consecuencias de su segregación geográfica a partir de un antecesor común desde el Mioceno medio (~15 Ma); esto es, evidenciar la existencia de conservación o divergencia de nicho de ambos linajes.

Las relaciones entre nichos se lleva a cabo mediante el análisis de superposición de nicho en el espacio ecológico bidimensional (definido por los ejes de un Análisis de Componentes Principales), y en el espacio geográfico (mediante las proyecciones de Modelos de Distribución de Especies, BIOCLIM y MAXENT). Los resultados apuntan a la divergencia de nicho entre linajes, manifestada mediante diferencias en el hábitat, a ambos lados del Mediterráneo. *A. marocana* soporta en el Rif un régimen de precipitaciones estacional que se caracteriza por la escasez de lluvias durante los meses de verano. Esto restringe su presencia a las cumbres montañosas, donde las

bajas temperaturas y las elevadas precipitaciones anuales se traducen en un balance hídrico anual superior al que existe en la cordillera Bética (hábitat de *A. pinsapo*). Además de contribuir al conocimiento sobre los patrones de diferenciación de especies a ambos lados del Estrecho, este estudio destaca la importancia de un tratamiento individualizado en la gestión de la conservación de *A. pinsapo* y *A. marocana*.

Palabras clave:

Barreras geográficas, Divergencia de nicho, Estrecho de Gibraltar, Modelos de distribución de especies, Superposición de nicho.

7.1. Introducción

El Estrecho de Gibraltar ha actuado como un puente selectivo en el intercambio de especies entre África y Europa, sobre todo para aquellas que habitan en la alta montaña mediterránea (Jaramillo-Correa et al., 2010; Lavergne et al., 2013; Nieto Feliner, 2014; Rodríguez-Sánchez et al., 2008). Determinadas especies ibero-africanas ligadas a la alta montaña mediterránea han encontrado refugio en estos ambientes durante los períodos cálidos a lo largo de las oscilaciones climáticas que han tenido lugar durante el Cuaternario (Cheddadi et al., 2017), generándose patrones de aislamiento de poblaciones que facilitan la diferenciación alopátrica (Arroyo et al., 2008; Fady, 2005; Nieto Feliner, 2014). Sin embargo, la evolución climática que dio lugar a los procesos de diferenciación en las especies de alta montaña del Mediterráneo Occidental debió de iniciarse con anterioridad, en el Neógeno (Balao et al., 2020; Fady & Conord, 2010; Linares, 2011; Rundel, 2019).

Abies pinsapo Boiss. es un taxón endémico del Mediterráneo Occidental, que cuenta con dos linajes principales cuyas localidades se reparten entre la cordillera Bética (península ibérica, Europa) y el Rif (norte de Marruecos, África). El tamaño de sus poblaciones, su carácter fragmentado y su dinámica decreciente durante las últimas décadas han motivado su inclusión en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN con el grado de amenaza de 'En Peligro' (*Endangered*) (Alaoui et al., 2011; Arista, Alaoui, et al., 2011; Arista, Knees, et al., 2011). En la actualidad, su taxonomía aún sigue siendo discutida

(Arista et al., 1997; Balao et al., 2020; Dering et al., 2014; Terrab et al., 2007; WCSP, 2021), por lo que en este capítulo, a efectos de claridad, se hará referencia al conjunto de linajes como *A. pinsapo* complex; mientras que cada uno de los linajes de ámbito continental serán referidos como *Abies pinsapo* Boiss., en Europa, y *Abies marocana* Trab., en África.

Abies pinsapo complex procede de un antecesor común para el conjunto de linajes, que habitaría en algunas de las microplacas que se separaron del continente europeo a finales del Oligoceno (28 Ma) (Alba-Sánchez et al., 2018; Rosenbaum et al., 2002; Sánchez-Robles et al., 2014) que dieron lugar al Arco de Gibraltar (Bética y Rif) entre otras unidades geológicas en el Mediterráneo Occidental. Los análisis moleculares más recientes apuntan a una segregación geográfica entre los linajes europeo y africano que se remontaría al Mioceno medio (~15 Ma), que interrumpiría el flujo génico entre ambos (Balao et al., 2020). La divergencia entre linajes se manifiesta en la actualidad con un conjunto de diferencias fenotípicas que han justificado su caracterización como grupos diferentes (Farjon, 1990; Sękiewicz et al., 2013).

El número de estudios moleculares y morfométricos llevados a cabo contrasta con la carencia de estudios que integren el hábitat de los linajes a ambos lados del Mediterráneo. Los escasos trabajos que comparan las poblaciones de *A. pinsapo* y *A. marocana* se limitan a identificar el ámbito bioclimático y altitudinal que habitan (Aussenac, 2002; Quézel, 1985) o a definir las comunidades vegetales en las que se integran (Lamrani Alaoui & García Novo, 1997). Por el contrario, se han propuesto modelos en los que se caracteriza exclusivamente el nicho de las poblaciones ibéricas, bien en su conjunto, bien por separado (Alba-Sánchez et al., 2010; Bonis Martín, 2011; Fernández-Cancio et al., 2007; Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014; Navarro Cerrillo et al., 2006, 2020).

En este capítulo se comparan los nichos de las poblaciones europeas y africanas de *A. pinsapo* complex, con objeto de revelar la dinámica de los mismos tras el período de su segregación geográfica. La hipótesis de partida es que *A. pinsapo* y *A. marocana* han conservado un nicho común a pesar de que el flujo génico entre sus poblaciones debió de interrumpirse en el Mioceno

medio (~15 Ma). En caso contrario, significaría que los nichos de los linajes a ambos lados del Mediterráneo son diferentes.

La conservación o divergencia de nicho de los linajes europeos y africanos de *A. pinsapo* complex se aborda por medio del análisis de la superposición de los nichos en el espacio ecológico bidimensional determinado por dos ejes de un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). El valor de superposición de nicho en el espacio ecológico bidimensional es contrastado en los test de equivalencia y similitud entre nichos de los linajes. Además, también se analiza la superposición geográfica de los hábitats en el Arco de Gibraltar. La distribución geográfica del hábitat de las especies se calcula con MAXENT y BIOCLIM a partir de observaciones de presencia verificadas en campo, y empleando como predictores tres variables climáticas y dos topográficas (Nix, 1986; Phillips et al., 2006). Los resultados de los análisis inter-continetales (entre linajes europeo y africano) se comparan con los análisis intra-continetales de dos linajes europeos (Grazalema-Sierra de las Nieves), cuyo aislamiento es relativamente reciente (Dering et al., 2014; Sánchez-Robles et al., 2014).

Los resultados contribuirán al conocimiento de los procesos implicados en la vicarianza de los taxones a ambos lados del Estrecho de Gibraltar, y especialmente de las especies de media y alta montaña.

7.2. Material y Métodos

Con objeto de dilucidar si los linajes de *A. pinsapo* complex a ambos lados del Estrecho de Gibraltar compartieron nicho tras un prolongado período de aislamiento, con interrupción del flujo génico entre sí (Balao et al., 2020; Sánchez-Robles et al., 2014), se abordó el análisis inter-continetal de superposición de nicho entre los linajes distribuidos a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (Bética y Rif). Estos resultados se compararon con los obtenidos del análisis intra-continetal de superposición de nicho de dos linajes del continente europeo (Grazalema y Sierra de las Nieves), cuyo aislamiento geográfico, y supuestamente genético, es más reciente (Dering et al., 2014; Sánchez-Robles et al., 2014).

En este capítulo se define el nicho en su aspecto fundamental, a partir de cinco variables ambientales (tres climáticas y dos topográficas) con objeto de evitar sobreajustes derivados de limitaciones impuestas por diferentes factores bióticos, entre los que se incluiría la actividad humana (Merow et al., 2014).

Los análisis de superposición de nicho inter-continental e intra-continental se llevaron a cabo en el espacio ecológico bidimensional basado en el entorno ambiental de las poblaciones de *A. pinsapo* complex, y se complementaron con la proyección del hábitat potencial en el espacio geográfico regional. El espacio ecológico bidimensional responde al entorno ambiental de las poblaciones de *A. pinsapo* complex, y fue definido por los dos ejes principales de un Análisis de Componentes Principales (PCA, *Principal Component Analysis*) a partir de los datos de las cinco variables ambientales seleccionadas (Figura 7.2).

La representación geográfica del hábitat de los diferentes grupos se implementó por medio de Modelos de Distribución de Especies (SDM, *Species Distribution Modelling*), haciendo uso de los algoritmos BIOCLIM y MAXENT, en el área del Arco de Gibraltar (Mediterráneo Occidental) tomando como predictores cinco variables. Se superpusieron los hábitats idóneos de los linajes a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (inter-continental). Los resultados se compararon con la superposición de hábitats de los linajes europeos en el espacio geográfico (intra-continental).

La relevancia de las variables en las diferencias entre nichos de los linajes de *A. pinsapo* complex son reveladas a partir de dos aproximaciones: diferencias en el patrón de las curvas respuesta de los SDM, y la contribución de las variables en el espacio ambiental bidimensional.

7.2.1. Especie

La taxonomía de *A. pinsapo* complex sigue siendo objeto de controversia. Algunos autores reconocen dos especies para este taxon: *A. pinsapo* Boiss. para las poblaciones europeas (en la cordillera Bética), y *A. marocana* Trab. para las africanas (en el Rif). Otros autores han reconocido, incluso, dos especies diferentes en las poblaciones africanas: *A. marocana* y *Abies tazaotana* Côtzar ex Villar. También se ha sugerido una jerarquía

intraespecífica, y las diferentes poblaciones se han asignado al estatus de subespecie o variedad dependiendo del autor (Arista et al., 1997; Sękiewicz et al., 2013; Terrab et al., 2007). Los últimos estudios moleculares sobre abetos del Mediterráneo Occidental (Balao et al., 2020; Dering et al., 2014; Sánchez-Robles et al., 2014; Terrab et al., 2007) establecen relaciones filogenéticas entre las diferentes poblaciones, y señalan diferencias entre las poblaciones europeas y africanas como resultado de su diferenciación genética a lo largo del Mioceno, con un cese definitivo del flujo génico entre los linajes muy anterior a la crisis de salinidad del Messiniense (5.99-5.3 Ma) y la instalación del clima mediterráneo (3.2 Ma) (Balao et al., 2020). Los estudios biométricos también revelan diferencias significativas en los rasgos morfológicos entre las poblaciones europeas y africanas (García Esteban et al., 2007, 2009; Martínez Medina & Mohamed Aisa, 1995; Sękiewicz et al., 2013). Como contraste, no se han encontrado diferencias genéticas significativas internas en las poblaciones ibéricas o africanas. El estatus más aceptado es considerar dos subespecies: *A. pinsapo* subsp. *pinsapo* y *A. pinsapo* subsp. *marocana* (Trab) Emb. & Maire (WCSP, 2021). Como se refirió en la introducción, a efectos de claridad, los linajes serán nombrados como *A. pinsapo* (linaje de la Bética) y *A. marocana* (linaje del Rif).

7.2.2. Área de estudio

El hábitat de *A. pinsapo* complex se ha vinculado usualmente a las montañas mediterráneas con altas precipitaciones, en su mayor parte sobre pendientes orientadas al norte (Alaoui et al., 2011; Arista, Alaoui, et al., 2011; Arista et al., 1997; Arista, Knees, et al., 2011; Benabid, 1985; Linares & Carreira, 2006; Navarro Cerrillo et al., 2006; Valladares, 2009). Dada la distribución actual de la especie en el Arco de Gibraltar (Mediterráneo Occidental), definimos el área de estudio englobando este sistema montañoso a ambos lados del Mediterráneo: la cordillera Bética en el sur de la península ibérica y el Rif en el norte de Marruecos (Figura 7.1).

Los análisis geográficos se limitaron a una región entre las coordenadas 37.9° N – 34.2° N de latitud, y 3.0° W – 6.0° W de longitud (datum WGS84). Los predictores ambientales, así como las proyecciones de idoneidad en los

modelos de nicho, consistieron en mapas *raster* con malla de 30 arcossegundos de resolución (la mayor resolución disponible para el conjunto del área de estudio).

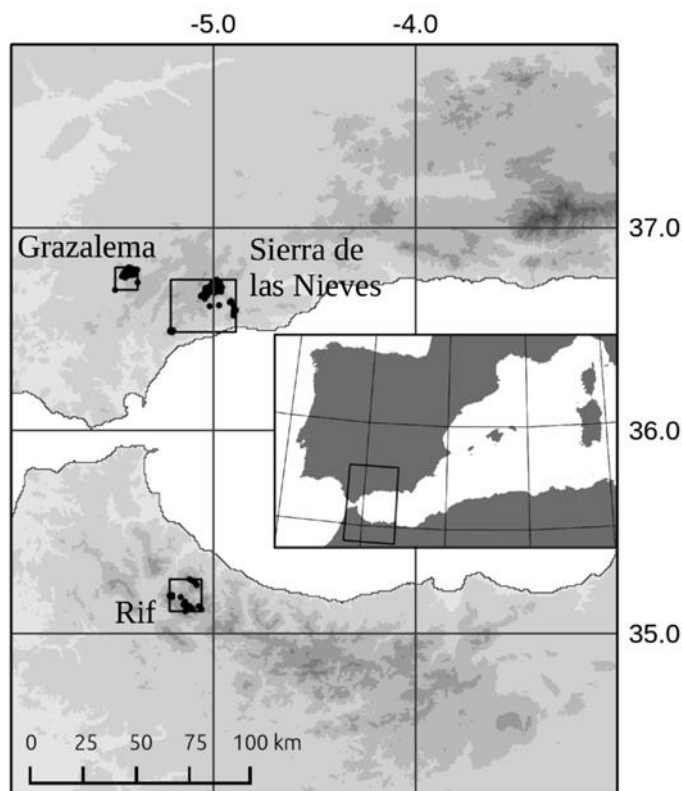


Figura 7.1 Área de estudio que abarca el Arco de Gibraltar, Mediterráneo Occidental. *Abies pinsapo* complex habita la Bética en la península ibérica (las observaciones de presencia se han agrupado en dos grupos: Grazalema y Sierra de las Nieves), y el Rif en Marruecos (observaciones agrupadas en un único conjunto). Los marcos que rodean cada uno de los conjuntos de observaciones fueron empleados para definir el espacio ambiental bidimensional en los análisis de superposición de nicho.

La literatura reconoce tres localidades principales para *A. pinsapo*, todas ellas localizadas en la cordillera Bética: Grazalema, Sierra de las Nieves, y sierra Bermeja. En los análisis intra-continetales, sierra Bermeja fue anexionada, por su reducido tamaño a la resolución de trabajo, a Sierra de las Nieves (Sierra de las Nieves y Bermeja mantienen una relativa continuidad entre ellas, y ambas se hallan separadas de Grazalema por el río Guadiaro). Del mismo modo, las dos poblaciones habitualmente referidas al Rif (Talassemtane y Tassaot) se fusionaron en una, debido al escaso tamaño de la última para ser incluida en los análisis a la resolución de trabajo.

En los análisis de superposición de nicho, se consideró el marco ambiental de cada población de *Abies*. Éste fue limitado al mínimo rectángulo envolvente de cada una de las tres poblaciones (Grazalema, Sierra de las Nieves y Rif, Figura 7.1).

7.2.3. Variables ambientales predictoras del nicho

Para caracterizar el nicho, se seleccionaron cinco variables ambientales, que incluyen tres predictores climáticos y dos topográficos (Figura Supl. D.1):

- Suma térmica durante el período de actividad vegetal (*Growing Degree-Days, GDD*)
- Precipitación anual (*Annual Precipitation, AP*)
- Precipitación del trimestre más cálido (*Warmest Quarter Precipitation, WQP*)
- Pendiente (*Slope, SLP*)
- Orientación norte (*North-facingness, NOR*)

La suma térmica durante el período de actividad vegetal (*GDD*, °C·día) es un indicador de la entrada de energía en el sistema y, de forma indirecta, de la producción primaria. La precipitación anual (*AP*, mm) está relacionada con la disponibilidad hídrica. La precipitación del trimestre más cálido (*WQP*, mm) es un factor limitante en el árido verano mediterráneo. La pendiente (*SLP*, %) tiene un efecto directo sobre la escorrentía y la capacidad de retención de agua del suelo. La orientación norte (*NOR*, -100 – 100) modifica el efecto de la evapotranspiración en exposiciones umbrías. Las capas de las variables climáticas fueron obtenidas o derivadas de la base de datos de WorldClim 1.4 (<http://www.worldclim.org>), mientras que las variables topográficas se obtuvieron del modelo digital de elevaciones de FAO (<http://www.fao.org/soils-portal/>). Las variables mostraron baja correlación entre sí, a excepción de *GDD* y *WQP* (Pearson = -0.799; ver

Tabla Supl. D.1). Sin embargo, se optó por la inclusión de las dos variables en los análisis debido al sentido biológico que muestran ambas como predictores

para especies de alta montaña en un entorno regional de clima mediterráneo. En un ensayo preliminar se contempló la inclusión del *pH* de la capa superficial del suelo entre las variables abióticas, pero finalmente se excluyó debido a su débil poder predictivo para esta especie.

7.2.4. Observaciones de presencia

Para determinar la distribución de las poblaciones de *A. pinsapo complex*, se revisó la literatura científica, informes sobre conservación de especies, así como mapas y base de datos disponibles (André et al., 1957; GBIF.org, 2012; Junta de Andalucía/CMA, 2011; Valladares, 2009). La presencia de *A. pinsapo complex* fue después verificada en campañas de muestreo durante 2012 a 2014, y los datos se implementaron en una base de datos de observaciones actuales. Se eliminaron los registros duplicados a la resolución de trabajo, obteniendo un total de 108 presencias dispuestas en dos poblaciones principales inter-continetales: Bética ($n = 90$) y Rif ($n = 18$) (Tabla Supl. D.2). En los análisis intra-continetales, se dividió el conjunto 'Bética' en dos subconjuntos europeos: Grazalema ($n = 28$) y Sierra de las Nieves ($n = 62$). Debido al limitado número de observaciones, el linaje africano no pudo ser subdividido en subconjuntos intra-continetales (Figura 7.1).

7.2.5. Análisis del nicho

Las diferencias ecológicas entre linajes fueron evaluadas tanto en el espacio ambiental (superposición de nicho) como en el espacio geográfico (Modelos de Distribución de Especies; SDM). Para identificar las diferencias de nicho entre linajes de *A. pinsapo complex* en el espacio ambiental, se estableció un marco bidimensional determinado por un Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en los valores de las cinco variables ambientales seleccionadas en el marco ambiental de los tres grandes conjuntos poblacionales de *A. pinsapo complex* (Figura 7.1). Sobre este espacio bidimensional se proyectó el par de nichos implicado en cada análisis, y su superposición fue cuantificada por medio del índice *D* de Schoener (Schoener, 1968). Este índice fue usado para evaluar la equivalencia y la similitud de los nichos de los pares de linajes (Aguirre-Gutiérrez et al., 2015; Broennimann et al., 2012). Estos análisis se

llevaron a cabo con el paquete 'ecospat' (Broennimann et al., 2014) implementado en R (www.r-project.org).

De forma complementaria, para examinar las diferencias geográficas en la distribución del hábitat por pares de linajes (i.e. si coinciden, se superponen o se encuentran separadas, si están fragmentadas o mantienen la continuidad entre las poblaciones), sus nichos fueron proyectados en el espacio geográfico por medio de SDM. Las relaciones geográficas entre nichos de linajes aislados pueden aportar información sobre patrones de nichos conservativos o divergentes (Pyron et al., 2015; Wiens & Graham, 2005).

Superposición de nicho en el espacio ambiental

El espacio ambiental fue definido por el conjunto de valores que alcanzan las cinco variables seleccionadas en el marco ambiental de las tres poblaciones de *Abies* (Grazalema, Sierra de las Nieves y Rif, Figura 7.1). Los dos componentes principales de un PCA proporcionaron un espacio ambiental bidimensional (Figura 7.2) sobre el que se proyectaron los nichos de las poblaciones, representados éstos como mallas de densidad de 100×100 celdillas. Esta malla de densidad se construyó a partir de los valores ambientales de las presencias de cada grupo, a las que se les aplicó un filtro *kernel* gaussiano. La superposición del nicho se calculó aplicando el índice *D* de Schoener (que varía de 0 a 1) a cada par de mallas de densidad (Aguirre-Gutiérrez et al., 2015; Broennimann et al., 2012; Hu et al., 2016).

La superposición de nicho fue contrastada mediante los test de equivalencia y similitud (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). En cada uno de ellos se compara el valor de *D* observado frente al de una distribución nula de valores *D*, resultado de la iteración de 100 operaciones de superposición entre pares de conjuntos de observaciones aleatorias. Todos los análisis se llevaron a cabo con el paquete 'ecospat' (Broennimann et al., 2014) implementado en R.

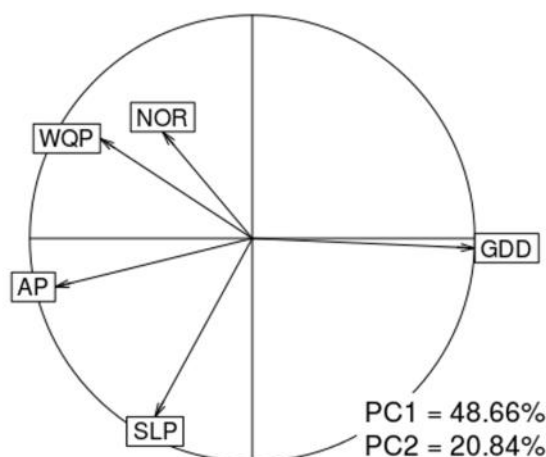


Figura 7.2 Espacio ambiental bidimensional determinado por los dos ejes principales de un PCA a partir de cinco variables descriptoras. *GDD*: Growing degree-days, *AP*: Annual precipitation, *WQP*: Warmest quarter precipitation, *SLP*: Slope, *NOR*: North-facingness.

Test de equivalencia

El test de equivalencia está orientado a identificar nichos idénticos, tanto en el valor de sus variables ambientales como en su amplitud ecológica, por lo que es muy estricto en la evaluación. En este test, los dos conjuntos de observaciones de la distribución nula se construyen mediante la selección al azar entre el total de observaciones de las dos especies. Se admite que los nichos de las dos especies son equivalentes si el valor de superposición observado es significativamente mayor que el cuantil 0.05 de la distribución nula. Esto es, los nichos independientes son indiferenciables de la mezcla de nichos.

Test de similitud

El test de similitud evalúa la semejanza de un nicho con otro en relación al marco ambiental (delimitado por las coordenadas extremas de las observaciones) en el que se encuentra. En este test, el total de observaciones del que se extraen al azar los pares, para la distribución nula, se construye con las observaciones de una especie y un extracto del marco ambiental de la especie opuesta (en número igual al de sus observaciones). Así, en este test se llevan a cabo dos análisis asimétricos en los que se comparan las observaciones de cada especie con el entorno ambiental de la especie

confrontada. De este modo, dos especies con afinidades ambientales tendrán un valor de superposición superior a los esperables de comparar el nicho de una especie con el entorno ambiental de la opuesta. El nicho de las dos especies son significativamente similares si el valor D supera el cuantil 0.95 de la distribución nula (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008).

Modelos de Distribución de Especies

Para modelar la distribución de cada población se emplearon dos algoritmos diferentes: BIOCLIM (Nix, 1986) and MAXENT (Phillips et al., 2006), implementados en el paquete 'dismo' de R (Hijmans et al., 2014). Ambos son métodos ampliamente usados que únicamente requieren observaciones de presencia, si bien MAXENT también precisa datos como fondo ambiental (*background*), para el calibrado de los modelos. Este *background* consiste en un conjunto de localidades seleccionadas al azar en el conjunto del área de estudio, y su elección puede ser determinante en la respuesta de MaxEnt (Booth et al., 2014; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013). Los modelos fueron evaluados tomando el Área Bajo la Curva de la característica operativa del receptor (*Area Under the receiver operator characteristic Curve*, AUC), y el valor del AUC observado se contrastó con el del AUC del modelo nulo. Los valores del AUC nulo se generaron a partir de 100 iteraciones de un modelo aleatorio, creado en cada ocasión con un conjunto de n presencias tomadas al azar entre las que conforman el *background*. El tamaño, n , es similar al número de presencias de la población evaluada. Consideramos el modelo como válido, con $P < 0.05$, si el AUC observado fue mayor que el cuantil 0.95 en la distribución de AUC del modelo nulo (Raes & ter Steege, 2007). Las predicciones de los modelos se proyectaron en el área de estudio, y fueron transformadas en mapas de distribución del hábitat de tipo binario (idoneidad / no idoneidad), estableciendo como umbral el valor de idoneidad que maximiza la suma de sensibilidad y especificidad. Los mapas binarios fueron confrontados por pares en diagramas inter-continentales (Bética – Rif) e intra-continentales (Grazalema – Sierra de las Nieves).

7.2.6. Factores ecológicos determinantes en la divergencia de nicho

Con objeto de explorar diferencias apreciables en los análisis de los SDM, se capturó la curva respuesta de las variables para cada uno de los linajes considerados. El comportamiento de los patrones de respuesta a lo largo del gradiente ambiental podría reflejar posibles divergencias en los pares de predicciones del hábitat de las poblaciones (Elith & Leathwick, 2009; Merow et al., 2014; Syphard & Franklin, 2009).

Complementariamente, en el espacio ecológico, la contribución de las cinco variables ambientales seleccionadas a los dos ejes principales del PCA fue representada por medio de sus respectivos vectores (Figura 7.2). Los gráficos que muestran la superposición de nicho de cada par de linajes (Figura 7.3c, f) señalan el grado en los que los centroides de sus mallas de densidad se desplazan entre sí, así como la dirección de este desplazamiento que puede estar relacionado con los factores ambientales asociados a la divergencia. Además, el diagrama PCA puede revelar la existencia de posibles nichos vacantes en el entorno ambiental de una población que indicaría que las discrepancias entre nichos no estarían condicionadas por ausencia del hábitat idóneo en el área implicada (Parravicini et al., 2015).

7.3. Resultados

7.3.1. Superposición de nicho en el espacio ambiental

La superposición de nicho fue mayor en el análisis intra-continental que en el inter-continental. El índice de superposición D de Schoener entre los nichos de Grazalema y Sierra de las Nieves (0.682) casi duplicó el resultante de la superposición entre Bética y Rif (0.372) (Tabla 7.1).

El test de equivalencia apoya la diferencia entre nichos tanto en el análisis inter-continental como en el intra-continental, si bien el nivel de significación resultó ser mayor en el caso del par Bética-Rif (nichos no-equivalentes con $P < 0.01$) que en el par Sierra de las Nieves-Grazalema (nichos no-equivalentes con $P < 0.05$).

Tabla 7.1 Superposición de nicho, test de equivalencia y similitud para los diferentes pares de linajes. *D* es el Índice de Schoener. El test de similitud contempla dos análisis asimétricos (nicho → marco ambiental; donde 1 y 2 representan el primer y segundo linaje de cada par).

	Superposición (<i>D</i>)	Equivalencia	Similitud 1→2	Similitud 2→1
Bética-Rif	0.372	No-equivalentes**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
S Nieves-Grazalema	0.682	No-equivalentes*	Similar**	Similar*

* Significativo con $P < 0.05$; ** Significativo con $P < 0.01$
ns: las poblaciones no son significativamente similares entre sí.

Un mayor contraste se encontró entre los análisis inter- e intra-continentales con el test de similitud. De hecho, este mostró que los nichos de Bética y Rif no fueron significativamente más similares entre sí que con el entorno ambiental de la población opuesta. Por el contrario, los nichos de Sierra de las Nieves y Grazalema fueron significativamente similares entre sí ($P < 0.05$). Las diferencias en la amplitud de los nichos de Bética (el nicho de Sierra de las Nieves es más amplio y engloba al de Grazalema) determinó las diferencias en la significación del test de similitud (Tabla 7.1, Figura 7.3f).

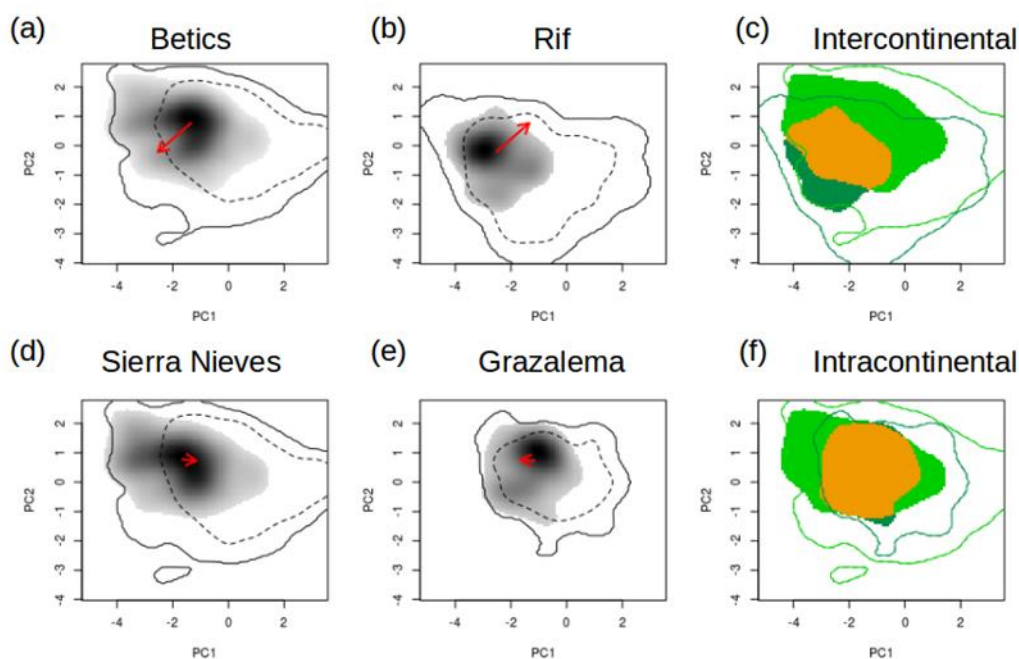


Figura 7.3 Superposición de nicho en el espacio ambiental. Análisis inter-continental: Bética-Rif (a, b, c); Análisis intra-continental: Sierra de las Nieves-Grazalema (d, e, f). La línea continua representa el límite ambiental del marco geográfico; la línea discontinua, el límite del 50%. En el análisis de cada par de linajes, las flechas indican el desplazamiento relativo de los centroides entre sí. Superposición de nicho (c, f): Los polígonos verde claro y oscuro representan el nicho de los diferentes linajes. Los polígonos naranja muestran el nicho común (superposición).

7.3.2. Modelos de distribución de especies

Los valores observados de AUC (aquellos de los modelos calibrados con las observaciones reales) fueron significativamente mayores que los AUC del modelo nulo (Tabla 7.2)

Los modelos construidos con MAXENT y BIOCLIM mostraron patrones similares en sus proyecciones de distribución del hábitat. Los linajes de ambos lados del Estrecho de Gibraltar (Bética y Rif) mostraron una reducida superposición en sus hábitats idóneos (Figura 7.4a, c). El área de idoneidad común para ambos linajes se limita a los márgenes de la distribución actual en el Rif marroquí.

Tabla 7.2 Evaluación de los SDM: AUC observado y del modelo nulo.

	<i>n</i>	BIOCLIM		MAXENT	
		AUC	AUC Modelo Nulo	AUC	AUC Modelo Nulo
Rif	18	0.9980	0.7304	0.9990	0.8230
Bética	90	0.9905	0.5662	0.9947	0.7233
Grazalema	28	0.9961	0.6705	0.9982	0.7673
S Nieves	62	0.9904	0.5797	0.9926	0.7033

El AUC del Modelo Nulo representa el cuantil 0.95 en una distribución de AUC de 100 iteraciones aleatorias de modelos (modelo nulo).; *n* es el número de observaciones empleadas en el modelo de cada conjunto y de cada una de las iteraciones del modelo nulo.

Por el contrario, las distribuciones del hábitat proyectado en ambas poblaciones de la Bética (Sierra de las Nieves y Grazalema) se superpusieron casi por completo. El área idónea común comprende la distribución completa actual de *A. pinsapo* en la cordillera Bética, y muestra la discontinuidad existente entre las poblaciones actuales de Sierra de las Nieves y Grazalema (Figura 7.4b, d).

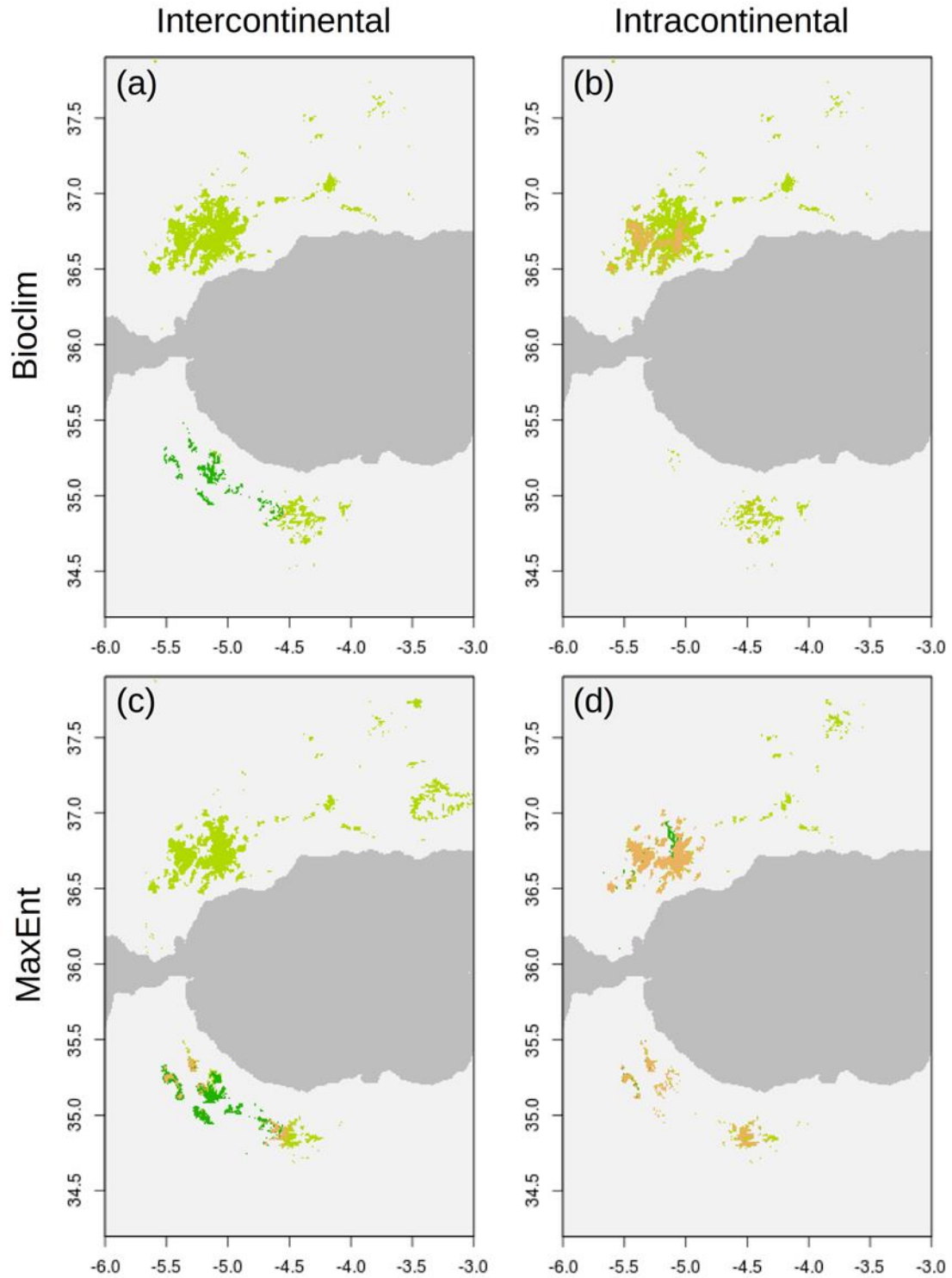


Figura 7.4 Superposición geográfica del hábitat. SDM: BIOCLIM (arriba: a, b) y MAXENT (abajo: c, d). Análisis inter-continental (izquierda: a, c): Hábitat potencial de los linajes de Bética (verde claro) y Rif (verde oscuro), y superposición del hábitat (naranja). Análisis intra-continental (derecha: b, d): Hábitat potencial de los linajes de Sierra de las Nieves (verde claro) y Grazalema (verde oscuro), y superposición del hábitat (naranja).

7.3.3. Factores ecológicos determinantes en la divergencia de nicho

Los nichos de los linajes de la Bética y del Rif ocuparon diferentes posiciones en el espacio ambiental (Figura 7.3c), y los centroides de sus rangos ambientales mostraron un desplazamiento relativo entre sí (Figura 7.3a, b). El linaje del Rif ocupa condiciones más frías y húmedas que los linajes de la Bética, de acuerdo con el primer eje del PCA. El segundo eje del PCA está determinado por las variables topográficas. El diagrama de superposición del PCA (Figura 7.3c) también mostró que el nicho de la Bética se extiende en parte del entorno ambiental no cubierto por el nicho del Rif. Estas áreas vacantes responden a los mayores valores de *GDD* y menores valores de *AP* y *WQP* en las áreas del marco ambiental de las poblaciones del Rif.

En los análisis intra-continentales, sin embargo, los nichos de Grazalema y Sierra de las Nieves se mostraron relativamente anidados, siendo el del linaje de Sierra de las Nieves de mayor amplitud que el de Grazalema (Figura 7.3f). Sus mallas se localizan aproximadamente en el mismo lugar en el espacio bidimensional, y sus centroides se encuentran ligeramente desplazados entre sí (Figura 7.3d, e).

Las curvas respuesta de los SDM difirieron en los análisis inter-continentales (Figura 7.5). Los modelos de Bética y Rif en BIOCLIM mostraron diferencias en la simetría de las tres curvas de las variables climáticas. Así, aunque las respuestas en los modelos de la Bética fueron simétricas, las curvas de los modelos del Rif mostraron una notable asimetría. Las respuestas de las variables también señalaron una divergencia en los rangos centrales (e.g. rango intercuartil) entre los modelos de la Bética y el Rif en BIOCLIM. La mayor idoneidad en el nicho del Rif se alcanzó bajo los valores menores de *GDD* y mayores de *AP* del área de estudio. Además, la respuesta de *WQP* reflejó la mayor probabilidad de presencia entre 32 – 34 mm, valores sobre los cuales la idoneidad decae rápidamente. A diferencia de las curvas de las variables climáticas, las respuestas de las variables topográficas mostraron patrones similares entre los modelos de la Bética y del Rif. También se encontraron diferentes patrones en la forma de las curvas respuesta de las variables climáticas en los modelos de la Bética y Rif realizados con MAXENT (Figura 7.5)

Las variables topográficas exhibieron patrones similares en sus curvas respuesta tanto en BIOCLIM como en MAXENT para todas las poblaciones estudiadas (Sierra de las Nieves, Grazalema y Rif), señalando un óptimo para pendientes de 15% – 20% en exposición norte.

En contraste, en los análisis intra-continetales, se observaron patrones similares en las curvas respuesta de Grazalema y Sierra de las Nieves, tanto en los modelos de BIOCLIM y MAXENT (Figura 7.5).

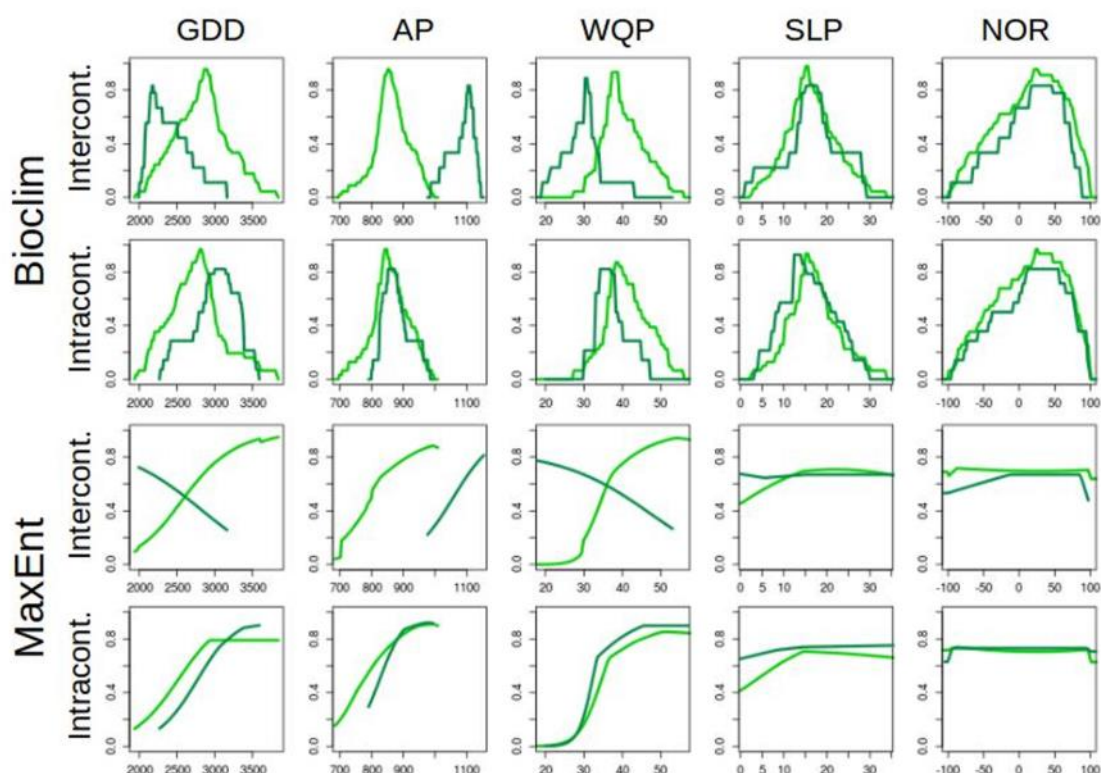


Figura 7.5 Curvas respuesta de los modelos BIOCLIM y MAXENT para cinco variables ambientales. **GDD:** Growing degree-days, **AP:** Annual precipitation, **WQP:** Warmest quarter precipitation, **SLP:** Slope, **NOR:** North-facingness. Análisis inter-continental: Bética (verde claro), Rif (verde oscuro). Análisis intra-continental: Sierra de las Nieves (verde claro), Grazalema (verde oscuro).

7.4. Discusión y conclusión

Diferencias en el hábitat entre linajes a ambos lados del Mediterráneo

Los linajes de *A. pinsapo*, en Europa, y *A. marocana*, en África, muestran diferencias en su nicho fundamental. Así, en el espacio ecológico bidimensional, los nichos de ambos linajes están desplazados entre sí siguiendo una combinación de los gradientes de balance hídrico y

estacionalidad de las precipitaciones. Tales diferencias concuerdan con el aislamiento geográfico que sus respectivos hábitats potenciales muestran entre sí. Mientras que el hábitat óptimo de *A. marocana* se restringe a la cordillera del Rif; el de *A. pinsapo* se concentra en la cordillera Bética, excediendo su distribución actual hacia el este, y alcanzando de forma muy puntual el Rif en el norte de África donde contacta con las áreas limítrofes del linaje africano.

Las diferencias halladas en el análisis inter-continental contrastan con las semejanzas encontradas en el ámbito intra-continental europeo. Los nichos de los dos linajes de la cordillera Bética, filogenéticamente más próximos, ocupan el mismo lugar en el espacio ecológico, si bien el del linaje de Sierra de las Nieves, con un nicho de mayor amplitud ecológica, engloba al de Grazalema. La distribución geográfica del hábitat óptimo de los linajes de Sierra de las Nieves y Grazalema coincide, superando su distribución actual de forma fragmentada por las áreas montañosas de la cordillera Bética y alcanzando, en su límite de distribución, algunas montañas del Rif.

Las variables que diferencian el nicho fundamental entre los linajes de la Bética y del Rif están relacionadas con el clima y no con la topografía. *A. marocana* ocupa los lugares con mayor elevación en el Rif, donde las precipitaciones anuales son mayores y la temperatura acumulada menor que los ocupados por *A. pinsapo* en la Bética. De este modo, el hábitat de *A. marocana* en el Rif, aun localizándose en un entorno donde las precipitaciones estivales son escasas, se caracteriza por un balance hídrico anual superior que el de *A. pinsapo* en la Bética (Figura Supl. D.5).

El desplazamiento de los valores centrales en las curvas de respuesta de los modelos de BIOCLIM para *A. marocana* indicaría que la especie no ocupa toda su amplitud ecológica debido a la presencia de límites ambientales en el entorno. La especie habita las situaciones de mayor pluviometría en las zonas más elevadas de las montañas de Rif, y presumiblemente podría ocupar, de existir, situaciones más elevadas con menores temperaturas y mayores precipitaciones anuales y estivales (Figura 7.5).

Divergencia de nicho

Las diferencias en la respuesta que presentan las poblaciones europeas y africanas respecto al balance hídrico apuntan a una divergencia de nicho entre dos linajes aislados geográficamente por la barrera física que supone la presencia del mar Mediterráneo. Este aislamiento de los linajes debió de originarse en algún momento localizado entre finales del Oligoceno (28 Ma), cuando las áreas emergentes que dieron origen al Rif y a la Bética se separaron de Iberia, y el final de la crisis salina del Messiniense (5.3 Ma), con la apertura definitiva del Estrecho de Gibraltar (Balao et al., 2020; Rosenbaum et al., 2002; Rundel et al., 2016). Los análisis moleculares constatan una divergencia genética entre los linajes que darían lugar a *A. pinsapo* y *A. marocana* que se produciría en el Mioceno inferior o medio (21.3-9.4 Ma), muy anterior a la crisis del Messiniense y a la instalación del clima mediterráneo (Sánchez-Robles et al., 2014). Lo más probable es que los eventos de vicarianza que promovieron la especiación de *A. pinsapo* y *A. marocana* en las montañas béticas y rifeñas siguieran la evolución paleogeográfica del Terciario, en el que habría que considerar la presencia de pulsos de diferenciación durante el Neógeno, en el Mediterráneo Occidental (Balao et al., 2020; Linares, 2011; Sánchez-Robles et al., 2014).

Las poblaciones de abetos, con una distribución mucho más amplia durante el Plioceno, debieron de sufrir episodios de declive (5.33–3.7 Ma) ligados a eventos y cambios en el paleoclima: Los linajes africanos debieron de acusar su mayor declive en la segunda mitad del Pleistoceno superior, cuando se estableció la aridez del clima en el norte de África; mientras que los linajes europeos lo harían durante el Holoceno medio y superior, probablemente agravado con la intervención de la acción antrópica (Alba-Sánchez et al., 2019; Cobo-Simón et al., 2020; Dering et al., 2014; Linares, 2011). El norte de África es, en la actualidad, una región netamente más árida que el sur de Europa, con precipitaciones prácticamente ausentes durante el verano. A pesar de la tendencia común entre los abetos circunmediterráneos de adoptar una estrategia de evitación de la sequía, los sucesivos cambios ambientales del pasado debieron de inducir a la ocupación diferencial de nuevos huecos

ecológicos por parte de los distintos linajes a ambos lados del Mediterráneo, promoviendo una posterior diferenciación (Aussenac, 2002; Pyron et al., 2015).

Divergencia de nicho realizado

Ciertos condicionantes podrían ocultar, no obstante, la supuesta conservación del nicho de un antecesor; según lo cual, la segregación de nicho podría significar tan sólo un patrón aparente no acompañado de un proceso divergente (Pyron et al., 2015). Uno de estos supuestos contempla el caso de que dos linajes segregados geográficamente habitasen ambientes muy diferentes (divergencia de nicho aparente) aunque potencialmente podrían ocupar el complementario. Ciertamente, aunque ambas orillas del Mediterráneo muestran condiciones ambientales muy diferentes, el examen de la superposición de nicho en el espacio bidimensional revela la existencia de espacios de idoneidad de cada linaje en el continente complementario sin ocupar (*unfilling niche*, sensu Parravicini et al., 2015), que haría descartar, en principio, este supuesto. Otra de las posibles circunstancias que podrían enmascarar la conservación del nicho es la contracción del nicho realizado de alguno de los linajes respecto al nicho fundamental. Bajo el supuesto de la conservación del nicho, la presencia de un área vacante en el Rif donde el hábitat del linaje europeo de *A. pinsapo* está sin ocupar por *A. marocana* podría interpretarse como una contracción de su nicho realizado respecto al nicho fundamental de un antecesor común, condicionada, quizá, por la interacción con otras especies más aptas al entorno (Aussenac, 2002; Navarro-Cerrillo et al., 2020). En todo caso, se constata que los linajes europeo y africano difieren en nicho realizado, atendiendo a las variables consideradas, tras la ocupación por parte de cada linaje de los huecos ecológicos disponibles en cada una de las orillas del Mediterráneo.

Posibles implicaciones adaptativas o en la plasticidad ecológica

La divergencia de nicho conlleva diferencias en la respuesta ecofisiológica de los linajes, reforzadas con resultados anatómicos que, a largo plazo, podrían suponer la existencia de adaptaciones frente a nuevas condiciones ambientales (Aussenac, 2002; Peguero-Pina et al., 2011; Sánchez-Salguero et al., 2015; Sperry et al., 2006).

Así, en ambientes áridos, las coníferas desarrollan traqueidas con menores diámetros y paredes más gruesas, con lo que disminuyen el riesgo de cavitación y pueden mantener cierta actividad fotosintética (Linares et al., 2009; Sánchez-Salguero et al., 2015; Sperry et al., 2006). El hecho de que los linajes de *A. marocana* ocupen los hábitats con balance hídrico anual más favorable es consistente con que presenten diámetros de traqueidas mayores que los linajes europeos de *A. pinsapo* (García Esteban et al., 2007).

Por otra parte, los abetos circunmediterráneos presentan una estrategia de evitación de la sequía mediante una respuesta temprana de la regulación estomática ante las primeras señales de estrés hídrico, a diferencia de los elementos tolerantes a la sequía (Aussenac, 2002; Linares et al., 2012; Peguero-Pina et al., 2012; Sánchez-Salguero et al., 2015). Esta respuesta produce un efecto directo en la tasa neta de asimilación del CO₂, que se traduce en diferentes respuestas fenológicas (período de actividad vegetal, crecimiento primario y secundario, caída de la hoja) a lo largo del gradiente altitudinal, ligadas a la dinámica anual del balance hídrico (Linares et al., 2011; Sánchez-Salguero et al., 2015). Aunque existen estudios que contrastan la respuesta ecofisiológica frente a la sequía, donde se señala la alta eficiencia en el uso del agua en la asimilación de CO₂ por parte de *A. pinsapo* complex frente a la de otros abetos mediterráneos (Guehl et al., 1991; Peguero-Pina et al., 2012), el único trabajo que muestra diferencias entre los linajes europeos y africanos señala una mayor sensibilidad estomática frente al estrés hídrico en *A. pinsapo* que en *A. marocana* (Aussenac, 2002).

Como ocurre con otros procesos fisiológicos, el clima influye en diversos eventos fenológicos en las coníferas tales como la iniciación del cono, la floración, la polinación, el desarrollo de la semilla o la germinación (Politi et al., 2011). En *A. pinsapo* se han descrito variaciones fenológicas de los distintos procesos vegetativos y reproductivos a lo largo de un gradiente altitudinal (Pérez Latorre & Cabezudo, 2012) aunque no han derivado en diferencias fenológicas significativas en la maduración de la semilla (Arista & Talavera, 1994; Pérez Latorre & Cabezudo, 2012). En la actualidad, no se tiene constancia de un estudio detallado sobre la fenología de las fases reproductivas en *A. marocana* y sus posibles variaciones respecto a

A. pinsapo, esperables dadas las diferencias expuestas en el régimen estacional del balance hídrico entre continentes.

Otros estudios han relacionado gradientes termoclimáticos con diferencias morfométricas en Pinaceae. Así, se ha vinculado la variación en el número de conductos resinosos y su disposición en la hoja con gradientes altitudinales en *Abies* (Eo & Hyun, 2013) y en *Pinus* (Sheue et al., 2003; Tiwari et al., 2013) y con la distribución latitudinal en *Abies* y *Picea* (Ghimire et al., 2015). Este atributo se ha empleado como carácter diagnóstico en la clasificación taxonómica de Pinaceae (Sheue et al., 2003; Wu & Hu, 1997), y particularmente en *Abies* (Eo & Hyun, 2013; Farjon, 1990; Ghimire et al., 2015; Sękiewicz et al., 2013). Sin embargo, la variabilidad en el número y localización en la hoja dentro de *A. pinsapo* complex no permite asociar este carácter a la posición taxonómica de las poblaciones (Martínez Medina & Mohamed Aisa, 1995). Aunque tales variaciones en estos atributos podrían asociarse a la plasticidad ecológica del taxón, evidenciando en todo caso la divergencia de nicho entre los diferentes linajes, no habría que descartar la adaptación a condiciones diferentes y la consiguiente diferenciación genética. Algunos estudios ya han apuntado a la influencia de algunos genes en el número de canales resinosos en el xilema de *Pinus* (Westbrook et al., 2015).

Sería interesante abordar estudios genéticos en orden a relacionar la implicación, o al menos la relación, de determinados haplotipos con la distribución de las adaptaciones ecofisiológicas y, en su caso, con la distribución de las variables ambientales implicadas (Fitzpatrick & Keller, 2015; Sork et al., 2016). En ese sentido, algunos avances han apuntado posibles relaciones entre la diversidad genética y la plasticidad ecológica de *A. pinsapo* (Cobo-Simón et al., 2020; Pérez-González et al., 2018).

Conclusión

Se reconoce la divergencia de nicho entre los linajes europeo y africano de *A. pinsapo* complex, manifestada mediante diferencias en el hábitat que estos ocupan a ambos lados del Mediterráneo. El linaje africano, representado por *A. marocana*, soporta en el Rif un régimen de precipitaciones estacional que se caracteriza por la escasez de lluvias durante los meses de verano. Esto

restringe la presencia *A. marocana* a las cumbres montañosas, donde las bajas temperaturas y las elevadas precipitaciones anuales se traducen en un balance hídrico anual superior al que existe en la cordillera Bética donde habita *A. pinsapo*.

El aislamiento de los dos linajes, sin flujo génico entre ambos, desde el Mioceno medio habría favorecido la segregación alopátrica. La evolución climática diferencial, con la manifestación de eventos desacompañados a ambos lados del Mediterráneo, daría lugar a sucesivos cuellos de botella para las poblaciones, a la vez que habría promovido la ocupación de huecos ecológicos que terminarían por definir los nichos actuales de las dos especies analizadas.

Serían necesarios futuros estudios ecofisiológicos comparados entre *A. pinsapo* y *A. marocana*, estudios genéticos que determinaran el grado de plasticidad o adaptación a las condiciones ambientales, y la profundización en el conocimiento de la fenología de las fases reproductivas en *A. marocana* que pudiera dar soporte a la divergencia de nicho en condiciones de alopatría.

El reconocimiento de dos linajes genéticamente segregados como consecuencia de su prolongado aislamiento geográfico; que habitan en ambientes diferenciables y que se corresponden, en gran medida, con atributos morfométricos o funcionales justificaría un tratamiento diferenciado en la gestión de la conservación de *A. pinsapo* y *A. marocana*. En este sentido, la consideración de taxones independientes tendría implicaciones en la evaluación del grado de amenaza, a través de la individualización del área de ocupación y la extensión de la presencia de los linajes.

Agradecimientos

Financiado por el Proyecto RTI2018-101714-B-I00 "Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. Implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas". Programa Estatal de I+D+i "Retos Investigación", Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación (AEI, MCIU),

Referencias

- Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H. M., Villalobos-Arambula, A. R., Pérez de la Rosa, J. A., & Raes, N. (2015). Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*, 21(3), 245-257. <https://doi.org/10.1111/ddi.12268>
- Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo* var. *marocana*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T34126A9841418. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T34126A9841418.en>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., & González-Hernández, A. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Revista Ecosistemas*, 27(1), 26-37. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1441>
- Alba-Sánchez, F., González-Hernández, A., & López-Sáez, J. A. (2019). Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada. En J. Peñas & J. Lorite (Eds.), *Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Editorial Universidad de Granada.
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>
- André, A., Joly, F., & Métro, A. (1957). *Forêts: Feuille NE* [Map]. Comité de Géographie du Maroc.
- Arista, M., Alaoui, M. L., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T42295A10679577. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T42295A10679577.en>

- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Arista, M., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo* var. *pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T30309A9531803. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T30309A9531803.en>
- Arista, M., & Talavera, S. (1994). Phenology and anatomy of the reproductive phase of *Abies pinsapo* Boiss. (Pinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 116(3), 223-234. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1061>
- Arroyo, J., Carrión, J. S., Hampe, A., & Jordano, P. (2008). La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (2.^a ed., pp. 29-70). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A.
- Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, 59(8), 10. <https://doi.org/10.1051/forest:2002080>
- Balao, F., Lorenzo, M. T., Sánchez-Robles, J. M., Paun, O., García-Castaño, J. L., & Terrab, A. (2020). Early diversification and permeable species boundaries in the Mediterranean firs. *Annals of Botany*, 125(3), 495-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz186>
- Benabid, A. (1985). Les écosystèmes forestiers, préforestiers et présteppiques du Maroc: Diversité, répartition biogéographique et problèmes posés par leur aménagement. *Forêt méditerranéenne*, 7, 53-64.
- Bonis Martín, V. (2011). *Decisión multicriterio booleana, probabilística y posibilística borrosa de la distribución de Abies pinsapo Boiss* [Master's thesis, Universidad Complutense de Madrid]. E-Prints Complutense. <https://eprints.ucm.es/13982/>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>

- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann, O., Petitpierre, B., Randin, C., Engler, R., Breiner, F., D'Amen, M., Pellissier, L., Pottier, J., Pio, D., Mateo, R. G., Cola, V. D., Hordijk, W., Dubuis, A., Scherrer, D., Salamin, N., & Guisan, A. (2014). *Package «ecospat»: Spatial ecology miscellaneous methods. R package version 1.0 (1.0) [Computer software]*. <http://cran.r-project.org/web/packages/ecospat/ecospat.pdf>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Cobo-Simón, I., Méndez-Cea, B., Jump, A. S., Seco, J., Gallego, F. J., & Linares, J. C. (2020). Understanding genetic diversity of relict forests. Linking long-term isolation legacies and current habitat fragmentation in *Abies pinsapo* Boiss. *Forest Ecology and Management*, 461, 117947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117947>
- Dering, M., Sękiewicz, K., Boratyńska, K., Litkowiec, M., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2014). Genetic diversity and inter-specific relations of western Mediterranean relic *Abies* taxa as compared to the Iberian *A. alba*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), 367-374. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.011>

- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Eo, J.-K., & Hyun, J.-O. (2013). Comparative anatomy of the needles of *Abies koreana* and its related species. *Turkish Journal of Botany*, 37, 553-560. <https://doi.org/doi:10.3906/bot-1201-32>
- Fady, B. (2005). Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? *Taxon*, 54(4), 905-910. <https://doi.org/10.2307/25065477>
- Fady, B., & Conord, C. (2010). Macroecological patterns of species and genetic diversity in vascular plants of the Mediterranean basin. *Diversity and Distributions*, 16(1), 53-64. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00621.x>
- Farjon, A. (1990). *Pinaceae. Drawing and Descriptions of the Genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*. Koeltz Scientific Books.
- Fernández-Cancio, A., Navarro Cerrillo, R., Fernández Fernández, R., Gil Hernández, P., Manrique Menéndez, E., & Calzado Martínez, C. (2007). Climate classification of *Abies pinsapo* Boiss. Forests in Southern Spain. *Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales*, 16(3), 222-229.
- Fitzpatrick, M. C., & Keller, S. R. (2015). Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: Mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters*, 18(1), 1-16. <https://doi.org/10.1111/ele.12376>

- García Esteban, L., Palacios, P. de, García Fernández, F., & Martín, J. (2009). Wood anatomical relationships within *Abies* spp. From the Mediterranean area: A phyletic approach. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 18(2), 213-225. <https://doi.org/10.5424/fs/2009182-01064>
- García Esteban, L., Palacios, P. de, Guindeo, A., & García Fernández, F. (2007). Comparative anatomy of the wood of *Abies pinsapo* and its two Moroccan varieties. *IAWA Journal*, 28(3), 285-299. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001640>
- GBIF.org. (2012). *GBIF Home Page*. <http://www.gbif.net>
- Ghimire, B., Lee, C., Yang, J., Heo, K., Ghimire, B., Lee, C., Yang, J., & Heo, K. (2015). Comparative leaf anatomy of some species of *Abies* and *Picea* (Pinaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 29(3), 346-353. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb0009>
- Guehl, J. M., Aussenac, G., Bouachrine, J., Zimmermann, R., Pennes, J. M., Ferhi, A., & Grieu, P. (1991). Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(10), 1507-1515. <https://doi.org/10.1139/x91-211>
- Gutiérrez Hernández, O., Cámara Artigas, R., & García, L. V. (2017). Nicho ecológico y distribución geográfica del pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.). *Takurunna: Anuario de Estudios sobre Ronda y La Serranía*, 6-7, 59-88.
- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5)* [Computer software].
- Hu, J., Broennimann, O., Guisan, A., Wang, B., Huang, Y., & Jiang, J. (2016). Niche conservatism in *Gynandropaa* frogs on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep32624>

- Jaramillo-Correa, J. P., Grivet, D., Terrab, A., Kurt, Y., de Lucas, A. I., Wahid, N., Vendramin, G. G., & González-Martínez, S. C. (2010). The Strait of Gibraltar as a major biogeographic barrier in Mediterranean conifers: A comparative phylogeographic survey. *Molecular Ecology*, 19(24), 5452-5468. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04912.x>
- Junta de Andalucía/CMA. (2011). *Plan de Recuperación del Pinsapo* (BOJA N.º 25; pp. 29-33). Author. <http://www.juntadeandalucia.es/boja/2011/25/boletin.25.pdf>
- Lamrani Alaoui, M., & García Novo, F. (1997). Séries de dégradation du matorral des écosystèmes de la sapinière de Talassemtane-Tazaot (N. Maroc) et celle de Sierra de Grazalema (S. Espagne): Comparaison. *Lagascalia*, 19, 691-702.
- Lavergne, S., Hampe, A., & Arroyo, J. (2013). In and out of Africa: How did the Strait of Gibraltar affect plant species migration and local diversification? *Journal of Biogeography*, 40(1), 24-36. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02769.x>
- 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(4), 619-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x>
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2009). Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition. *Tree Physiology*, 29(12), 1525-1536. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp084>
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- Linares, J. C., Covelo, F., Carreira, J. A., & Merino, J. Á. (2012). Phenological and water-use patterns underlying maximum growing season length at the highest elevations: Implications under climate change. *Tree Physiology*, 32(2), 161-170. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps003>

- Linares, J. C., Tíscar, P. A., Camarero, J. J., Taïqui, L., Viñegla, B., Seco, J. I., Merino, J., & Carreira, J. A. (2011). Tree growth decline on relict Western-Mediterranean mountain forest: Causes and impacts. En J. A. Jenkins (Ed.), *Forest Decline: Causes and Impacts* (pp. 91-110). Nova Science Publishers.
- López-Tirado, J., & Hidalgo, P. J. (2014). A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>
- Martínez Medina, F. J., & Mohamed Aisa, L. (1995). Estudio comparado de la posición de los canales resiníferos y de la biometría de las hojas de los pinsapos betico-rifeños (*Abies pinsapo* Boiss.). *Estudios sobre el medio natural de Ceuta y su entorno*, 2(115-130).
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J., & Palacios-Rodríguez, G. (2020). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. in Southern Spain? *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09784-4>

- Navarro Cerrillo, R. M., Lara Fernández, A., Blanco Oyonarte, P., Calzado Martínez, C., López Quintanilla, J., Fernández Cancio, A., Guzmán Álvarez, J. R., & Sánchez Salguero, R. (2006). Physiography potentiality of Spanish fir forests (*Abies pinsapo* Boiss.) in Andalucía. *Forest System*, 15(S1), S137-S152. <https://doi.org/10.5424/srf/200615S1-00988>.
- Navarro-Cerrillo, R. M., Manzanedo, R. D., Rodríguez-Vallejo, C., Gazol, A., Palacios-Rodríguez, G., & Camarero, J. J. (2020). Competition modulates the response of growth to climate in pure and mixed *Abies pinsapo* subsp. *Maroccana* forests in northern Morocco. *Forest Ecology and Management*, 459, 117847. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117847>
- Nieto Feliner, G. (2014). Patterns and processes in plant phylogeography in the Mediterranean Basin. A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(5), 265-278. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.07.002>
- Nix, H. A. (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En R. Longmore (Ed.), *Atlas of elapid snakes of Australia: Australian flora and fauna* (pp. 4-15). Bureau of Flora and Fauna.
- Parravicini, V., Azzurro, E., Kulbicki, M., & Belmaker, J. (2015). Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: An illustration using Mediterranean fish invaders. *Ecology Letters*, 18(3), 246-253. <https://doi.org/10.1111/ele.12401>
- Peguero-Pina, J. J., Flexas, J., Galmés, J., Niinemets, Ü., Sancho-Knapik, D., Barredo, G., Villarroya, D., & Gil-Pelegrín, E. (2012). Leaf anatomical properties in relation to differences in mesophyll conductance to CO₂ and photosynthesis in two related Mediterranean *Abies* species. *Plant, Cell & Environment*, 35(12), 2121-2129. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02540.x>

- Peguero-Pina, J. J., Sancho-Knapik, D., Cochard, H., Barredo, G., Villarroya, D., & Gil-Pelegri n, E. (2011). Hydraulic traits are associated with the distribution range of two closely related Mediterranean firs, *Abies alba* Mill. And *Abies pinsapo* Boiss. *Tree Physiology*, 31(10), 1067-1075. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr092>
- P rez Latorre, A. V., & Cabezudo, B. (2012). Phenomorphology and ecomorphological traits in *Abies pinsapo*. A comparison to other Mediterranean species. *Phytocoenologia*, 42(1-2), 15-27. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2012/0042-0517>
- P rez-Gonz lez, A., Marconi, M., Cobo-Sim n, I., M ndez-Cea, B., Perdiguero, P., Linacero, R., Linares, J. C., & Gallego, F. J. (2018). *Abies pinsapo* Boiss. Transcriptome sequencing and molecular marker detection: A novel genetic resources for a relict Mediterranean fir. *Forest Science*, 64(6), 609-617. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxy022>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Politi, P.-I., Georghiou, K., & Arianoutsou, M. (2011). Reproductive biology of *Abies cephalonica* Loudon in Mount Aenos National Park, Cephalonia, Greece. *Trees*, 25(4), 655-668. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0542-1>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Qu zel, P. (1985). Les sapins du portour m diterran en. *For t m diterran enne*, VII(1), 27-34.
- Raes, N., & ter Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30(5), 727-736. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05041.x>

- Rodríguez-Sánchez, F., Pérez-Barrales, R., Ojeda, F., Vargas, P., & Arroyo, J. (2008). The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews*, 27(23), 2100-2117. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.006>
- Rosenbaum, G., Lister, G., & Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the Western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8, 107-130. <https://doi.org/10.3809/jvirtex.2002.00053>
- Rundel, P. W. (2019). A Neogene Heritage: Conifer Distributions and Endemism in Mediterranean-Climate Ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 364. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00364>
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., & Vargas, P. (2016). Mediterranean biomes: Evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 383-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032330>
- Sánchez-Robles, J. M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J. L., Ortiz, M. A., Vela, E., & Talavera, S. (2014). Phylogeography of SW Mediterranean firs: Different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.005>
- Sánchez-Salguero, R., Ortíz, C., Covelo, F., Ochoa, V., García-Ruíz, R., Seco, J. I., Carreira, J. A., Merino, J. Á., & Linares, J. C. (2015). Regulation of water use in the southernmost european fir (*Abies pinsapo* Boiss.): Drought avoidance matters. *Forests*, 6(6), 2241-2260. <https://doi.org/10.3390/f6062241>
- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4), 704-726. <https://doi.org/10.2307/1935534>

- Sękiewicz, K., Sękiewicz, M., Jasińska, A. K., Boratyńska, K., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2013). Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 147, 125-134. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>
- Sheue, C.-R., Yang, Y.-P., & Kuo-Huang, L.-L. (2003). Altitudinal variation of resin ducts in *Pinus taiwanensis* Hayata (Pinaceae) needles. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 44, 305-313.
- Sork, V. L., Squire, K., Gugger, P. F., Steele, S. E., Levy, E. D., & Eckert, A. J. (2016). Landscape genomic analysis of candidate genes for climate adaptation in a California endemic oak, *Quercus lobata*. *American Journal of Botany*, 103(1), 33-46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500162>
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490-1500. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490>
- Syphard, A. D., & Franklin, J. (2009). Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography*, 32(6), 907-918. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05883.x>
- Terrab, A., Talavera, S., Arista, M., Paun, O., Stuessy, T. F., & Tremetsberger, K. (2007). Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae). *Taxon*, 56(2), 409-416. <https://doi.org/10.1002/tax.562012>
- Tiwari, S. P., Kumar, P., Yadav, D., & Chauhan, D. K. (2013). Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas. *Turkish Journal of Botany*, 37(1), 65-73. <https://doi.org/10.3906/bot-1110-1>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- WCSP. (2021). *World Checklist of Selected Plant Families*. Royal Botanic Gardens, Kew. <http://wcsp.science.kew.org/>
- Westbrook, J. W., Walker, A. R., Neves, L. G., Munoz, P., Resende, M. F. R., Neale, D. B., Wegrzyn, J. L., Huber, D. A., Kirst, M., Davis, J. M., & Peter, G. F. (2015). Discovering candidate genes that regulate resin canal number in *Pinus taeda* stems by integrating genetic analysis across environments, ages, and populations. *New Phytologist*, 205(2), 627-641. <https://doi.org/10.1111/nph.13074>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wu, H., & Hu, Z. (1997). Comparative anatomy of resin ducts of the Pinaceae. *Trees*, 11, 135-143. <https://doi.org/10.1007/s004680050069>

Apéndice D.

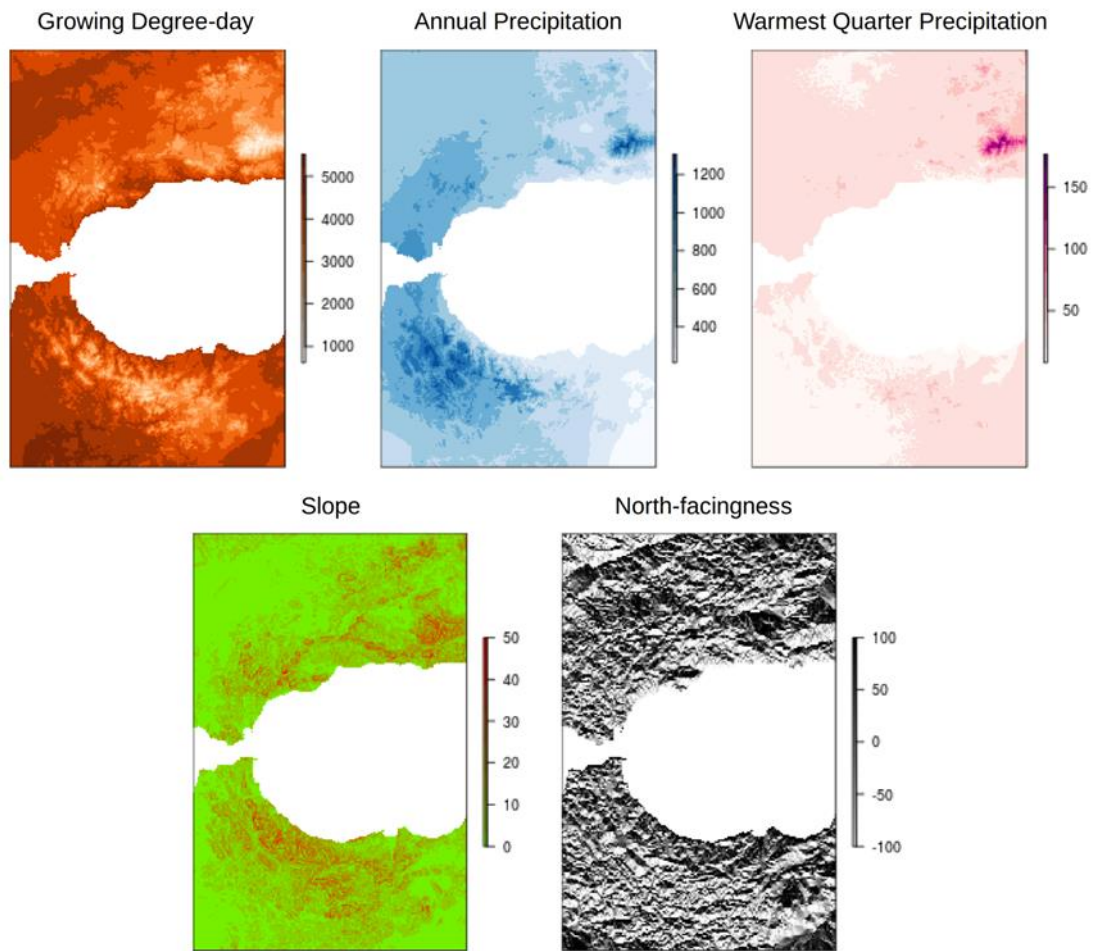


Figura Supl. D.1 Variables climáticas empleadas como descriptores: Growing degree-day, Annual precipitation, Warmest quarter precipitation, Slope and North-facingness.

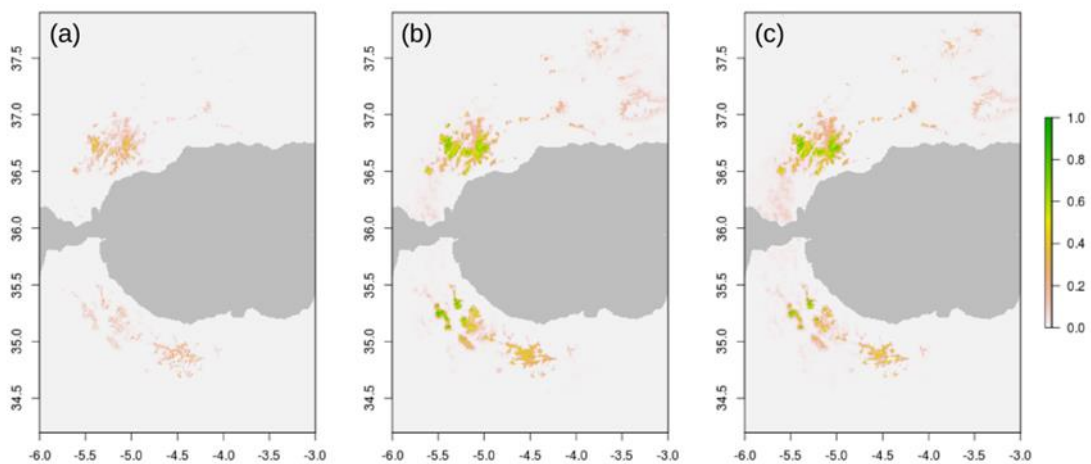


Figura Supl. D.2 Mapas de idoneidad de *Abies pinsapo* complex proyectados con BIOCLIM (a), y MAXENT—con *background* aleatorio (b) y ponderado por altitud (c).

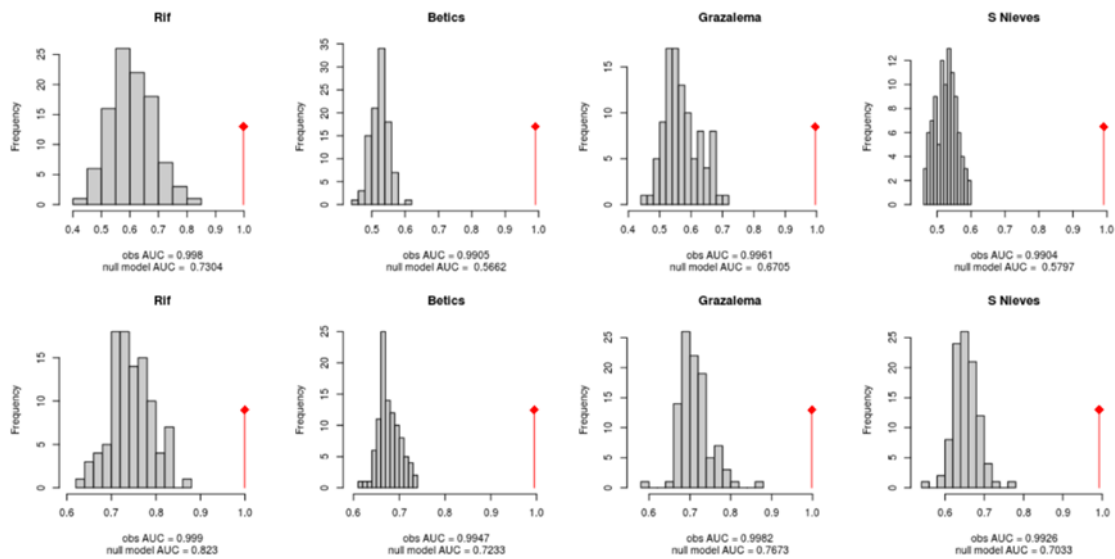


Figura Supl. D.3 AUC observados y del modelo nulo en BIOCLIM (arriba) and MAXENT (abajo). El AUC del modelo nulo es el cuantil 0.95 en una distribución aleatoria. Los valores observados (punto rojo) fueron significativamente mayores ($P < 0.05$) que los AUC del modelo nulo.

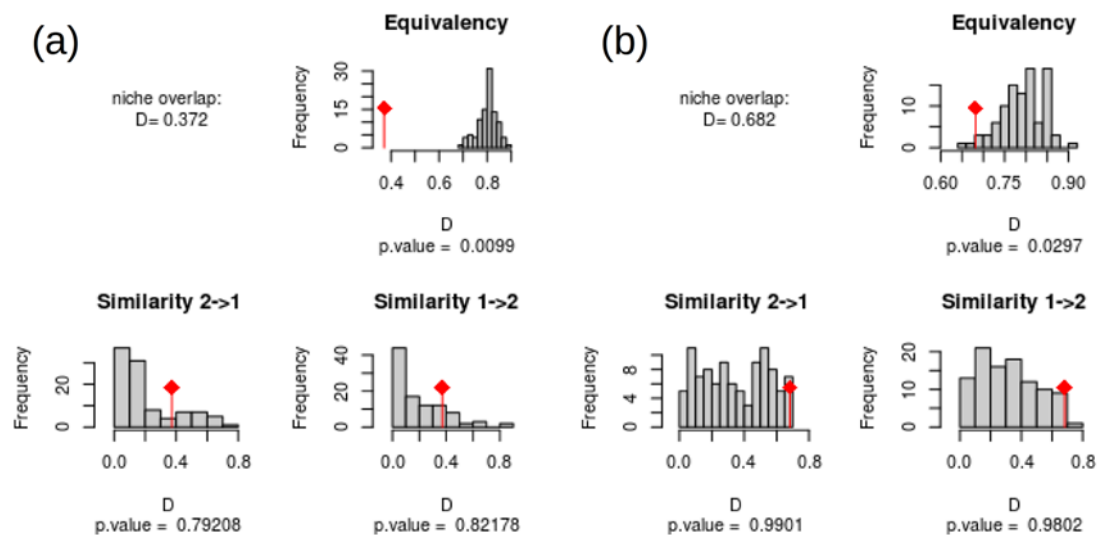


Figura Supl. D.4 Test de superposición de nicho: Análisis inter-continental (a) (Bética – Rif) y análisis intra-continental (b) (Sierra de las Nieves – Grazalema). Los histogramas muestran el valor D observado frente al de la distribución nula en los test de equivalencia y similitud.

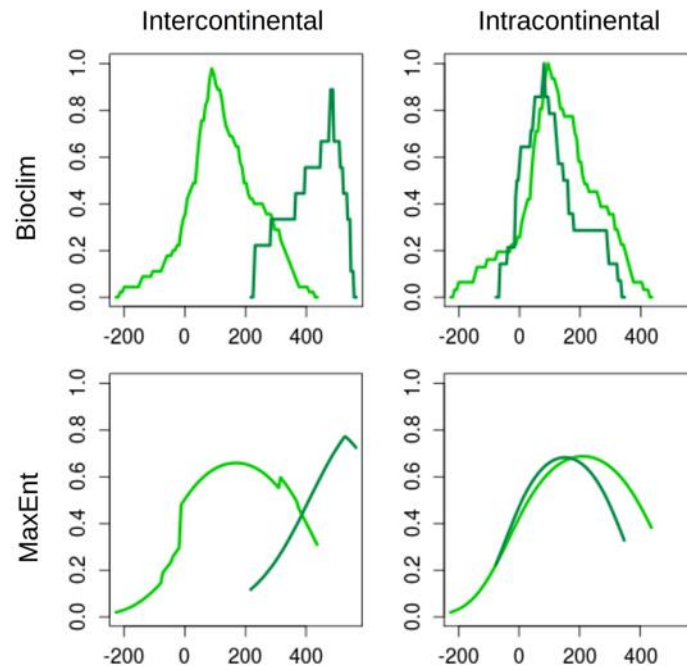


Figura Supl. D.5 Curvas respuesta de los modelos BIOLIM y MAXENT basados en el Balance hídrico como única variable, $WB: \sum_{i=1-12} P_i - 58.93 \text{ mm} \cdot \text{°C}^{-1} \times \max[0 \text{ °C}, T_i]$. Análisis inter-continental: Bética (verde claro), Rif (verde oscuro). Análisis intra-continental: Sierra de las Nieves (verde claro), Grazalema (verde oscuro).

Tabla Supl. D.1 Correlación entre variables ambientales (Pearson). *GDD*: Growing Degree-Day, *AP*: Annual Precipitation, *WQP*: Warmest Quarter Precipitation, *SLP*: Slope, *NOR*: North-facingness.

	<i>GDD</i>	<i>AP</i>	<i>WQP</i>	<i>SLP</i>	<i>NOR</i>
<i>GDD</i>	1				
<i>AP</i>	-0.127	1			
<i>WQP</i>	-0.799	0.091	1		
<i>SLP</i>	-0.520	0.211	0.325	1	
<i>NOR</i>	0.024	-0.039	-0.020	-0.052	1

Tabla Supl. D.2 Registros de presencia de las poblaciones de *Abies pinsapo* complex empleados para calibrar los modelos de distribución. Poblaciones: GRA: Sierra de Grazalema, MAR: Talasemtane, SBE: Sierra Bermeja, SIN: Sierra de las Nieves, TAS: Tazaot. Las coordenadas geográficas (LAT y LON) se expresan grados decimales (datum WGS84). Variables ambientales: GDD: Growing Degree Days, AP: Annual Precipitation, WQP: Warmest Quarter Precipitation, SLP: Slope, NOR: North-facingness, PH: pH.

SET	LAT	LON	GDD	AP	WQP	SLP	NOR	PH
GRA	36.79020	-5.37731	2885	881	38	12	78	6.4
GRA	36.77085	-5.44531	3356	831	33	29	14	6.8
GRA	36.77629	-5.43339	3186	851	34	12	0	6.5
GRA	36.78654	-5.43395	2895	888	38	8	29	6.4
GRA	36.78546	-5.43119	2995	873	37	4	8	6.5
GRA	36.69151	-5.48559	3526	822	30	7	-73	6.4
GRA	36.76867	-5.38862	2773	900	40	4	-38	6.3
GRA	36.76625	-5.39118	3031	867	37	12	10	6.5
GRA	36.76810	-5.39627	2912	882	38	17	82	6.2
GRA	36.76597	-5.40407	2374	962	45	3	4	6.3
GRA	36.76654	-5.41266	2277	983	47	8	-58	6.3
GRA	36.77002	-5.41868	2843	893	38	30	94	6.2
GRA	36.77608	-5.43196	3049	868	36	7	80	6.4
GRA	36.77612	-5.40065	3372	826	33	12	56	6.2
GRA	36.77351	-5.40048	3210	846	34	26	98	6.3
GRA	36.77980	-5.39494	3071	862	36	22	20	6.3
GRA	36.78035	-5.40848	3384	824	33	12	75	6.4
GRA	36.79208	-5.39659	3545	800	30	15	95	6.4
GRA	36.79109	-5.39718	3138	850	34	21	55	6.6
GRA	36.79398	-5.41691	3043	864	36	12	64	6.6
GRA	36.80021	-5.41036	3390	823	33	9	96	6.4
GRA	36.80275	-5.41838	3390	823	33	14	99	6.5
GRA	36.75852	-5.45159	3581	804	30	19	18	6.5
GRA	36.75268	-5.43551	3332	834	33	25	-90	6.4
GRA	36.76130	-5.43870	2782	904	39	26	-44	6.6
GRA	36.76220	-5.43331	2402	961	45	20	-78	6.5
GRA	36.76375	-5.41816	2316	977	47	12	-95	6.5
GRA	36.72863	-5.37398	2712	908	40	24	-9	6.5
MAR	35.17848	-5.16178	3153	1029	27	19	-6	6.6
MAR	35.17898	-5.20295	2621	1075	32	29	-13	5.9
MAR	35.18879	-5.20314	2511	1087	24	28	14	6.3
MAR	35.18434	-5.21659	2074	1144	43	17	43	6.1
MAR	35.10867	-5.13912	2303	1096	28	14	-66	5.9
MAR	35.12127	-5.13372	2001	1138	34	28	-30	6.2

SET	LAT	LON	GDD	AP	WQP	SLP	NOR	PH
MAR	35.13686	-5.13789	2065	1130	33	19	36	6
MAR	35.14314	-5.14355	2035	1136	34	21	87	6.2
MAR	35.14822	-5.14092	2227	1110	30	18	71	6.3
MAR	35.15624	-5.14042	2184	1113	30	15	63	6.3
MAR	35.13377	-5.07208	2709	1012	21	16	17	6.4
MAR	35.11844	-5.05793	2864	986	19	13	85	6.1
MAR	35.13580	-5.11898	2123	1120	32	20	64	6
MAR	35.12195	-5.10289	2071	1121	32	14	-57	6
SBE	36.48611	-5.21022	2632	911	39	10	6	5.7
SBE	36.49202	-5.19897	3152	840	33	20	59	5.8
SBE	36.48440	-5.20234	2627	910	39	14	46	5.7
SBE	36.49415	-5.21039	2788	890	37	18	100	5.9
SNI	36.70442	-4.96328	2885	821	39	17	-52	6.4
SNI	36.70447	-4.95785	3043	800	36	16	-31	6.6
SNI	36.64856	-5.04177	2359	921	46	6	23	6.6
SNI	36.66371	-5.03144	3143	803	35	16	-72	6.7
SNI	36.69548	-5.01900	2103	964	52	19	80	6.7
SNI	36.69474	-5.01443	1987	991	56	10	80	6.5
SNI	36.70011	-5.01851	2457	896	44	29	87	6.8
SNI	36.71336	-5.01423	2548	880	43	34	72	7.2
SNI	36.70631	-5.01623	2200	945	49	27	75	6.9
SNI	36.67838	-4.99694	1944	998	56	3	-100	6.6
SNI	36.68781	-4.98794	2164	947	50	24	47	6.7
SNI	36.68310	-5.00165	2103	965	52	14	-75	6.6
SNI	36.69262	-5.03695	2487	894	44	20	65	7
SNI	36.74250	-4.98415	3384	765	32	14	91	6.7
SNI	36.73977	-4.99112	2986	813	36	15	94	6.8
SNI	36.73551	-4.99583	3004	813	36	14	97	7.1
SNI	36.72546	-5.00475	3043	807	36	22	60	7.1
SNI	36.72347	-5.00528	2946	821	37	29	78	7
SNI	36.73127	-4.98784	2974	816	37	18	99	6.4
SNI	36.73246	-4.96910	2785	836	39	15	97	6.1
SNI	36.72632	-4.99253	2849	831	39	16	97	6.9
SNI	36.72653	-4.97823	2855	829	39	19	100	6.2
SNI	36.72254	-4.96644	2937	815	37	20	-11	6.4
SNI	36.72390	-4.97267	2660	856	41	14	22	6.2
SNI	36.71362	-4.98044	2445	889	45	18	23	6.1
SNI	36.71102	-4.98395	2152	950	51	13	74	6.6
SNI	36.71493	-5.00146	2197	943	50	26	84	7
SNI	36.71778	-4.99134	2521	877	43	20	98	6.5

SET	LAT	LON	GDD	AP	WQP	SLP	NOR	PH
SNI	36.72127	-4.97938	2512	878	43	15	85	6.2
SNI	36.71158	-4.97122	2776	837	39	20	5	6.3
SNI	36.70599	-4.97412	2697	851	41	23	-43	6.5
SNI	36.70187	-4.97777	2405	897	45	24	-36	6.6
SNI	36.70432	-4.99177	2121	958	52	10	20	6.5
SNI	36.63133	-4.91204	3575	726	30	5	-87	6.1
SNI	36.63501	-4.91376	3602	725	30	9	-76	6.2
SNI	36.63119	-4.91915	3815	705	27	13	-53	5.9
SNI	36.61177	-4.89951	3833	695	27	14	97	6.2
SNI	36.58616	-4.89996	3003	791	35	2	-48	6
SNI	36.59435	-4.89462	3031	787	35	17	75	6.1
SNI	36.59200	-4.88792	3149	771	34	11	18	6.3
SNI	36.56603	-4.90117	3095	785	35	16	-87	6.3
SNI	36.68266	-4.96101	2952	814	37	10	-11	6.8
SNI	36.69098	-4.97713	2487	882	43	34	27	6.7
SNI	36.69085	-4.97343	2986	810	36	30	26	6.8
SNI	36.66366	-5.04162	2788	850	39	15	-29	6.5
SNI	36.66148	-5.05203	2940	831	36	9	91	6.4
SNI	36.66343	-5.05957	2910	840	38	8	80	6.5
SNI	36.66917	-5.05044	2937	833	37	8	-82	6.6
SNI	36.67130	-5.04549	2873	840	38	10	-89	6.3
SNI	36.61568	-4.97163	2827	833	39	21	-86	6.2
SNI	36.61151	-5.01804	3532	753	31	19	-59	6.1
SNI	36.67179	-5.02700	3003	819	36	23	-100	6.6
SNI	36.66969	-5.03666	2751	856	40	15	-93	6.4
SNI	36.68590	-5.03992	2326	925	47	16	1	6.7
SNI	36.68661	-5.02591	2078	972	52	16	-28	6.7
SNI	36.68847	-5.02455	2081	973	53	10	-57	6.6
SNI	36.69819	-5.02978	2267	937	49	24	71	6.9
SNI	36.70142	-5.03828	2694	862	40	13	86	7.2
TAS	35.26667	-5.11757	2172	1105	30	1	-96	6.2
TAS	35.25986	-5.10363	2181	1100	30	13	73	6.2
TAS	35.24723	-5.08817	2157	1102	30	11	47	6.3
TAS	35.23827	-5.08280	2138	1102	31	3	78	6.2

Capítulo 8. Desplazamiento altitudinal de *Abies pinsapo* en la Bética

Resumen

Los organismos modifican su distribución geográfica como respuesta a las variaciones de las condiciones ambientales, o alteran su afinidad frente a éstas, para evitar la extinción. En este capítulo se explora el desplazamiento altitudinal de *Abies pinsapo* Boiss. en la cordillera Bética. Se analiza la distribución del hábitat potencial de los nichos realizado y reproductivo de *A. pinsapo* en la Serranía de Ronda, a partir de los Modelos de Distribución de Especies (SDM) de dos clases de edad de las poblaciones actuales. Se calcula su posible desplazamiento altitudinal y se identifican las áreas donde predominan los procesos de persistencia y migración

El nicho realizado y el nicho reproductivo de *A. pinsapo* difieren entre sí, lo que podría indicar un desplazamiento de su distribución en altitud debido al cambio de las condiciones climáticas en la serranía de Ronda. Las condiciones más desfavorables para la especie indican un frente de retracción (110 m) en el límite inferior de su distribución, y un frente de avance en el límite superior (55 m). Las diferencias en el incremento altitudinal entre los frentes de retracción y de avance no conducen a la extinción de las poblaciones a corto plazo, pero pueden poner en peligro su viabilidad si las condiciones que llevan a la contracción en el límite inferior permanecen en el tiempo.

Palabras clave: Desplazamiento altitudinal, Frente de avance, Frente de retracción, Migración, Nicho ecológico, Persistencia.

8.1. Introducción

Los organismos modifican su distribución geográfica como respuesta a las variaciones de las condiciones ambientales, o alteran su afinidad frente a éstas (mediante plasticidad ecológica o adaptación) para evitar la extinción (Ackerly et al., 2006; Benito et al., 2014; Kingsolver et al., 2002; F. Valladares et al., 2014). En este sentido, uno de los aspectos que mayor interés ha suscitado en las últimas décadas es la dimensión de las migraciones de las especies como consecuencia del cambio climático (Benito et al., 2011; Burrows et al., 2014; Chen et al., 2011; Parmesan, 2006; Parmesan & Yohe, 2003). Numerosos estudios han abordado los desplazamientos latitudinales que han experimentado los organismos (Bell et al., 2014; Chen et al., 2011; Jump et al., 2009; Zhu et al., 2012), y otros han identificado las variaciones de distribución en sus desplazamientos en altitud (Benito et al., 2011; Lenoir et al., 2009; Matías & Jump, 2015; Peñuelas et al., 2007; Peñuelas & Boada, 2003; Urli et al., 2014).

La asunción del principio del equilibrio de la vegetación con el clima (Araújo & Pearson, 2005) no es aplicable a los estudios donde la dinámica de la vegetación, especialmente en organismos sésiles de largo ciclo de vida, difiere de la dinámica climática (Svenning & Sandel, 2013). La velocidad de migración, con la que las especies vegetales siguen los cambios del clima, condiciona la supervivencia de sus poblaciones, especialmente en aquellas especies de distribución restringida (Corlett & Westcott, 2013). Por otra parte, el éxito reproductivo raramente está considerado en los estudios de distribución de las especies (Bykova et al., 2012), por lo que, en muchas ocasiones, los modelos no reflejan las condiciones óptimas bajo las que una especie puede implantarse y desarrollarse hasta completar su ciclo de vida (Elith et al., 2010; Thuiller et al., 2008). Asumiendo que las especies se establecen bajo las condiciones climáticas óptimas que definen su nicho reproductivo, la distribución de las distintas clases de edad serán diferentes si existen variaciones en el clima a lo largo de un período de tiempo (Lenoir et al., 2009). De este modo, la presencia de clases de edad más jóvenes definiría el nicho reproductivo de la especie, y denotaría la existencia de condiciones óptimas para la implantación de la especie en el presente. De modo análogo, la

presencia de clases de edad más maduras conforma el nicho realizado y expresaría la presencia de las condiciones óptimas de implantación de la especie en el pasado, y sería compatible con las condiciones bajo las que la especie se muestra resiliente en el presente.

De acuerdo con estas premisas, la discrepancia en la distribución entre clases de edad puede ser un indicador para anticipar un inminente cambio climático (Bell et al., 2014). La ausencia del éxito reproductivo en el nicho realizado puede responder a la degradación de las condiciones bajo las cuales la especie puede implantarse, expresándose con fenómenos de persistencia que dan lugar a un frente de retroceso en el desplazamiento de la distribución de la especie (Bell et al., 2014; Lenoir et al., 2009; Lenoir & Svenning, 2013; Svenning & Sandel, 2013). En la dirección opuesta, la presencia de condiciones de implantación, reveladas por el nicho reproductivo, bajo situaciones en que los individuos aún no han alcanzado la longevidad de los ejemplares mayores de la población indicaría la existencia de fenómenos de colonización durante la migración de la especie, y conformaría el frente de avance en el desplazamiento de su distribución (Bell et al., 2014; Lenoir et al., 2009; Lenoir & Svenning, 2013; Svenning & Sandel, 2013). Las diferencias en las tasas de extinción y colonización en los frentes de avance y retroceso explican los diferentes patrones geográficos de desplazamiento de la distribución, y condicionan la supervivencia de la especie (Svenning & Sandel, 2013). Esta dinámica se revela geográficamente mediante la identificación de las áreas donde dominan los fenómenos de persistencia y migración (Lenoir & Svenning, 2015).

En este capítulo se explora el desplazamiento altitudinal de *Abies pinsapo* Boiss. en la cordillera Bética. Se trata de un endemismo arbóreo cuya área de distribución se limita a tres localidades disyuntas en la serranía de Ronda (Figura 8.1), razón por la que ha sido incluido en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN, y evaluado como 'En peligro' (Arista et al., 2011). Este taxón se encuentra catalogado por la legislación andaluza entre las especies amenazadas como "En peligro de Extinción" y goza de un 'Plan de Recuperación para el Pinsapo' (Junta de Andalucía/CMA, 2011). Su carácter

endémico posibilita estudiar la dinámica biogeográfica de sus poblaciones en conjunto, así como la tendencia relativa entre sus diferentes clases de edad.

Los cambios que el clima viene experimentando durante las últimas décadas, mediante un aumento de las temperaturas (IPCC, 2014), sugieren que las poblaciones de *A. pinsapo* han debido experimentar un desplazamiento en altitud que ha debido de dejar huella en la dinámica poblacional mediante una diferenciación geográfica de las distintas clases de edad. La hipótesis de trabajo es que el nicho realizado de *A. pinsapo* difiere de su nicho reproductivo. Ambos están desplazados entre sí, expresando un área de persistencia y otra de migración, e indicando un frente de avance y otro de retracción.

En este capítulo se analiza la distribución del hábitat potencial de los nichos realizado y reproductivo de *A. pinsapo* en la Serranía de Ronda, a partir de los Modelos de Distribución de Especies (SDM) de dos clases de edad de las poblaciones actuales. Se calcula su posible desplazamiento altitudinal y se identifican las áreas donde predominan los procesos de persistencia y migración, dando lugar a sendos frentes de retracción y avance de las poblaciones. Su análisis permitirá evaluar la viabilidad de las poblaciones a medio y largo plazo ante el progresivo cambio de las condiciones climáticas.

8.2. Material y Métodos

En este capítulo se obtuvieron los modelos de distribución de dos clases de edad ('brinjal' y 'maduro') de *A. pinsapo* en la serranía de Ronda, con objeto de revelar sus diferencias geográficas. Asumimos que tales diferencias responden a la variación de las condiciones óptimas para el establecimiento de cada generación, como respuesta al cambio del clima.

Área de estudio

Tras la revisión de las referencias sobre la distribución de *A. pinsapo*, se constató que el ámbito de trabajo del 'Plan de Recuperación de *Abies pinsapo*' (Junta de Andalucía/CMA, 2011) es una síntesis que permite enmarcar el estudio, aproximadamente, entre las coordenadas geográficas: latitud: 35°40' N-37°30' N y longitud: 4°10' W-6°25' W. A efectos de los análisis y proyección de resultados, el área de trabajo se ha realizado con coordenadas

UTM (huso 30, datum ETRS89) cuyos límites son X: 195 000 - 395 000, e Y: 3 950 000 - 4 150 000 (Figura 8.1). El área de estudio abarca la serranía de Ronda en su conjunto, y alcanza por el este del ámbito de trabajo la sierra Gorda de Loja, y hacia el Noreste, la Subbética cordobesa.

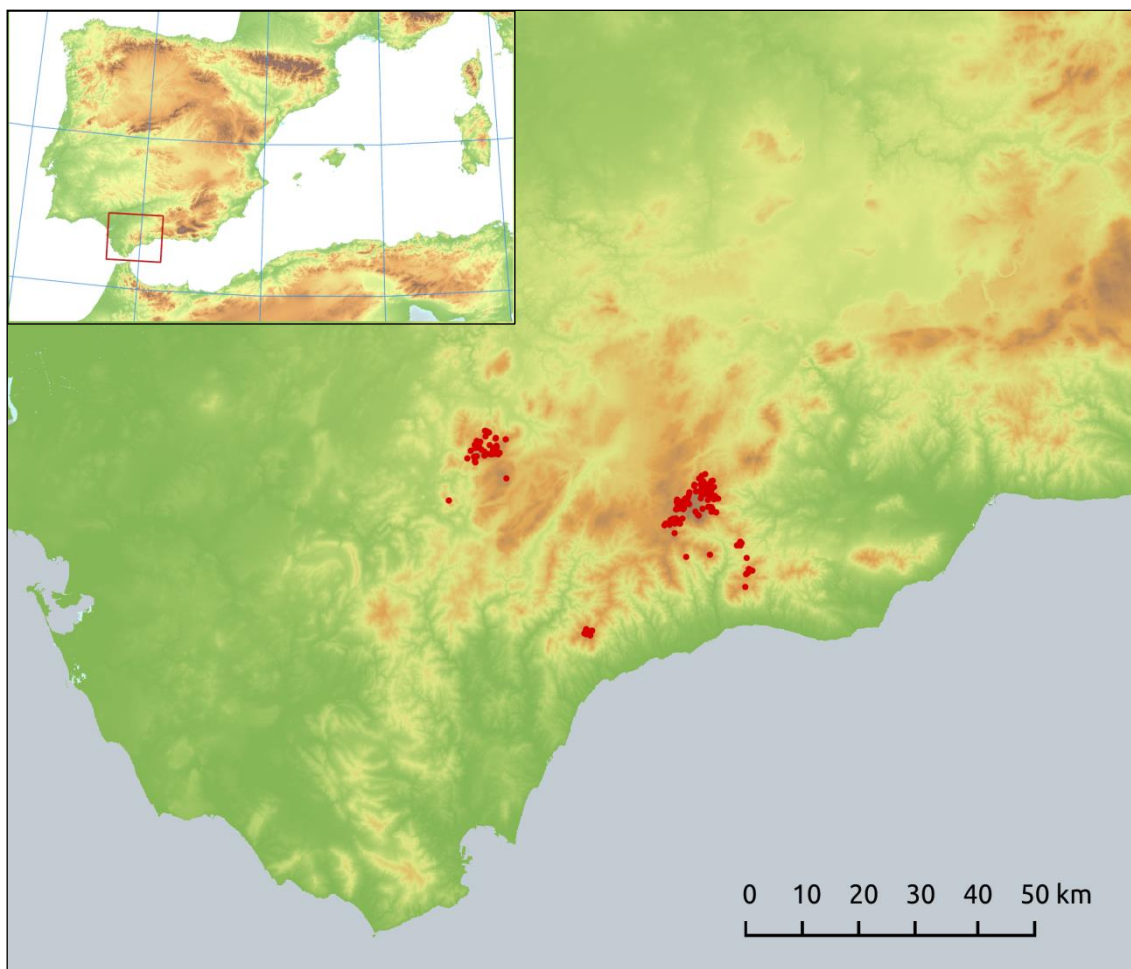


Figura 8.1 Área de estudio: Serranía de Ronda, cordillera Bética. La presencia de *Abies pinsapo*, verificada en campo, se representa mediante puntos con los que se calibraron los modelos de distribución de la especie.

Observaciones de presencia

Durante la campaña de campo, se verificaron un total de 141 puntos de muestreo de origen natural en cada uno de los cuales se registraron las clases de edad presentes ('brinzal', 'juvenil' y 'maduro') (ver registros en Tabla Supl. E.4).

En los análisis se establecieron tres conjuntos de clase de edad de los ejemplares de *A. pinsapo*, atendiendo a su tamaño:

- ‘Brinzal’ (*sapling*): aquellos registros con presencia de individuos jóvenes cuya altura no supera los 40 cm; $n = 41$.
- ‘Maduro’ (*mature*): aquellos registros con presencia de individuos cuyo diámetro a 130 cm del suelo (dbh) supera los 20 cm; $n = 134$.
- ‘Total’ (*whole*): incluye todos los registros muestreados de origen natural, con independencia de las clases de edad incluidas; $n = 141$.

La clase de edad ‘juvenil’ (con altura superior a 40 cm y dbh < 20 cm) no fue incluida en los análisis de forma independiente, aunque formó parte de la clase ‘total’ (*whole*) junto con el resto de clases de edad.

Variables predictoras

Como predictores se seleccionaron tres variables climáticas que definen el hábitat de *A. pinsapo* (Arista et al., 1997, 2011; Linares & Carreira, 2006; Quézel, 1985; A. Valladares, 2009). La ‘Suma térmica durante el período de actividad vegetal’ (*GDD*, °C·día), cuyos valores decrecen con la altitud, es un buen predictor para especies que habitan la alta montaña (Skov & Svenning, 2004). La afinidad de la especie por bioclimas húmedos está asociada a la ‘Precipitación anual’ (*AP*, mm). Finalmente, la naturaleza mediterránea de la especie puede caracterizarse mediante las ‘Precipitaciones del trimestre más cálido’ (*Warmest Quarter Precipitation*, *WQP*, mm). Estas variables se han calculado a partir de los valores mensuales disponibles a una resolución de 100 m en la Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM, 2012):

$$GDD = \sum d \cdot \max[0 \text{ °C}, T_m - 5 \text{ °C}]$$

$$AP = \sum P_m$$

$$WQP = P_{m_x} + P_{m_{x+1}} + P_{m_{x+2}} \mid \max[(T_{m_x} + T_{m_{x+1}} + T_{m_{x+2}}), \dots]$$

Siendo d : número de días del mes m ; T_m : temperatura media del mes m en °C, P_m : precipitación mensual del mes m en mm, P_{m_x} : precipitación del mes m_x , y m_x , m_{x+1} y m_{x+2} : tres meses consecutivos.

La correlación para cada par de variables, con esta fuente de datos y resolución, siempre ha sido inferior a 0.7 (Tabla Supl. E.1).

Modelos de distribución de especies

La distribución del hábitat potencial de *A. pinsapo* fue modelada con MAXENT (Phillips et al., 2006) y BIOCLIM (Nix, 1986) en el paquete 'dismo' implementado en R (Hijmans et al., 2014). El primero de ellos, es un tipo de algoritmo de aprendizaje automático (*machine learning*) llamado 'de máxima entropía', mientras que el segundo es uno llamado 'de envueltas'. Ambos algoritmos requieren tan sólo conjuntos de presencias, aunque en el caso de MAXENT precisa un conjunto un fondo de referencia (*background*) para su calibrado (Elith et al., 2011).

Se elaboraron SDM con BIOCLIM y MAXENT en el ámbito de la serranía de Ronda para los tres grupos establecidos para los análisis ('brinzal', 'maduro', 'total'). Para el calibrado de los modelos se seleccionaron al azar 70 puntos de muestreo entre los 141 que se tomaron durante la campaña de muestreo. En esta selección de puntos, las presencias de cada clase de edad se destinaron para calibrar sus respectivos modelos de idoneidad del hábitat (el número de presencias obtenido al azar en cada iteración se muestra en la Tabla Supl. E.2). De los restantes puntos de muestreo, se seleccionaron otros 70 destinados a la evaluación de los modelos generados para las respectivas clases de edad. El procedimiento se iteró 10 veces por algoritmo. La evaluación del proceso se llevó a cabo promediando las 10 Áreas Bajo la Curva característica operativa del receptor (*Area Under the receiver operator characteristic Curve*, AUC) correspondientes a las 10 iteraciones generadas por clase de edad y algoritmo (Jiménez-Valverde, 2012).

Los modelos de idoneidad del hábitat de las clases de edad 'brinzal' y 'maduro' fueron transformados en mapas de distribución potencial de tipo binario (hábitat *idóneo/no idóneo*) definiendo un umbral en la idoneidad para MAXENT y para BIOCLIM. El umbral seleccionado fue el valor que en cada caso maximizó la suma de la sensibilidad y la especificidad.

Curvas de distribución altitudinal

Se seleccionaron 10 000 puntos al azar dentro del área idónea de cada mapa proyectado, y con sus ubicaciones se extrajo la altitud de un modelo digital de elevaciones (DEM). Los 100 000 valores de altitud obtenidos por clase de edad (10 iteraciones x 10 000 puntos por proyección) definen la distribución de densidad de la altitud en el área ocupada por dicha clase de edad. En la distribución altitudinal, el cuantil 0.05 indica el límite inferior de la distribución altitudinal, eliminando los valores extremos; y el cuantil 0.95, el límite superior. Las diferencias entre los límites inferiores de las clases de edad 'maduro' y 'brinzal' señalan el desplazamiento en altitud en el límite inferior. De modo análogo, las diferencias entre los límites superiores de las clases 'maduros' y 'brinzal' indican el desplazamiento en altitud en el límite superior. Este análisis se hizo tanto para los modelos generados con MAXENT como con los generados con BIOCLIM.

Mapa de migración/persistencia

Los 10 modelos obtenidos de cada clase de edad fueron promediados para obtener tres modelos de idoneidad por algoritmo. El mapa de idoneidad promediado de la clase 'total' fue transformado en un mapa de distribución binario (hábitat *idóneo/no idóneo* para la especie). A partir de los mapas de idoneidad de las clases 'brinzal' y 'maduro' se construyó un mapa de 'migración/persistencia' para cada algoritmo, en el que se identifican las tendencias predominantes de la dinámica poblacional. Las áreas de persistencia son aquellas donde la idoneidad del hábitat es mayor para la clase de edad 'maduro' que para la de 'brinzal'; en las áreas de migración, la idoneidad es mayor para la clase 'brinzal' que para la de 'maduro'. La distribución está delimitada por la cobertura del mapa binario de la clase de edad 'total', correspondiente al hábitat potencial de *A. pinsapo*.

8.3. Resultados

Modelos de distribución de especies

Los modelos de MAXENT mostraron mejores resultados que los de BIOCLIM. La evaluación de los modelos arrojó valores de AUC superiores a 0.9 salvo en los modelos de brinzales en BIOCLIM (Tabla Supl. E.3). Las curvas de respuesta de las variables muestran una tendencia hacia valores menores de GDD en brinzales que en los maduros; esto es, los brinzales tienden a ocupar, con respecto a los maduros, posiciones donde las temperaturas son inferiores. En sentido contrario, la tendencia de las variables de precipitaciones (anual y del verano) es hacia valores superiores en el caso de los brinzales con respecto a los maduros (Figura Supl. E.2). La variable que mayor contribución aportó a los modelos de MAXENT fue GDD, con algo más del 90%, seguida de AP, con valores alrededor del 5%. Por último, WQP contribuyó con valores que raramente superaban el 1%.

Las predicciones del hábitat óptimo de *A. pinsapo* generadas por BIOCLIM y MAXENT fueron muy semejantes. Los modelos contemplaron su extensión en el área que la especie ocupa en la actualidad, en la serranía de Ronda, y ampliaron la idoneidad de su distribución hacia el Este en el área de estudio por las sierras de Camarolos, Gorda de Loja y Subbética cordobesa (Figura 8.2). Los modelos de MAXENT concentraron los mayores valores de idoneidad en las áreas ocupadas en la actualidad por la especie (zonas altas de Sierra de las Nieves y Grazalema), mientras que BIOCLIM repartió la idoneidad en un área algo mayor.

Las predicciones de idoneidad del hábitat mostraron diferencias entre clases de edad. La clase 'maduro' mostró una predicción de idoneidad muy semejante a las predicciones del conjunto de muestras 'total' debido al escaso número de puntos de muestreo en los que no se registraron individuos maduros. La clase 'brinzal' presentó una distribución ligada a las mayores altitudes de la serranía de Ronda, con una ligera contracción del área óptima con respecto a la clase 'maduro' (Figura 8.2).

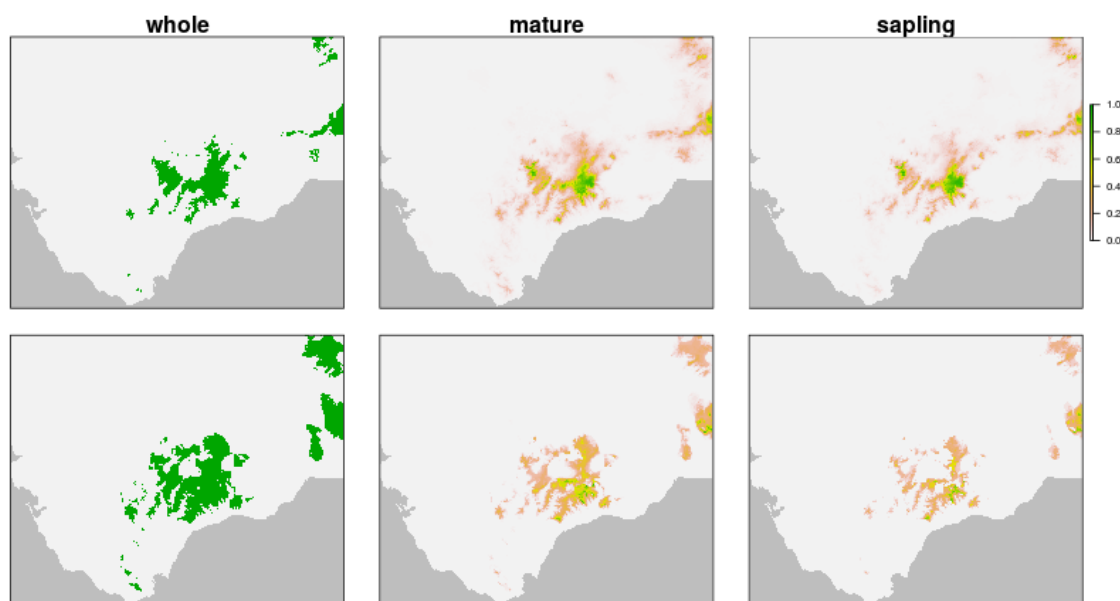


Figura 8.2 Modelos en MAXENT (arriba) y BIOCLIM (abajo) para *Abies pinsapo* en la Bética. Las figuras muestran el hábitat potencial, en binario, para la especie (conjunto de todas las edades, *whole*, a la izquierda), y la idoneidad para las clases de edad maduros (*mature*, centro) y brinzal (*sapling*, derecha).

Curvas de distribución altitudinal

La relación entre las clases de edad en su distribución a lo largo del gradiente altitudinal se plasma en la Figura 8.3. Los modelos de la clase de edad ‘brinzal’ evidenciaron un desplazamiento hacia una mayor altitud con respecto a los de la clase de edad ‘maduro’ (Figura 8.3). BIOCLIM y MAXENT mostraron este patrón común, si bien el dominio de las curvas de BIOCLIM ocupó cotas más bajas que en el caso de MAXENT.

Los análisis mostraron que el límite inferior de la distribución proyectada de *A. pinsapo*, en la serranía de Ronda, se encuentra entre 540 y 780 m de altitud; y el superior, entre 1281 y 1423 m. El límite inferior de la distribución de la clase de edad ‘brinzal’ se situó 128 m por encima del límite inferior de la distribución de ‘maduro’, en MAXENT, y 91 m en las proyecciones de BIOCLIM. En el límite superior de la distribución de *A. pinsapo*, la clase de edad ‘brinzal’ se situó 55 m por encima de la clase ‘maduro’, en las proyecciones de MAXENT, y a 54 m, en las de BIOCLIM (Tabla 8.1).

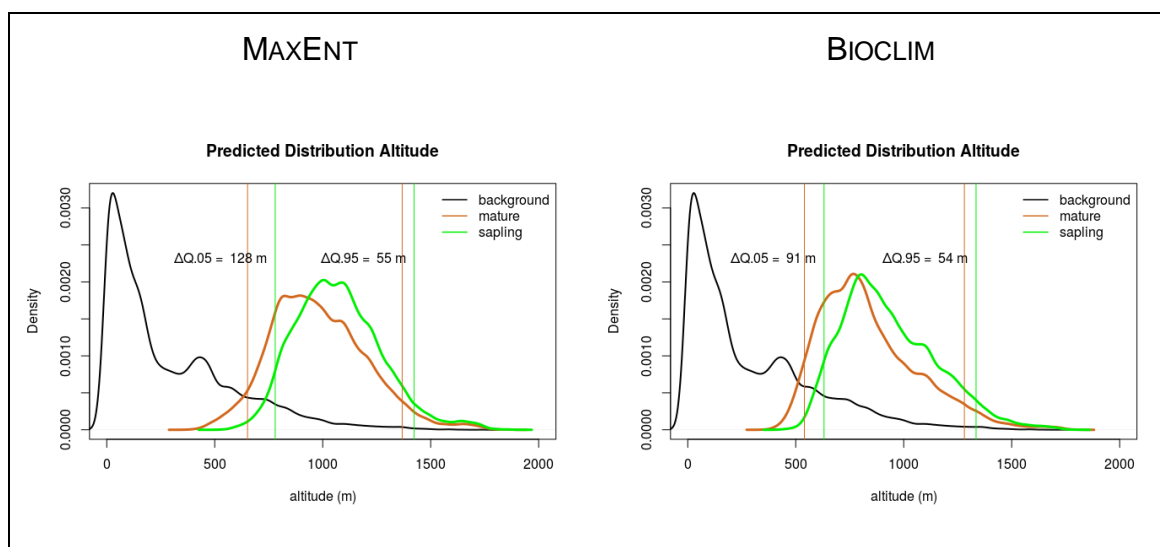


Figura 8.3 Distribución altitudinal de las clases de edad brinzal (*sapling*) y maduros (*mature*). Las curvas de densidad muestran la distribución de ambas clases de edad a lo largo del gradiente altitudinal, obtenido a partir del hábitat potencial proyectado por los modelos (MAXENT, izquierda; BIOCLIM, derecha). Se identifican los cuantiles 0.05 y 0.95 en los límites inferior y superior, respectivamente. El desplazamiento altitudinal de los límites inferior y superior se calcula mediante la diferencia entre los cuantiles (ΔQ) de las dos clases de edad.

Los límites inferiores de las clases de edad mostraron diferencias mayores que las que muestran las los límites superiores entre sí: 73 m en el caso de MAXENT, y 37 m en el caso de BIOCLIM.

Tabla 8.1 Límites altitudinales de las proyecciones de *Abies pinsapo* en la Bética. La distribución del hábitat fue obtenida mediante SDM (MAXENT y BIOCLIM), y el proceso fue iterado 10 veces. Para cada clase de edad, se calcularon los cuantiles 0.05 y 0.95 de la distribución altitudinal (m s.n.m.) de un total de 100 000 puntos (10 000 puntos seleccionados aleatoriamente \times 10 iteraciones). ΔQ muestra las diferencias altitudinales entre maduros (*mature*) y brinzal (*sapling*) en los cuantiles 0.05 (límite inferior) y 0.95 (límite superior).

	MAXENT			BIOCLIM		
	mature	sapling	ΔQ	mature	sapling	ΔQ
Q.05	652	780	128	540	631	91
Q.95	1368	1423	55	1281	1335	54

Altitud expresada en metros sobre el nivel del mar (m). Q.05: cuantil 0.05 de la distribución altitudinal; Q.95: cuantil 0.95 de la distribución altitudinal. ΔQ : diferencia entre cuantiles.

Mapa de migración/persistencia

La distribución binaria de la clase de edad ‘maduro’ es muy similar a la del conjunto ‘total’. Además, la idoneidad de la clase ‘maduro’ mostró valores superiores a los de la clase ‘brinzal’ en la mayor parte de hábitat óptimo de *A. pinsapo* (Figura 8.4). Ésta es el área que representa la tendencia a la persistencia de la especie bajo las condiciones cambiantes del clima (definido por las variables predictoras seleccionadas). La idoneidad de la clase ‘brinzal’ mostró valores superiores a los de ‘maduro’ tan sólo en las mayores cotas del hábitat óptimo de *A. pinsapo*. Estas zonas representan el ámbito donde predomina la tendencia a la migración en la dinámica poblacional durante el cambio de las condiciones ambientales. Las zonas de migración se muestran de forma disyunta, con variaciones en las proyecciones de MAXENT y BIOCLIM, en las sierras de Grazalema, de las Nieves, Bermeja, Torcal de Antequera, sierra Gorda de Loja y sierras Subbéticas cordobesas (Figura 8.4).

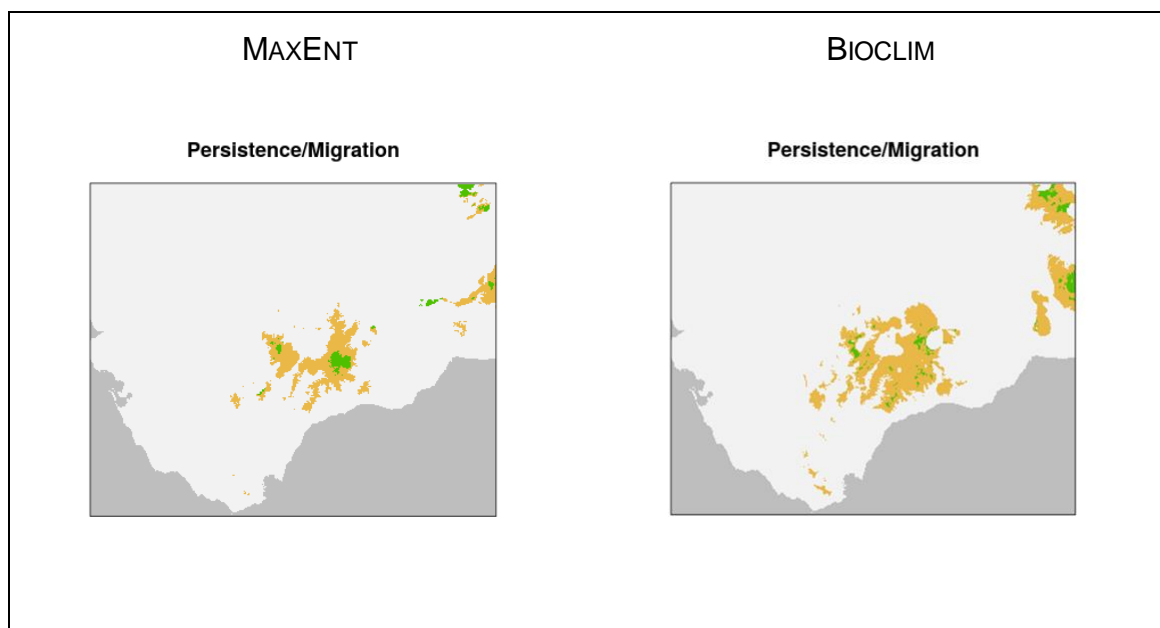


Figura 8.4 Persistencia versus Migración. Distribución proyectada por MAXENT (izquierda) y BIOCLIM (derecha) en la Cordillera Bética. La Persistencia (marrón) se presenta en aquellas áreas donde la idoneidad del hábitat para la clase de edad ‘maduros’ es mayor que para la de ‘brinzal’; las áreas de Migración (verde claro) son aquellas donde la idoneidad del hábitat es mayor para la clase de edad ‘brinzal’ que para la de ‘maduros’.

8.4. Discusión y conclusiones

Los SDM reconocen diferencias en la distribución del hábitat de las clases de edad de *A. pinsapo*. La distribución de la clase 'maduro' es indiferenciable de la del conjunto de la especie, por lo que el nicho realizado de la especie puede asimilarse a esta clase de edad. El hábitat óptimo de la especie comprende las áreas ocupadas en la actualidad, y se amplía a las zonas basales de la serranía de Ronda hasta lograr la continuidad geográfica entre las localidades, actualmente fragmentadas. El hábitat potencial de la especie se proyecta, asimismo, en las sierras Gorda de Loja y Subbéticas cordobesas, en el Este del ámbito de estudio. La distribución de la clase 'brinzal', identificada con el nicho reproductivo de la especie (Bykova et al., 2012), muestra una contracción del área óptima con respecto al nicho realizado. Los modelos aíslan geográficamente las localidades, y su distribución potencial queda restringida a las zonas más elevadas.

Las zonas basales habrían perdido las condiciones óptimas para la implantación de la especie hoy día, dando lugar a poblaciones desequilibradas estructuralmente, compuestas predominantemente por individuos maduros, en los que no habría reclutamiento. Las diferencias en productividad de las poblaciones de *A. pinsapo* a lo largo del gradiente altitudinal (Lechuga et al., 2019; Linares, Camarero, et al., 2009; Linares, Delgado-Huertas, et al., 2009; Linares et al., 2012; Sánchez-Salguero et al., 2015) han sido atribuidas a las variaciones en el balance hídrico y a la fuerte competencia por los recursos hídricos en las zonas más bajas (Linares, Delgado-Huertas, et al., 2009). La banda de vegetación situada en las zonas más bajas constituye el frente de retracción en la dinámica migratoria, y abarcaría los 90-130 m inferiores en el gradiente altitudinal, dependiendo del modelo. En las zonas más altas, donde las temperaturas son más bajas y el balance hídrico anual es mayor, pueden darse procesos de colonización debido a la aparición de condiciones cada vez más propicias para la implantación de *A. pinsapo*. El frente de avance altitudinal ocuparía la banda de los 55 m superiores de la población. Sin embargo, la colonización en el límite superior por encima del límite del árbol, puede estar dificultada por multitud de factores (Körner, 1998). El desplazamiento altitudinal de las poblaciones de *A. pinsapo* ha sido sugerido

con anterioridad (Lechuga et al., 2019), aunque aún no ha sido descrita la velocidad del desplazamiento en altitud de estas poblaciones del modo en que se ha señalado en otros entornos (Benito et al., 2011; Chen et al., 2011; Jump et al., 2009; Lenoir et al., 2008; Peñuelas et al., 2007; Peñuelas & Boada, 2003; Urli et al., 2014).

Las poblaciones de *A. pinsapo* están constituidas, en la mayor parte de su distribución geográfica actual, por masas dominadas por individuos maduros, donde la estabilidad del sistema podría dificultar la incorporación de renuevos. En los modelos, la idoneidad de la clase 'maduro' es superior a la de 'brinzal' en la mayor parte de su distribución expresando una tendencia hacia la 'Persistencia' sobre la 'Migración'. En las zonas de mayor altitud, las masas son más abiertas, y en las zonas más expuestas los individuos alcanzan menor tamaño (Linares et al., 2010). En estas condiciones, se dan las circunstancias propicias para la implantación de individuos más jóvenes, y que en los modelos se traducen como más idóneas para 'brinzal' que para 'maduro'. Estas zonas se asocian, geográficamente, con los procesos de 'Migración'. Aunque las áreas identificadas como de 'migración' difieren en tamaño según el modelo empleado (Figura 8.4), su presencia indica la localización de las masas mejor estructuradas en clases de edad.

Aunque son cada vez más los estudios que relacionan el desplazamiento de la distribución de las plantas en altitud, la detección de los cambios tanto en el frente de avance como en el de retracción puede ser debido a otros factores (Benito et al., 2014; Lenoir et al., 2008; Zhu et al., 2012). Aunque el diseño del muestreo ha estado muy condicionado por el conocimiento previo de la presencia de individuos adultos, que podrían dar lugar a sesgos poblacionales en los puntos de muestreo, el resultado muestra un reparto desigual en el gradiente altitudinal por parte de los brinzales, lo que indica la tendencia de esta clase de edad por las zonas más elevadas. Por otra parte, aunque se ha descrito una mayor supervivencia de las plántulas en los claros (Arista, 1993, 1994), la aparición de juveniles alejados de las masas consolidadas de pinsapar durante los muestreos respondieron invariablemente a plantaciones, sugiriendo la expresión del efecto Allee, por el cual el establecimiento ('brinzal') está condicionado por el grado de persistencia ('maduro') (Holt, 2009).

El fuerte efecto de persistencia en las zonas basales de la distribución de *A. pinsapo* podría estar reforzado por la aparición de numerosos individuos y pequeños bosquetes aislados, restos de antiguos incendios tras los cuales el pinsapar ha sido incapaz de recuperarse. Por otra parte, las acciones de conservación de la especie llevadas a cabo desde mediados del siglo pasado, han determinado la formación de masas coetáneas en las zonas basales, cuya densidad y competencia entre individuos han impedido el reclutamiento (Linares, Camarero, et al., 2009; Linares, Delgado-Huertas, et al., 2009).

Conclusión

El nicho realizado y el nicho reproductivo de *A. pinsapo* difieren entre sí, indicando que las condiciones ambientales actuales no permiten completar el ciclo de vida de la especie en todos los lugares donde hoy está presente. Tales diferencias podrían indicar un desplazamiento de su distribución en altitud debido al cambio de las condiciones climáticas en la serranía de Ronda.

El hábitat óptimo de *A. pinsapo* se distribuye altitudinalmente en la serranía de Ronda entre los 650 m de altitud; y el superior, entre 1350 m. Las condiciones más desfavorables para la especie indican un frente de retracción en los 110 m inferiores de su distribución. En estas condiciones, la especie persiste bajo condiciones no idóneas, dando lugar a lo que se ha llamado ‘extinción aplazada en una situación de no-equilibrio’ (Schurr et al., 2012). En los 55 m del límite superior se presenta el frente de avance en una migración altitudinal limitada por la altitud de las cumbres de la serranía de Ronda.

Las diferencias en el incremento altitudinal entre los frentes de retracción y de avance muestran un patrón de dinámica poblacional en el que avanza menos que se retrae, llamado ‘patrón atenuado’ (Lenoir & Svenning, 2015). Este patrón no conduce a la extinción de las poblaciones a corto plazo, pero puede poner en peligro su viabilidad si las condiciones que llevan a la contracción en el límite inferior permanecen en el tiempo.

Agradecimientos

Financiado por el Proyecto RTI2018-101714-B-I00 "Refugios interglaciales en áreas montañosas del Mediterráneo Occidental. Implicaciones para la conservación de los bosques montanos de coníferas". Programa Estatal de I+D+i "Retos Investigación", Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación (AEI, MCIU).

Referencias

- Ackerly, D. D., Schwikl, D. W., & Webb, C. O. (2006). Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87(sp7), S50-S61. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[50:NEAART\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[50:NEAART]2.0.CO;2)
- Araújo, M. B., & Pearson, R. G. (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28(5), 693-695. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x>
- Arista, M. (1993). Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Botanica Malacitana*, 18, 173-177.
- Arista, M. (1994). Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. En su hábitat natural. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51(2), 193-198.
- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Arista, M., Knees, S., & Gardner, M. (2011). *Abies pinsapo* var. *Pinsapo*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T30309A9531803. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T30309A9531803.en>
- Bell, D. M., Bradford, J. B., & Lauenroth, W. K. (2014). Early indicators of change: Divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the western United States. *Global Ecology and Biogeography*, 23(2), 168-180. <https://doi.org/10.1111/geb.12109>

- Benito, B., Lorite, J., & Peñas, J. (2011). Simulating potential effects of climatic warming on altitudinal patterns of key species in Mediterranean-alpine ecosystems. *Climatic Change*, 108(3), 471-483. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-0015-3>
- Benito, B., Lorite, J., Pérez-Pérez, R., Gómez-Aparicio, L., & Peñas, J. (2014). Forecasting plant range collapse in a mediterranean hotspot: When dispersal uncertainties matter. *Diversity and Distributions*, 20(1), 72-83. <https://doi.org/10.1111/ddi.12148>
- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Richardson, A. J., Molinos, J. G., Hoffmann, A., Buckley, L. B., Moore, P. J., Brown, C. J., Bruno, J. F., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C. V., Kiessling, W., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Sydeman, W. J., Ferrier, S., ... Poloczanska, E. S. (2014). Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507(7493), 492-495. <https://doi.org/10.1038/nature12976>
- Bykova, O., Chuine, I., Morin, X., & Higgins, S. I. (2012). Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2191-2200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02764.x>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Corlett, R. T., & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. J. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330-342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>

- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Hijmans, R. J., Phillips, S. J., Leathwick, J., & Elith, J. (2014). *Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17 (1.0-5)* [Computer software].
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement_2), 19659-19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Leo Meyer, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.). IPCC. <https://epic.awi.de/37530/>
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x>
- Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 694-701. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.007>
- Junta de Andalucía/CMA. (2011). *Plan de Recuperación del Pinsapo* (BOJA N.º 25; pp. 29-33). Author. <http://www.juntadeandalucia.es/boja/2011/25/boletin.25.pdf>
- Kingsolver, J. G., Pfennig, D. W., & Servedio, M. R. (2002). Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(12), 540-541. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02641-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02641-1)
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s004420050540>

- Lechuga, V., Carraro, V., Viñepla, B., Carreira, J. A., & Linares, J. C. (2019). Carbon limitation and drought sensitivity at contrasting elevation and competition of *Abies pinsapo* forests. Does experimental thinning enhance water supply and carbohydrates? *Forests*, 10(12), 1132. <https://doi.org/10.3390/f10121132>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., Ruffray, P. de, & Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320(5884), 1768-1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Pierrat, J.-C., Bontemps, J.-D., & Dhôte, J.-F. (2009). Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). *Ecography*, 32(5), 765-777. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05791.x>
- Lenoir, J., & Svenning, J.-C. (2013). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change. En *Encyclopedia of Biodiversity* (Vol. 4, pp. 599-611).
- Lenoir, J., & Svenning, J.-C. (2015). Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, 38(1), 15-28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2009). Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 485-497.
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- Linares, J. C., Covelo, F., Carreira, J. A., & Merino, J. Á. (2012). Phenological and water-use patterns underlying maximum growing season length at the highest elevations: Implications under climate change. *Tree Physiology*, 32(2), 161-170. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps003>

- Linares, J. C., Delgado-Huertas, A., Camarero, J. J., Merino, J., & 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(3), 611-624. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1409-7>
- Linares, J. C., Viñeola, B., & Carreira, J. A. (2010). Caracterización estructural de poblaciones de *Abies pinsapo* Boiss. En la Sierra de Yunquera (Málaga). *Iniciación a la Investigación*, 2. <http://revistaselectronicas.ujaen.es/index.php/ininv/article/view/258>
- Matías, L., & Jump, A. S. (2015). Asymmetric changes of growth and reproductive investment herald altitudinal and latitudinal range shifts of two woody species. *Global Change Biology*, 21(2), 882-896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12683>
- Nix, H. A. (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En R. Longmore (Ed.), *Atlas of elapid snakes of Australia: Australian flora and fauna* (pp. 4-15). Bureau of Flora and Fauna.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9(2), 131-140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- 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(6), 829-837. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x>

- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Quézel, P. (1985). Les sapins du porteur méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, VII(1), 27-34.
- REDIAM. (2012). *Red de Información Ambiental de Andalucía*. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>
- Sánchez-Salguero, R., Ortíz, C., Covelo, F., Ochoa, V., García-Ruíz, R., Seco, J. I., Carreira, J. A., Merino, J. Á., & Linares, J. C. (2015). Regulation of water use in the southernmost european fir (*Abies pinsapo* Boiss.): Drought avoidance matters. *Forests*, 6(6), 2241-2260. <https://doi.org/10.3390/f6062241>
- Schurr, F. M., Pagel, J., Cabral, J. S., Groeneveld, J., Bykova, O., O'Hara, R. B., Hartig, F., Kissling, W. D., Linder, H. P., Midgley, G. F., Schröder, B., Singer, A., & Zimmermann, N. E. (2012). How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2146-2162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02737.x>
- Skov, F., & Svenning, J.-C. (2004). Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography*, 27(3), 366-380. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03823.x>
- Svenning, J.-C., & Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, 100(7), 1266-1286. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200469>
- 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(3–4), 137-152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>

- Urli, M., Delzon, S., Eyermann, A., Couallier, V., García-Valdés, R., Zavala, M. A., & Porté, A. J. (2014). Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: A case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 147-159. <https://doi.org/10.1111/jvs.12079>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D. E., Nicotra, A. B., Poorter, H., & Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>
- Zhu, K., Woodall, C. W., & Clark, J. S. (2012). Failure to migrate: Lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology*, 18(3), 1042-1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02571.x>

Apéndice E.

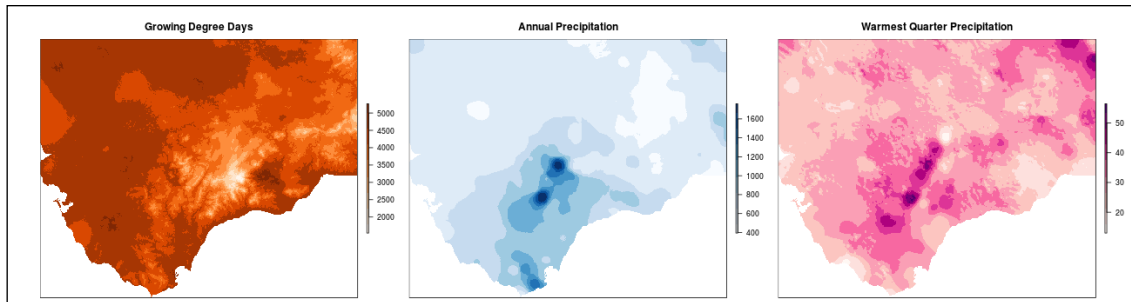


Figura Supl. E.1 Variables climáticas empleadas como descriptores: *Growing Degree Days*: $\sum d \cdot \max[0 \text{ } ^\circ\text{C}, T_m - 5 \text{ } ^\circ\text{C}]$, *Annual Precipitation*: $\sum P_m$, *Warmest Quarter Precipitation*: $P_{m_x} + P_{m_{x+1}} + P_{m_{x+2}} \mid \max[(T_{m_x} + T_{m_{x+1}} + T_{m_{x+2}}), \dots]$

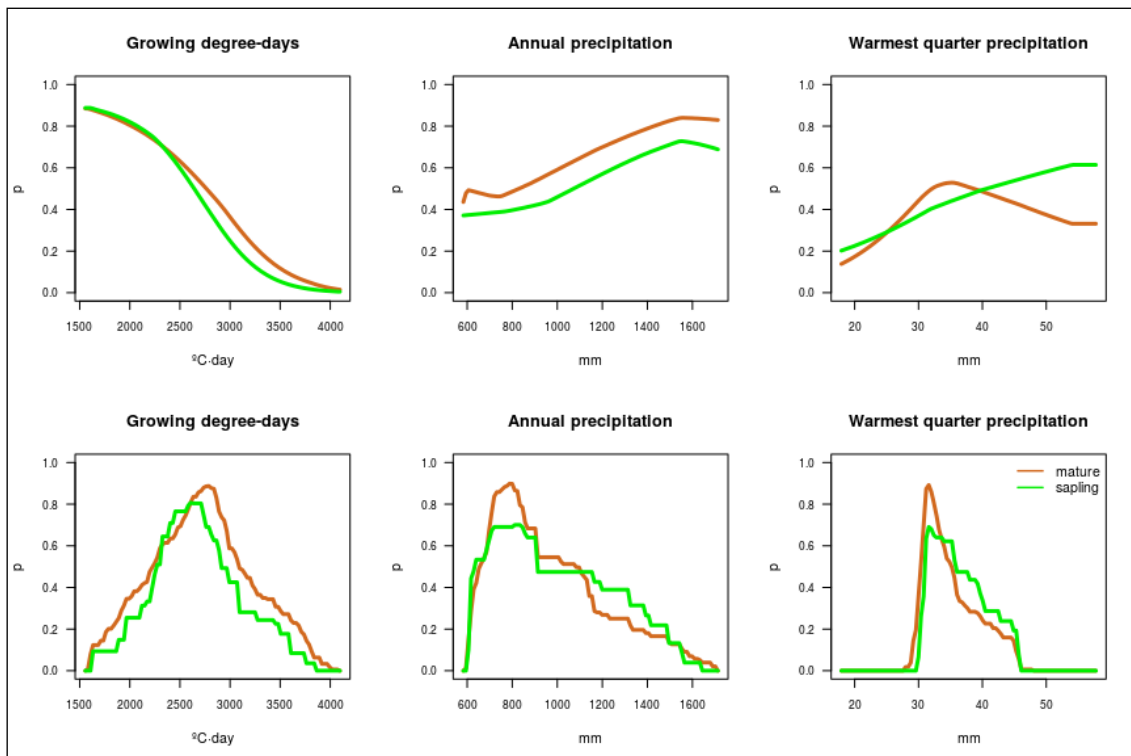


Figura Supl. E.2 Curvas respuesta de los modelos de maduros (marrón) y brinzales (verde claro) para las tres variables predictoras: *Growing degree-days*, *Annual precipitation* y *Warmest quarter precipitation*. (MAXENT, arriba; and BIOCLIM, abajo).

Tabla Supl. E.1 Correlación entre variables ambientales (Pearson). *GDD*: Growing degree-days, *AP*: Annual precipitation, *WQP*: Warmest quarter precipitation.

	GDD	AP	WQP
GDD	1		
AP	-0.209	1	
WQP	-0.296	0.531	1

Tabla Supl. E.2 Número de presencias de las clases de edad (maduros y brinzal) seleccionadas en cada una de las 10 iteraciones de los SDM. De los 141 puntos de muestreo registrados en la Bética, se seleccionaron al azar 70 muestras para el calibrado del modelo en cada iteración, y otras 70 entre las restantes para su evaluación.

subset	training		evaluation	
	mature	sapling	mature	sapling
1	66	19	67	22
2	68	21	65	20
3	68	23	65	18
4	67	23	66	18
5	65	21	68	19
6	67	23	66	18
7	67	23	66	18
8	65	22	68	19
9	64	17	69	24
10	68	19	65	22

Tabla Supl. E.3 Evaluación media de los modelos de distribución de las distintas clases de edad (10 iteraciones): total (*whole*), maduro (*mature*), brinzal (*sapling*). *AUC*: Área bajo la curva (*Area Under Curve*).

	AUC		
	whole	mature	sapling
MAXENT	0.9819	0.9815	0.9880
BIOCLIM	0.9201	0.9234	0.8483

Tabla Supl. E.4 Registros de presencia de *Abies pinsapo* en la cordillera Bética empleados para calibrar los modelos, según clases de edad: maduros (mat), brinzales (sap), cualquiera (who). Presencia (1), ausencia (0). Las coordenadas se expresan en UTM (huso 30, datum ETRS89).

X	Y	mat	sap	who	X	Y	mat	sap	who
303036	4040771	1	0	1	285070	4073212	1	1	1
302787	4040690	1	1	1	286163	4074486	0	1	1
302313	4040615	1	0	1	286108	4074378	1	0	1
302018	4041031	1	1	1	284355	4074743	1	1	1
301974	4040904	1	1	1	284957	4075419	1	0	1
301945	4040618	1	0	1	284581	4075646	1	0	1
301685	4040281	1	1	1	284249	4075719	1	0	1
302030	4040260	1	0	1	286323	4072831	1	1	1
302013	4040138	1	0	1	283196	4073166	1	0	1
302714	4039932	1	0	1	281160	4070887	1	0	1
287879	4074235	0	0	1	282579	4070202	1	0	1
281755	4072241	1	0	1	282483	4070391	1	0	1
282835	4072817	1	0	1	282318	4071166	1	0	1
282453	4073272	1	0	1	282532	4071231	1	0	1
282814	4073956	1	0	1	282802	4071254	1	0	1
283057	4073830	1	0	1	284159	4071391	1	0	1
283421	4073803	1	1	1	288006	4067396	1	0	1
277931	4063530	1	0	1	317536	4059503	1	0	1
286810	4071871	1	0	1	316600	4059281	1	1	1
286770	4071860	0	0	1	315931	4059512	0	1	1
286574	4071608	1	0	1	315708	4059203	1	1	1
286125	4071825	1	1	1	316761	4060131	1	1	1
285865	4071700	1	0	1	317208	4060358	1	1	1
285423	4071606	1	0	1	323683	4054049	1	1	1
285249	4071658	1	1	1	319522	4053673	1	0	1
284658	4071689	1	1	1	318253	4059809	1	0	1
284130	4072088	1	1	1	318862	4060378	1	0	1
283653	4072421	1	0	1	317994	4060163	1	0	1
282962	4072791	1	0	1	317720	4060397	1	0	1
282561	4072719	1	0	1	317740	4061967	1	0	1
285757	4072725	1	0	1	318155	4062103	1	0	1
285764	4072435	1	1	1	318994	4062020	1	0	1
285736	4072347	0	0	1	319120	4062224	1	0	1
285711	4072313	0	0	1	319032	4062259	1	0	1
285642	4072376	1	0	1	318706	4062566	1	0	1
286276	4073120	1	1	1	318260	4062456	1	0	1

X	Y	mat	sap	who	X	Y	mat	sap	who
318675	4063312	1	0	1	323346	4066360	1	0	1
317873	4063323	1	0	1	323942	4066927	1	0	1
317924	4063686	1	0	1	324390	4065895	1	0	1
324117	4064496	1	0	1	323836	4066058	1	1	1
324246	4063988	0	0	1	323119	4064931	1	0	1
324401	4063751	1	0	1	322799	4064650	1	1	1
324631	4063879	1	0	1	322167	4064778	1	0	1
325116	4063875	1	0	1	321244	4065116	1	1	1
324594	4064304	1	0	1	322155	4065413	1	0	1
317487	4057828	1	1	1	322721	4065687	1	1	1
318446	4059489	1	1	1	323231	4065778	1	1	1
319632	4062991	1	1	1	323979	4065491	1	1	1
319839	4063035	1	1	1	323938	4064688	1	0	1
320039	4062900	1	0	1	323666	4064073	1	0	1
319687	4063504	1	0	1	323331	4063623	1	0	1
319325	4063737	1	0	1	322085	4063921	1	0	1
320100	4064966	1	1	1	329047	4055678	1	0	1
320037	4064702	1	0	1	328901	4056089	1	0	1
319905	4064187	1	0	1	329011	4056337	1	0	1
319771	4064068	1	0	1	329239	4056096	1	0	1
319337	4063853	1	1	1	328411	4055675	1	0	1
321564	4061052	1	0	1	330124	4053485	1	0	1
321726	4060911	1	0	1	330028	4050645	1	0	1
322390	4062082	1	0	1	330201	4050826	1	1	1
321154	4061585	1	0	1	330333	4050895	1	0	1
318022	4062707	1	1	1	330523	4051544	1	0	1
322854	4068143	1	1	1	331118	4051272	1	0	1
322225	4067853	1	0	1	329875	4048414	1	0	1
321795	4067389	1	0	1	324784	4061461	1	0	1
320975	4066290	1	0	1	323363	4062414	1	1	1
320923	4066070	1	0	1	323693	4062392	1	1	1
322499	4066903	1	1	1	323947	4062372	1	1	1
324175	4067001	1	0	1	324096	4062123	1	0	1
322822	4066368	1	1	1	323958	4061563	1	0	1
322068	4066363	1	0	1					

Capítulo 9. Discusión general

La presente tesis aborda el estudio sobre la distribución del hábitat de *Abies pinsapo* Boiss. y *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière en el Mediterráneo Occidental. Se propone la posible distribución que ambas especies debieron de ocupar durante el último período glacial (Würm, 110-10 ka) y el máximo térmico del Holoceno (Hipsitermal, 8-4.5 ka), y se discuten las causas del patrón biogeográfico que ha dado lugar a la distribución actual. Además, se pronostica la viabilidad de las poblaciones actuales ante las previsibles condiciones de cambio climático. En el estudio se han empleado herramientas ecoinformáticas de modelización y análisis de superposición de nicho como complemento a las paleobiológicas tradicionales con cuyos resultados se han contrastado.

9.1. Distribución del hábitat actual de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*

Abies pinsapo

Según las proyecciones de los modelos de distribución de especies empleados (BIOCLIM y MAXENT), la distribución potencial del hábitat de *A. pinsapo* se restringe a las zonas occidentales de la cordillera Bética y Rif, donde la especie habita en la actualidad. En el norte de África, el hábitat idóneo se amplía de forma disyunta en el Atlas Telliano, reducto de *Abies numidica* Carrière -especie que, junto con *A. pinsapo*, forma parte de la sección *Piceaster* del género *Abies*. La distribución se encuentra fuertemente influenciada por las precipitaciones invernales, lo que está de acuerdo con la afinidad ecológica descrita para la especie (Arista et al., 1997; Linares &

Carreira, 2006; Valladares, 2009) y con modelos precedentes (Alba-Sánchez et al., 2010; Gutiérrez Hernández et al., 2017; López-Tirado & Hidalgo, 2014). Esto sería congruente con la presencia del hábitat, a escala regional, en las montañas expuestas a los frentes de lluvias procedentes del oeste. En otros modelos realizados a mayor resolución, las precipitaciones presentaron menor poder discriminante y, en su lugar, la microtopografía condicionó la distribución de la especie (Gutiérrez Hernández, 2018; Navarro Cerrillo et al., 2020).

Cedrus atlantica

El modelo de distribución de *C. atlantica* para el presente muestra numerosas áreas disyuntas que exceden la distribución actual. Lo más destacable, en este sentido, es la presencia de idoneidad en el área oriental de la cordillera Bética, en Europa; y en la extensión desde el área que ocupa en la actualidad hacia el Alto Atlas Occidental, en África. Las variables que más han contribuido a definir el nicho fundamental de *C. atlantica* están relacionadas con las temperaturas de la estación más fría que, en el clima mediterráneo, es también la más húmeda; de acuerdo con la afinidad ecológica de la especie (Cheddadi et al., 2009; Thomas, 2013).

9.2. Dinámica paleobiogeográfica *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo Occidental

Ambas especies debieron de alcanzar su mayor extensión durante el período más frío, Último Máximo Glacial (LGM, 21 ka), cuando habitaban las zonas bajas de los sistemas montañosos: del Arco Bético-Rifeño, en el caso de *A. pinsapo*; y todo el norte de África, mitad oriental de la península ibérica y entorno del Tirreno, el caso de *C. atlantica*, con un alto grado de conectividad entre poblaciones. Las zonas más elevadas de los sistemas montañosos estarían cubiertas por vegetación de tipo estepario (Camuera et al., 2019; García-Alix et al., 2017; Nourelbait et al., 2014; Tabel et al., 2016).

El aumento de las temperaturas que tuvo lugar con el comienzo del Holoceno determinaría el ascenso en altitud de ambas especies y, con ello, la extinción local y la fragmentación del hábitat (Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al.,

2009; Stambouli-Essassi et al., 2007). El Óptimo Climático del Holoceno (HCO, ~8 ka) pudo suponer un cuello de botella para *C. atlantica* debido al vínculo que presenta la especie con las bajas temperaturas mínimas del invierno. Así, el cedro ocuparía las cumbres de parte de los sistemas montañosos, desde las que se extendería nuevamente en su descenso altitudinal con la progresiva disminución de las temperaturas que tuvo lugar durante la última mitad del Holoceno hasta el presente (Nourelbait et al., 2014; Tabel et al., 2016).

En el caso de *A. pinsapo*, las precipitaciones estivales del HCO, mayores que en la actualidad, aún posibilitarían la permanencia de su hábitat en zonas más amplias a las actuales (Collins et al., 2012). La extensión de la idoneidad del hábitat de *Abies* al Atlas Telliano, donde habita *A. numidica*, podría asimilarse a cierto grado de conservación de nicho de la sección *Piceaster* tras la segregación de sus linajes en el Mioceno inferior (~20 Ma) (Balao et al., 2020). El aumento de la aridez del Holoceno superior debió de ser determinante en la reducción del hábitat de *A. pinsapo* hasta las zonas que ocupa en el presente.

Abies pinsapo

Las proyecciones del hábitat de *A. pinsapo* hacia el LGM reflejan su continuidad geográfica en el conjunto de la cordillera Bética. La idoneidad se manifiesta con mayor intensidad en la fachada atlántica de la península ibérica que en el Levante -contrariamente al área donde se concentran la mayor parte de los registros de polen fósil (Alba-Sánchez et al., 2010). En África, se reconocen dos grandes áreas geográficas que mantienen la continuidad interna: Rif, Medio y Alto Atlas, en el área occidental, y Atlas Telliano, en la oriental.

Las predicciones de *A. pinsapo* para el HCO señalan la idoneidad de una área más amplia que la que ocupa la especie en la actualidad, con mayor relevancia hacia la fachada atlántica, lo que se expresa también en una ampliación del área idónea en el Medio y Alto Atlas con respecto al presente. Por el contrario, la idoneidad mostraría menor representación en el Atlas Telliano. En la cordillera Bética, la idoneidad de *Abies* se extiende parcialmente durante el HCO hacia el oriente, coincidiendo con los únicos modelos previos en el área para el pasado (Alba-Sánchez et al., 2010).

Cedrus atlantica

Las bajas temperaturas del LGM permitirían que *Cedrus* habitara la base de los sistemas montañosos ocupando una mayor área de distribución (Ben Tiba & Reille, 1982; Cheddadi et al., 2009; Salamani, 1991). En el norte de África, el hábitat potencial de *C. atlantica* abarcaría todos los sistemas montañosos del norte de África, expresándose la discontinuidad entre las distintas unidades en los lagos salados interiores entre el Atlas Telliano y el Atlas Sahariano, y las zonas más bajas de la cuenca del Muluya. En Europa, ocuparía gran parte de la península ibérica, extendiéndose desde la zona oriental de la cordillera Bética hacia el norte para ocupar toda la Meseta Central. Más al norte, alcanza los Alpes occidentales y ligúricos, y tiene presencia en las islas del Tirreno.

Las predicciones de *C. atlantica* para el HCO indican un desplazamiento de la idoneidad hacia el norte en la península ibérica, y hacia el este en el Atlas Telliano. El patrón de contracción del área general en el HCO con respecto a la distribución presente concuerda con el modelo realizado con CARAIB para ambos continentes (Demarteau et al., 2007), y contrasta con los resultados de los modelos previos realizados en el norte de África (Bouahmed et al., 2019; Moukrim et al., 2020), que señalan una mayor área de idoneidad en el HCO que en el presente.

9.3. Interacciones biológicas de *Cedrus atlantica* en el pasado

Los análisis realizados indican que *C. atlantica* y *Pinus nigra* poseen nichos claramente diferenciados atendiendo a una mayor tolerancia a los fríos extremos y a la continentalidad por parte de *Cedrus*. En la actualidad, la distribución de ambas especies, segregada en continentes diferentes, *P. nigra* en Europa, y *C. atlantica* en África, responde a la separación de sus hábitats óptimos; si bien ambas especies poseen espacios aptos para ser habitados en el continente complementario. Sin embargo, hasta finales del Pleistoceno, ambas especies pudieron haber compartido hábitat en sus límites de distribución en el continente europeo, tal como hoy lo hacen, de forma muy puntual, en África. El aumento de las temperaturas durante el Óptimo Climático del Holoceno forzaría el ascenso de ambas especies en altitud, derivando en el

aislamiento de sus poblaciones en refugios montañosos y en una consiguiente pérdida de conectividad que ha perdurado hasta la actualidad.

En África, el descenso de las temperaturas acaecido en la segunda mitad del Holoceno propiciaría el descenso de las poblaciones de *Cedrus* desde los sistemas montañosos que actuaron como refugio, y con ello la expansión de la especie hasta la actualidad. Esto concuerda con la dinámica de los cedrales en el norte de África durante el Holoceno hallada en el registro fósil (Abel-Schaad et al., 2018; Alba-Sánchez et al., 2018; Campbell et al., 2017; Cheddadi et al., 2009; Muller et al., 2015; Reille, 1976; Stambouli-Essassi et al., 2007).

En Europa, la dinámica del hábitat de los cedrales ha estado ligada al clima desde la última glaciación, por lo que la desaparición de la especie en el continente pudo haberse debido a una progresiva reducción de su hábitat potencial (Cheddadi et al., 2009; Linares, Tíscar, et al., 2011). Esto no sería incompatible con la existencia de relaciones bióticas como agente determinante en la extinción local de posibles reductos en la cordillera Bética (Postigo-Mijarra et al., 2010). La segregación en los modelos predictivos presentados en este estudio podría ser, en tal caso, sólo aparente como consecuencia de tales relaciones de competencia, que habrían determinado el sesgo en el calibrado del nicho (realizado) de ambas especies.

9.4. Divergencia ecológica en los linajes de *Abies pinsapo* complex

Diferencias en el hábitat entre linajes a ambos lados del Mediterráneo

Los linajes de *A. pinsapo* (en Europa) y *Abies marocana* (en África) muestran diferencias en su nicho fundamental. Así, en el espacio ecológico bidimensional, los nichos de ambos linajes están desplazados entre sí siguiendo una combinación de los gradientes de balance hídrico y estacionalidad de las precipitaciones. Tales diferencias concuerdan con el aislamiento geográfico que sus respectivos hábitats potenciales muestran entre sí. Mientras que el hábitat óptimo de *A. marocana* se restringe a la cordillera del Rif; el de *A. pinsapo* se concentra principalmente en la cordillera Bética

ampliando su distribución actual hacia el este, y alcanza de forma muy puntual el Rif en el norte de África donde contacta con las áreas limítrofes del linaje africano.

Las variables que diferencian el nicho fundamental entre los linajes de la Bética y del Rif están relacionadas con el clima y no con la topografía. *A. marocana* ocupa los lugares con mayor elevación en el Rif, donde las precipitaciones anuales son mayores, y la temperatura acumulada menor, que los ocupados por *A. pinsapo* en la Bética. De este modo, el hábitat de *A. marocana* en el Rif, aun localizándose en un entorno donde las precipitaciones estivales son escasas, se caracteriza por un balance hídrico anual superior que el de *A. pinsapo* en la Bética.

Divergencia de nicho

Las diferencias en la respuesta que presentan las poblaciones europeas y africanas respecto al balance hídrico apuntan a una divergencia de nicho entre dos linajes aislados geográficamente por la barrera física que ha supuesto la presencia del mar Mediterráneo. Este aislamiento de los linajes debió de originarse en algún momento localizado entre finales del Oligoceno (28 Ma) -cuando las áreas emergentes que dieron origen al Rif y a la Bética se separaron de Iberia- y el final de la crisis salina del Messiniense (5.3 Ma), con la apertura definitiva del Estrecho de Gibraltar (Balao et al., 2020; Rosenbaum et al., 2002; Rundel et al., 2016). Los análisis moleculares constatan una divergencia genética entre los linajes que darían lugar a *A. pinsapo* y *A. marocana* que se produciría en el Mioceno inferior o medio (21.3-9.4 Ma), muy anterior a la crisis del Messiniense y a la instalación del clima mediterráneo (Sánchez-Robles et al., 2014). Lo más probable es que los eventos de vicarianza que promovieron la especiación de *A. pinsapo* y *A. marocana* en las montañas béticas y rifeñas siguieran la evolución paleogeográfica del Terciario en el Mediterráneo Occidental, en la que fueron relevantes los pulsos de diferenciación del Neógeno (Balao et al., 2020; Linares, 2011; Sánchez-Robles et al., 2014).

Las poblaciones de abetos, con una distribución mucho más amplia durante el Plioceno, debieron de sufrir episodios de declive (5.33 ka–3.7 ka) ligados a

eventos y cambios en el paleoclima: Los linajes africanos debieron de acusar su mayor declive en la segunda mitad del Pleistoceno superior, cuando se estableció la aridez del clima en el norte de África; mientras que los linajes europeos lo harían durante el Holoceno medio y superior, probablemente agravado con la intervención de la acción antrópica (Alba-Sánchez, González-Hernández, et al., 2019; Cobo-Simón et al., 2020; Dering et al., 2014; Linares, 2011). El norte de África es, en la actualidad, una región netamente más árida que el sur de Europa, con precipitaciones prácticamente ausentes durante el verano. A pesar de la tendencia común entre los abetos circunmediterráneos de adoptar una estrategia de evitación de la sequía, los sucesivos cambios ambientales del pasado debieron de inducir a la ocupación diferencial de nuevos huecos ecológicos por parte de los distintos linajes a ambos lados del Mediterráneo, promoviendo una posterior diferenciación (Aussenac, 2002; Pyron et al., 2015).

9.5. El futuro de las poblaciones de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica*

Las predicciones realizadas con MAXENT respaldan la hipótesis planteadas de que el hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual, peligrando la supervivencia de algunas o todas las poblaciones actuales. No obstante, existen discrepancias en las proyecciones efectuadas con los diferentes Modelos de Circulación General (CGM) que impiden identificar con exactitud las áreas susceptibles de desaparecer por causas climáticas.

Abies pinsapo

La supervivencia de *A. pinsapo* es inviable en cualquier escenario proyectado las variables climáticas de MIROC-ESM. Las proyecciones realizadas a 2050 con las variables de CCSM4 muestran el mayor consenso (entre las distintas 'Rutas de Concentración de Gases con efecto invernadero', RCP) de idoneidad del hábitat en las áreas que actualmente ocupa en el Rif (dorsal calcárea, en el entorno de Talassemtane). El área óptima se extiende hacia el norte (Jbel Kelti) y hacia el suroeste (Bouhachem y Jbel Khesana). Con menos consenso entre

las proyecciones, alcanzaría los montes de la comarca de Ketama, en el Rif central. De forma disyunta, el área idónea salpicaría los montes Djurdjura, Babors y Medjerda, en el Atlas Telliano, Argelia. En la Serranía de Ronda, la idoneidad del hábitat reconocería el ámbito del pinsapo en la actualidad, aun sin alcanzar el consenso de todas las RCP.

Las proyecciones al 2070 (con CCSM4) intensifican el consenso en el Rif (Jbel Kelti, Talassemtane, Bouhachem, Jbel Khesana y Rif central) y en parte de la Serranía de Ronda (Sierra de Grazalema), mientras que disminuye el consenso en la Sierra de las Nieves (Serranía de Ronda) y en el Atlas Telliano (salvo en Medjerda, únicos montes en la región que mantienen su alta idoneidad).

Esta reducción drástica del área potencial del pinsapo es compartida por los escasos precedentes de proyecciones hacia el futuro, que la atribuyen al aumento de las temperaturas; señalando, además, la importancia que cobra la microtopografía en la supervivencia de los rodales (Gutiérrez Hernández, 2018; Navarro Cerrillo et al., 2020).

Cedrus atlantica

Al igual que con *A. pinsapo*, las proyecciones realizadas con las variables de MIROC-ESM pronostican la inviabilidad de *C. atlantica* en su área de distribución actual. Las predicciones del hábitat potencial de *C. atlantica* en 2050 (con CCSM4) indican la reducción de la idoneidad, con respecto a la distribución actual, en el Medio y Alto Atlas Oriental, y en el conjunto del Atlas Telliano. En cambio, sí reconoce como áreas que pueden suponer un refugio para la especie, el Rif y los Montes Aurés por encima de los 1500 m de altitud. En el Medio Atlas, las áreas que soportan la idoneidad se centran en su porción Oriental (Tazekka, Tamtroucht, Bou Iblane y Taffert, y Tichoukt), por encima de los 2500 m de altitud. Los modelos reconocen la idoneidad en áreas fuera de la distribución actual del cedro: en el Alto Atlas Occidental, por encima de los 2500 m. En la península ibérica, el hábitat potencial del cedro se extiende por la Bética oriental, Sistema Central y Montes de León.

En la predicción a 2070, la idoneidad consensuada (igualmente con CCSM4) se restringe a la zona central del Rif (Ketama), Medio Atlas Oriental (Tazekka, Tamtroucht y Bou Iblane) y en los Montes Aurés. En Marruecos, disminuye

notablemente su viabilidad en el Rif occidental, sectores central y occidental del Medio Atlas y Alto Atlas Oriental; y en Argelia, en el Atlas Telliano. Fuera del área de distribución actual, la idoneidad del hábitat para *Cedrus* aparece, en África, en el Alto Atlas Occidental por encima de los 2500 m; y en la Península, en la Bética Oriental (Sierra Nevada, sierras de Baza-Filabres y Segura-Castril) y Sistema Central (Guadarrama, Gredos y Batuecas) (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Resultados con patrones similares, pero con diferente extensión en los pronósticos, mostraron los modelos precedentes (Bouahmed et al., 2019; Cheddadi et al., 2009; Demarteau et al., 2007; Moukrim et al., 2020).

9.6. Desplazamiento altitudinal de *Abies pinsapo* en la serranía de Ronda

Los SDM reconocen diferencias en la distribución del hábitat de las clases de edad de *A. pinsapo*. La distribución de la clase ‘Maduro’ es indiferenciable de la del conjunto de la especie, por lo que el nicho realizado de la especie puede asimilarse a esta clase de edad. El hábitat óptimo de la especie comprende las áreas ocupadas en la actualidad, y se amplía a las zonas basales de la serranía de Ronda hasta lograr la continuidad geográfica entre las localidades, hoy disyuntas. El hábitat potencial de la especie se proyecta, asimismo, en las sierras Gorda de Loja y Subbéticas cordobesas, en el Este del ámbito de estudio. La distribución de la clase ‘Brinzales’, identificada con el nicho reproductivo de la especie (Bykova et al., 2012), muestra una contracción del área óptima con respecto al nicho realizado. Los modelos aíslan geográficamente las localidades, y su distribución queda restringida a las zonas más elevadas.

Las zonas basales habrían perdido las condiciones óptimas para la implantación de la especie hoy día, dando lugar a poblaciones desequilibradas estructuralmente, compuestas predominantemente por individuos maduros, en los que no habría reclutamiento. Las diferencias en productividad de las poblaciones de *A. pinsapo* a lo largo del gradiente altitudinal (Lechuga et al., 2019; Linares, Camarero, et al., 2009; Linares, Delgado-Huertas, et al., 2009;

Linares, Covelo, et al., 2012; Sánchez-Salguero et al., 2015) han sido atribuidas a las variaciones en el balance hídrico y a la fuerte competencia por los recursos hídricos en las zonas más bajas (Linares, Delgado-Huertas, et al., 2009). La banda de vegetación situada en las zonas más bajas constituye el frente de retracción en la dinámica migratoria, y abarcaría los 90-130 m inferiores en el gradiente altitudinal, dependiendo del modelo. En las zonas más altas, donde las temperaturas son más bajas y el balance hídrico anual es mayor, pueden darse procesos de colonización debido a la aparición de condiciones cada vez más propicias para la implantación de *A. pinsapo*. El frente de avance altitudinal ocuparía la banda de los 55 m superiores de la población. Sin embargo, la colonización en el límite superior por encima del límite del árbol, puede estar dificultada por multitud de factores (Körner, 1998). El desplazamiento altitudinal de las poblaciones de *A. pinsapo* ha sido sugerido con anterioridad (Lechuga et al., 2019), aunque aún no ha sido descrita la velocidad del desplazamiento en altitud de estas poblaciones del modo en que se ha señalado en otros entornos (Benito et al., 2011; Chen et al., 2011; Jump et al., 2009; Lenoir et al., 2008; Peñuelas et al., 2007; Peñuelas & Boada, 2003; Urli et al., 2014).

Las poblaciones de *A. pinsapo* están constituidas, en la mayor parte de su distribución actual, por masas dominadas por individuos maduros, donde la estabilidad del sistema podría dificultar la incorporación de renuevos. En los modelos, la idoneidad de la clase 'Maduros' es superior a la de 'Brinzales' en la mayor parte de su distribución, expresando una tendencia hacia la 'Persistencia' sobre la 'Migración'. En las zonas de mayor altitud, las masas son más abiertas y, en las zonas más expuestas, los individuos alcanzan menor tamaño (Linares et al., 2010). En estas condiciones, se dan las circunstancias propicias para la implantación de individuos más jóvenes, que en los modelos se traducen como más idóneas para los 'Brinzales' que para los 'Maduros'. Estas zonas se asocian, geográficamente, con los procesos de 'Migración' y su presencia indica la localización de las masas mejor estructuradas en clases de edad.

9.7. Aspectos metodológicos

En general, los modelos han presentado buenas predicciones en el presente, con valores de AUC que han permitido validar sus predicciones. El alto número de presencias, la distribución espacial de las mismas -abarcando el dominio de las variables donde las especies están presentes- y la verificación en campo han permitido la obtención de modelos con un alto grado de predicción tanto en MAXENT como en BIOCLIM. La decisión de utilizar pocas variables predictoras, con la condición de que tuvieran un alto significado ecológico, se basó en el criterio de priorizar el valor explicativo ofrecido por el modelo sobre su valor predictivo (Merow et al., 2014). En este sentido, se descartó la posibilidad de integrar en los modelos aquellas variables que pudieran ser fuente de error en algún momento del pasado o futuro. En consecuencia, se obtuvieron modelos más sensibles que específicos, con tendencia a sobreestimar la idoneidad de las especies en un área mayor. El objetivo, cumplido por los modelos, siempre fue detectar tendencias y patrones geográficos ante variaciones en los predictores climáticos empleados. Con objeto de mantener la coherencia, en la elección de los predictores siempre se prefirieron aquellos modelos de circulación general que dispusieran variables para todos los momentos estudiados de pasado y futuro. Y aunque las predicciones entre modelos fueron muy diferentes entre sí, los patrones que mostraron en sus tendencias fueron muy próximos.

El escaso poder predictivo de los modelos del LGM pudo deberse a la asunción de algunos supuestos tales como el del equilibrio de nicho, o el de la existencia de equivalentes climáticos en diferentes períodos temporales (Elith & Franklin, 2013; Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009); aunque también pudo estar condicionado por los sesgos geográficos que presenta el registro fósil, que debieron de influir tanto la calibración como el contraste, especialmente con MAXENT (Varela et al., 2011, 2014). Para ampliar el nicho de la especie a los distintos escenarios temporales, algunos autores han propuesto incluir en la calibración de los modelos las presencias del registro fósil (Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009). Tanto la calibración como la predicción se verían, en tal caso, afectadas por el CGM empleado. Por esta razón, es aconsejable el empleo de varios modelos climáticos y su ensamblaje en un modelo de

consenso (Elith & Franklin, 2013; Franklin, 2013; Nogués-Bravo, 2009; Varela et al., 2015). La aproximación al nicho fundamental, con las consideraciones anteriores, podría conseguir un mejor ajuste por medio de un modelo de envueltas (Nogués-Bravo, 2009; Varela et al., 2015).

Los análisis de superposición de nicho son muy útiles en su expresión gráfica y en la generación del índice D de Schoener. Sin embargo, el test de equivalencia produce invariablemente la respuesta de que los nichos de cualquier par de poblaciones son no-equivalentes. Esto podría deberse a una deficiencia en el diseño del modelo nulo, o a una aplicación errónea del mismo. Esto es, este test podría utilizarse para contrastar la equivalencia del nicho de dos poblaciones frente a un número mayor de poblaciones a partir del cual se construyera el modelo nulo. El otro test empleado para evaluar la superposición de nicho, el de similitud, se aborda desde la asimetría en sus análisis. Su interpretación –un nicho es más similar al otro que al entorno en el que se encuentra- es complicada, y podría ser simplificada mediante la construcción de un modelo nulo a partir de un entorno ambiental común a las dos poblaciones, especies o linajes.

9.8. Recomendaciones en materia de conservación

La dinámica en el desplazamiento altitudinal de las poblaciones indica un ascenso debido al progresivo aumento de las temperaturas. En el caso de *A. pinsapo*, sus poblaciones se encuentran limitadas superiormente por la altitud de las montañas que habitan. La diferencia entre los desplazamientos calculados en el frente inferior, de retracción, y en el frente superior, de avance, muestran un patrón que indica que la población avanza menos que se retrae, denominado ‘patrón atenuado’ (Lenoir & Svenning, 2015). Este patrón, que caracteriza a organismos sésiles de largo ciclo vital, no conduce a la extinción de las poblaciones a corto plazo, pero puede poner en peligro su viabilidad si las condiciones que llevan a la contracción en el límite inferior permanecen en el tiempo.

La variable climática que condiciona de forma preferente la distribución de *A. pinsapo* es la precipitación del trimestre más frío. Las previsiones coinciden en que las precipitaciones invernales disminuirán a lo largo del siglo; y se

concentrarán en los sistemas montañosos próximos a la costa, en los extremos del eje Este-Oeste del Mediterráneo Occidental. Esto reduciría el hábitat potencial a los actuales reductos de la especie (Rif occidental, Grazalema y Sierra de las Nieves), que supondrían sus únicos refugios en el futuro. En el Atlas Telliano, la existencia de un área idónea en los montes del Merdjerda, podría suponer una localidad en la que la translocación de *A. numidica* podría tener éxito, dado que la analogía de su hábitat puede asimilarse a cierto grado de conservación de nicho en la sección *Piceaster* del género *Abies*.

En el caso de *Cedrus*, la variable climática que mayor poder predictivo presentó fue la temperatura media del trimestre más húmedo. Las predicciones sobre el futuro señalan un ascenso en altitud de las poblaciones actuales y, por tanto, la retracción del límite inferior en el rango altitudinal. La consecuencia es un desplazamiento de la idoneidad hacia las localidades con mayor continentalidad (Rif central, Medio Atlas Oriental y Montes Aurés). La continentalidad de las poblaciones de Tichoukt, Bou Iblane, Tamtroucht, Bou Iblane, Batna y Aurés queda de manifiesto por el carácter bioindicador de *Juniperus thurifera*, especie con la que *C. atlantica* comparte comunidad en estas localidades (Quézel, 1998). Estas áreas, destinadas a ser el refugio de la especie en el futuro, están en el límite de distribución (en contacto con el clima semiárido) y están amenazadas por la presión antrópica y el sobrepastoreo (Bentouati, 2008; Quézel, 1998). Los episodios de sequía no hacen sino agravar el declive de estas poblaciones, por lo que las actuaciones de protección en este contexto deberían encaminarse a controlar las afecciones de la ganadería y disminuir la competencia intraespecífica por el agua, especialmente entre individuos de mayor edad (Linares et al., 2013; Linares, Pazo, et al., 2012; Linares, Taïqui, et al., 2011; Navarro-Cerrillo et al., 2013). La aparición de localidades con alta idoneidad en el Alto Atlas Occidental por encima de 2500 m ha llevado en trabajos previos a considerar estas áreas como destino en posibles traslocaciones si éstas llegasen a contemplarse como una medida de conservación de la especie (Cheddadi et al., 2017; Demarteau et al., 2007).

Futuros estudios

El reconocimiento de dos linajes genéticamente segregados como consecuencia de su prolongado aislamiento geográfico; que habitan en ambientes diferenciados y que se corresponden, en gran medida, con atributos morfométricos o funcionales justificaría un tratamiento diferenciado en la gestión de la conservación de *A. pinsapo* y de *A. marocana*. La consideración de taxones independientes tendría implicaciones, por lo pronto, en la evaluación de sus grados de amenaza, a través de la individualización del área de ocupación y la extensión de la presencia de los linajes.

Serían necesarios futuros estudios ecofisiológicos comparados entre *A. pinsapo* y *A. marocana*, así como estudios genéticos que determinaran el grado de plasticidad o adaptación a las condiciones ambientales, y la profundización en el conocimiento de la fenología de las fases reproductivas en *A. marocana* que pudiera dar soporte a la divergencia de nicho en condiciones de alopatria. Igualmente, sería de interés la identificación de las relaciones biogeográficas de determinados haplotipos, la distribución de adaptaciones ecofisiológicas y, en su caso, con la distribución de las variables ambientales implicadas (Fitzpatrick & Keller, 2015; Sork et al., 2016). En ese sentido, algunos avances han apuntado posibles relaciones entre la diversidad genética y la plasticidad ecológica de *A. pinsapo* (Cobo-Simón et al., 2020; Pérez-González et al., 2018).

9.9. Futuros estudios en la biogeografía de las especies

Los modelos de distribución de especies han demostrado ser una herramienta muy útil en el área de la Biogeografía en general, y de la Paleobiogeografía en particular, como complemento a las técnicas tradicionales (palinología, antracología, dendrocronología, filogeografía). Las predicciones de los SDM han evidenciado las diferencias de nicho entre linajes que podían haberlo conservado tras su segregación física. También han identificado las zonas geográficas de contacto especies que pueden competir por el espacio. Pueden señalar las tendencias migratorias en las especies ante variaciones climáticas y el patrón de expansión-contracción de sus poblaciones, así como reconocer los espacios proclives al aislamiento y a la extinción.

Como herramienta en la investigación paleobiogeográfica, resulta una guía en la planificación de la toma de muestras, resaltando las zonas por cubrir en las bases de datos con probabilidad de hallar la presencia de determinadas especies en momentos concretos del pasado. En tal sentido, los trabajos futuros podrían reforzar las zonas más bajas del Rif con la intención de datar los momentos de desaparición de *C. atlantica* en su migración altitudinal, y las posibles implicaciones humanas en tal desaparición (Abel-Schaad et al., 2018; Cheddadi et al., 2016, 2017). En el sur de la Península, la progresiva contracción de la distribución de *A. pinsapo* ha quedado puesta de manifiesto mediante la sucesiva aparición de polen fósil ligadas a épocas más frías en cuevas de baja altitud (Cortés-Sánchez et al., 2008; Ochando et al., 2020). La dificultad de encontrar enclaves de muestreo idóneos en los terrenos calizodolomíticos, debido a la capacidad de alteración que ejercen las cubetas arcillosas sobre el polen fósil, puede ser suplida por el poder de captación que presentan las cuevas de los entornos kársticos. Recientemente, se suman hallazgos en el área de la pedoantracología cuyos muestreos pueden ser dirigidos de forma más eficiente gracias a las proyecciones de los SDM (Olmedo-Cobo et al., 2019, 2020; Pardo Martínez et al., 2021).

Los nuevos yacimientos (Alba-Sánchez et al., 2021; Alba-Sánchez, López-Sáez, et al., 2019) contribuirán a mejorar el calibrado de los SDM que a su vez guiarán la búsqueda de presencias de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el sur peninsular.

Referencias

- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, 28(6), 1023-1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., & González-Hernández, A. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. Y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Revista Ecosistemas*, 27(1), 26-37. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1441>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J. A., Sabariego-Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., Luélmo-Lautenschlaeger, R., & Garrido-García, J. A. (2021). Early anthropogenic change in western Mediterranean mountains (Sierra Nevada, SE Spain). *Anthropocene*, 33, 100278. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100278>
- Alba-Sánchez, F., González-Hernández, A., & López-Sáez, J. A. (2019). Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada. En J. Peñas & J. Lorite (Eds.), *Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Editorial Universidad de Granada.
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A., & Linares, J. C. (2019). The impact of climate and land-use changes on the most southerly fir forests (*Abies pinsapo*) in Europe. *The Holocene*, 29(7), 1176-1188. <https://doi.org/10.1177/0959683619838043>
- Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J. A., Benito de Pando, B. M., Linares, J. C., Nieto-Lugilde, D., & López-Merino, L. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), 214-228. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x>

- Arista, M., Herrera, F. J., & Talavera, S. (1997). *Biología del Pinsapo*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, 59(8), 10. <https://doi.org/10.1051/forest:2002080>
- Balao, F., Lorenzo, M. T., Sánchez-Robles, J. M., Paun, O., García-Castaño, J. L., & Terrab, A. (2020). Early diversification and permeable species boundaries in the Mediterranean firs. *Annals of Botany*, 125(3), 495-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz186>
- Ben Tiba, B., & Reille, M. (1982). Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale): Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 8(4), 75-96.
- Benito, B., Lorite, J., & Peñas, J. (2011). Simulating potential effects of climatic warming on altitudinal patterns of key species in Mediterranean-alpine ecosystems. *Climatic Change*, 108(3), 471-483. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-0015-3>
- Bentouati, A. (2008). La situation du cèdre de l'Atlas dans les Aurès (Algérie). *Forêt méditerranéenne*, 29(2), 203-208.
- Bouahmed, A., Vessella, F., Schirone, B., Krouchi, F., & Derridj, A. (2019). Modeling *Cedrus atlantica* potential distribution in North Africa across time: New putative glacial refugia and future range shifts under climate change. *Regional Environmental Change*, 19(6), 1667-1682. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01503-w>
- Bykova, O., Chuine, I., Morin, X., & Higgins, S. I. (2012). Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2191-2200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02764.x>
- Campbell, J. F. E., Fletcher, W. J., Joannin, S., Hughes, P. D., Rhanem, M., & Zielhofer, C. (2017). Environmental drivers of Holocene forest development in the Middle Atlas, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00113>

- Camuera, J., Jiménez-Moreno, G., Ramos-Román, M. J., García-Alix, A., Toney, J. L., Anderson, R. S., Jiménez-Espejo, F., Bright, J., Webster, C., Yanes, Y., & Carrión, J. S. (2019). Vegetation and climate changes during the last two glacial-interglacial cycles in the western Mediterranean: A new long pollen record from Padul (southern Iberian Peninsula). *Quaternary Science Reviews*, 205, 86-105. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.12.013>
- Cheddadi, R., Bouaissa, O., Rhoujjati, A., & Dezileau, L. (2016). Environmental changes in the Moroccan western Rif mountains over the last 9,000 years. *Quaternaire*, 27(1), 15-25. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.7517>
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P. E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., & Zheng, Z. (2017). Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cobo-Simón, I., Méndez-Cea, B., Jump, A. S., Seco, J., Gallego, F. J., & Linares, J. C. (2020). Understanding genetic diversity of relict forests. Linking long-term isolation legacies and current habitat fragmentation in *Abies pinsapo* Boiss. *Forest Ecology and Management*, 461, 117947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117947>

- Collins, P. M., Davis, B. A. S., & Kaplan, J. O. (2012). The mid-Holocene vegetation of the Mediterranean region and southern Europe, and comparison with the present day. *Journal of Biogeography*, 39(10), 1848-1861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02738.x>
- Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M. D., Bergadà-Zapata, M. M., Delgado-Huertas, A., López-García, P., López-Sáez, J. A., Lozano-Francisco, M. C., Riquelme-Cantal, J. A., Roselló-Izquierdo, E., Sánchez-Marco, A., & Vera-Peláez, J. L. (2008). Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 27(23–24), 2176-2193. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.03.010>
- Demarteau, M., Francois, L., Cheddadi, R., & Roche, E. (2007). Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs. *Geo-Eco-Trop*, 31, 105-146.
- Dering, M., Sękiewicz, K., Boratyńska, K., Litkowiec, M., Iszkuło, G., Romo, A., & Boratyński, A. (2014). Genetic diversity and inter-specific relations of western Mediterranean relic *Abies* taxa as compared to the Iberian *A. alba*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), 367-374. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.011>
- Elith, J., & Franklin, J. (2013). Species Distribution Modeling. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2.^a ed., Vol. 6, pp. 692-705). Academic Press. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012384719500318X>
- Fitzpatrick, M. C., & Keller, S. R. (2015). Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: Mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters*, 18(1), 1-16. <https://doi.org/10.1111/ele.12376>
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217-1223. <https://doi.org/10.1111/ddi.12125>

- García-Alix, A., Jiménez-Espejo, F. J., Toney, J. L., Jiménez-Moreno, G., Ramos-Román, M. J., Anderson, R. S., Ruano, P., Queralt, I., Huertas, A. D., & Kuroda, J. (2017). Alpine bogs of southern Spain show human-induced environmental change superimposed on long-term natural variations. *Scientific Reports*, 7(1), 7439. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07854-w>
- 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. <https://doi.org/10.21138/bage.2532>
- Gutiérrez Hernández, O., Cámara Artigas, R., & García, L. V. (2017). Nicho ecológico y distribución geográfica del pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.). *Takurunna: Anuario de Estudios sobre Ronda y La Serranía*, 6-7, 59-88.
- Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 694-701. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.007>
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s004420050540>
- Lechuga, V., Carraro, V., Viñepla, B., Carreira, J. A., & Linares, J. C. (2019). Carbon limitation and drought sensitivity at contrasting elevation and competition of *Abies pinsapo* forests. Does experimental thinning enhance water supply and carbohydrates? *Forests*, 10(12), 1132. <https://doi.org/10.3390/f10121132>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., Ruffray, P. de, & Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320(5884), 1768-1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lenoir, J., & Svenning, J.-C. (2015). Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, 38(1), 15-28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>

- 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(4), 619-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x>
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2009). Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 485-497.
- Linares, J. C., & Carreira, J. A. (2006). El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, 3, 171-191.
- Linares, J. C., Covelo, F., Carreira, J. A., & Merino, J. Á. (2012). Phenological and water-use patterns underlying maximum growing season length at the highest elevations: Implications under climate change. *Tree Physiology*, 32(2), 161-170. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps003>
- Linares, J. C., Delgado-Huertas, A., Camarero, J. J., Merino, J., & 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(3), 611-624. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1409-7>
- Linares, J. C., Pazo, R., Taïqui, L., Camarero, J. J., Esteban, V., Lechuga, V., Seco, J. I., Viñegla, B., Sangüesa, G., Gilarte, P., Merino, J. Á., & Carreira, J. A. (2012). Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas*, 21(3), 7-14.
- Linares, J. C., Taïqui, L., & Camarero, J. J. (2011). Increasing drought sensitivity and decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas Forests. *Forests*, 2(4), 777-796. <https://doi.org/10.3390/f2030777>

- Linares, J. C., Taïqui, L., Sangüesa-Barreda, G., Seco, J. I., & Camarero, J. J. (2013). Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Dendrochronologia*, 31(2), 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.003>
- Linares, J. C., Tíscar, P. A., Camarero, J. J., Taïqui, L., Viñegla, B., Seco, J. I., Merino, J., & Carreira, J. A. (2011). Tree growth decline on relict Western-Mediterranean mountain forest: Causes and impacts. En J. A. Jenkins (Ed.), *Forest Decline: Causes and Impacts* (pp. 91-110). Nova Science Publishers.
- Linares, J. C., Viñegla, B., & Carreira, J. A. (2010). Caracterización estructural de poblaciones de *Abies pinsapo* Boiss. En la Sierra de Yunquera (Málaga). *Iniciación a la Investigación*, 2. <http://revistaselectronicas.ujaen.es/index.php/ininv/article/view/258>
- López-Tirado, J., & Hidalgo, P. J. (2014). A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 330, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.009>
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Moukrim, S., Lahssini, S., Rifai, N., Menzou, K., Mharzi-Alaoui, H., Labbaci, A., Rhazi, M., Wahby, I., El Madihi, M., & Rhazi, L. (2020). Modélisation de la distribution potentielle de *Cedrus atlantica* Manetti au Maroc et impacts du changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 344, 3-16. <https://doi.org/10.19182/bft2020.344.a31888>

- Muller, S. D., Rhazi, L., Andrieux, B., Bottollier-Curtet, M., Fauquette, S., Saber, E.-R., Rifai, N., & Daoud-Bouattour, A. (2015). Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s00334-014-0504-9>
- Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J., & Palacios-Rodríguez, G. (2020). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. In Southern Spain? *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09784-4>
- Navarro-Cerrillo, R. M., Manzanedo, R. D., Bohorque, J., Sánchez, R., Sánchez, J., Miguel, S. de, Solano, D., Qarro, M., Griffith, D., & Palacios, G. (2013). Structure and spatio-temporal dynamics of cedar forests along a management gradient in the Middle Atlas, Morocco. *Forest Ecology and Management*, 289, 341-353. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.011>
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 521-531. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x>
- Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Eynaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K., Goslar, T., Khater, C., Tabel, J., & Cheddadi, R. (2014). An 18 000-year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 29(5), 423-432. <https://doi.org/10.1002/jqs.2708>
- Ochando, J., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Ramos-Fernández, J., Munuera, M., Fernández, S., Galacho-Jiménez, F. B., Luelmo-Lautenschlaeger, R., & Carrión, J. S. (2020). A new pollen sequence from southern Iberia suggesting coastal Pleistocene phytodiversity hotspot. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 281, 104281. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104281>

- Olmedo-Cobo, J. A., Cunill Artigas, R., Gómez Zotano, J., & Pardo Martínez, R. (2019). Aportaciones del análisis pedoantracológico al conocimiento paleoecológico de *Pinus pinaster* en el sur de España: El caso de Sierra Bermeja. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 0(80), 1-34. <https://doi.org/10.21138/bage.2667>
- Olmedo-Cobo, J. A., Pardo Martínez, R., & Gómez Zotano, J. (2020). Nuevos datos sobre la composición de los bosques del Parque Natural Sierra de las Nieves (Serranía de Ronda, España) durante el Holoceno, a partir del análisis pedoantracológico. En V. Carracedo, J. C. García-Codron, C. Garmendia, & V. Rivas (Eds.), *Conservación, Gestión y Restauración de la Biodiversidad* (pp. 601-611). Asociación de Geógrafos Españoles.
- Pardo Martínez, R., Olmedo-Cobo, J. A., & Gómez-Zotano, J. (2021). Distribución de *Abies pinsapo* Clemente ex Boiss.: Nuevas aportaciones desde la Paleobiogeografía para la consevación de un abeto mediterráneo relicto en peligro de extinción. En J. Gómez-Zotano & J. A. Olmedo-Cobo (Eds.), *Los bosques de la Serranía de Ronda* (pp. 183-210). La Serranía.
- Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9(2), 131-140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., & S. Jump, A. (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(6), 829-837. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x>
- Pérez-González, A., Marconi, M., Cobo-Simón, I., Méndez-Cea, B., Perdiguero, P., Linacero, R., Linares, J. C., & Gallego, F. J. (2018). *Abies pinsapo* Boiss. Transcriptome sequencing and molecular marker detection: A novel genetic resources for a relict Mediterranean fir. *Forest Science*, 64(6), 609-617. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxy022>

- Postigo-Mijarra, J. M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C., & García, S. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162(3), 416-426. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.015>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Quézel, P. (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: Signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19(3), 243-260.
- Reille, M. (1976). Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains: Premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2, 153-170. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1976.925>
- Rosenbaum, G., Lister, G., & Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the Western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8, 107-130. <https://doi.org/10.3809/jvirtex.2002.00053>
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., & Vargas, P. (2016). Mediterranean biomes: Evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 383-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032330>
- Salamani, M. (1991). Premières données palynologiques sur l'histoire Holocène du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie, Algérie). *Ecologia Mediterranea*, 17, 145-159.
- Sánchez-Robles, J. M., Balao, F., Terrab, A., García-Castaño, J. L., Ortiz, M. A., Vela, E., & Talavera, S. (2014). Phylogeography of SW Mediterranean firs: Different European origins for the North African *Abies* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.005>

- Sánchez-Salguero, R., Ortíz, C., Covelo, F., Ochoa, V., García-Ruíz, R., Seco, J. I., Carreira, J. A., Merino, J. Á., & Linares, J. C. (2015). Regulation of water use in the southernmost european fir (*Abies pinsapo* Boiss.): Drought avoidance matters. *Forests*, 6(6), 2241-2260. <https://doi.org/10.3390/f6062241>
- Sork, V. L., Squire, K., Gugger, P. F., Steele, S. E., Levy, E. D., & Eckert, A. J. (2016). Landscape genomic analysis of candidate genes for climate adaptation in a California endemic oak, *Quercus lobata*. *American Journal of Botany*, 103(1), 33-46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500162>
- Stambouli-Essassi, S., Roche, E., & Bouzid, S. (2007). Evolution de la végétation et du climat dans le Nord-ouest de la Tunisie au cours des 40 derniers millénaires. *Geo-Eco_Trop*, 31, 171-214.
- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., Vidal, L., Benkaddour, A., Nourelbait, M., & Cheddadi, R. (2016). Environmental changes over the past 25 000 years in the southern Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science*, 31(2), 93-102. <https://doi.org/10.1002/jqs.2841>
- Thomas, P. (2013). *Cedrus atlantica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- Urli, M., Delzon, S., Eyermann, A., Couallier, V., García-Valdés, R., Zavala, M. A., & Porté, A. J. (2014). Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: A case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 147-159. <https://doi.org/10.1111/jvs.12079>
- Valladares, A. (2009). Abetales de *Abies pinsapo* Boiss. En *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (Vol. 9520). Ministerio Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

- Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S., & Terribile, L. C. (2015). A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. *PLoS ONE*, 10(6), e0129037. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129037>
- Varela, S., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2011). Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3), 451-463. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.07.021>
- Varela, S., Mateo, R. G., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Macroecología y ecoinformática: Sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Revista Ecosistemas*, 23(1), 46-53. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.07>

Capítulo 10. Conclusiones

1. La dinámica biogeográfica de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* durante el final del Cuaternario en el Mediterráneo Occidental se ha manifestado como una serie de migraciones altitudinales determinadas por la variación de la temperatura. Tales desplazamientos en el gradiente altitudinal se han reflejado geográficamente en fenómenos de expansión, conexión, contracción, aislamiento, refugio y extinción local.
2. El decrecimiento progresivo del hábitat idóneo que ha experimentado *A. pinsapo* desde el Último Máximo Glacial hasta la actualidad pudo verse amortiguado durante el Óptimo Climático del Holoceno gracias a los valores de precipitación estival, mayores entonces que los actuales.
3. El hábitat idóneo para *C. atlantica* se ha mantenido en la cordillera Bética de forma ininterrumpida desde el Pleistoceno hasta la actualidad, lo que sugiere la implicación de causas no climáticas en su extinción local. En tal sentido, no puede descartarse que la mayor prevalencia de *Pinus nigra* en el continente europeo acabara por desplazar a *Cedrus*.
4. El hábitat previsible de *A. pinsapo* y *C. atlantica* en el futuro se verá reducido considerablemente con respecto al actual. *A. pinsapo* podrá mantener la cohesión de las principales masas actuales bajo estrictas medidas de conservación, y probablemente dejará de regenerarse en los rodales aislados de las zonas basales. *C. atlantica* hallará los mejores refugios naturales en aquellas zonas actualmente más amenazadas por la presión ganadera y por la proximidad al clima semiárido, por lo que será necesaria la adopción de medidas encaminadas a la especial protección de estas localidades.

5. Se reconoce la divergencia de nicho entre los linajes europeo y africano de *A. pinsapo* complex, expresada mediante diferencias en el hábitat que estos ocupan a ambos lados del Mediterráneo. El linaje africano, representado por *A. marocana*, soporta en el Rif un régimen de precipitaciones estacional que se caracteriza por la escasez de lluvias durante los meses de verano. Esto restringe su presencia a las cumbres montañosas del Rif, donde el balance hídrico anual es superior al existente en la cordillera Bética -donde habita *A. pinsapo*.
6. El aislamiento de los dos linajes, sin flujo génico entre ambos, desde el Mioceno medio habría favorecido la segregación alopátrica. La evolución climática diferencial, con la manifestación de eventos desacompañados a ambos lados del Mediterráneo, daría lugar a sucesivos cuellos de botella para las poblaciones, a la vez que habría promovido la ocupación de huecos ecológicos que terminarían por definir los nichos actuales de los dos taxones de *Abies* analizados.
7. El reconocimiento de dos linajes genéticamente segregados como consecuencia de su prolongado aislamiento geográfico -que habitan en ambientes diferenciables y que se corresponden, en gran medida, con atributos morfométricos o funcionales- justificaría la consideración de especies independientes para *A. pinsapo* y *A. marocana*. Esto implicaría un tratamiento diferenciado en la gestión de su conservación.
8. Las diferencias entre el nicho realizado y el nicho reproductivo de *A. pinsapo* indican que las condiciones ambientales actuales no permiten completar el ciclo de vida de la especie en gran parte de su distribución actual. Tales diferencias podrían revelar el desplazamiento de su distribución en altitud debido al cambio del clima en la serranía de Ronda.
9. La dinámica de desplazamiento altitudinal de *A. pinsapo* señala un patrón con mayor retracción que avance. Este comportamiento es propio de especies sésiles de ciclo vital largo y no conduce a la extinción de las poblaciones a corto plazo, pero puede poner en peligro su viabilidad si las condiciones que causan la contracción en el límite inferior permanecen en el tiempo.